



A pusztai viperák (*Vipera ursinii* komplex) termoregulációja

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Radovics Dávid

Témavezetők: Dr. Mizsei Edvárd és Dr. Lengyel Szabolcs

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Műszaki Tudományi Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2025

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Műszaki Tudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és teresztris ökológia programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Debrecen, 2025

.....
a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy Radovics Dávid doktorjelölt 2020 - 2024 között a fent megnevezett Doktori Iskola Kvantitatív és teresztris ökológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2025.

.....
a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy Radovics Dávid doktorjelölt 2020 - 2024 között a fent megnevezett Doktori Iskola Kvantitatív és teresztris ökológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2025.

.....
a témavezető aláírása

A pusztai viperák (*Vipera ursinii* komplex) termoregulációja

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a környezettudományok tudományágban

Írta: Radovics Dávid okleveles biológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál doktori iskolája
(Kvantitatív és teresztris ökológia programja) keretében

Témavezetők: Dr. Mizsei Edvárd és Dr. Lengyel Szabolcs

Az értekezés bírálói:

Dr.

Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.

tagok: Dr.

Dr.

Dr.

Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2025.

Tartalomjegyzék

1. Általános bevezető	5
1.1 Irodalmi áttekintés	5
1.1.1 A termoreguláció és a klímaváltozás természetvédelmi vonatkozásai ..	5
1.2. A pusztai viperák (<i>Vipera ursinii</i> fajkomplex)	11
2. Esettanulmányok	15
2.1. A pusztai viperák önkéntes hőmérséklet maximuma.....	15
2.1.1. Bevezetés	15
2.1.2. Anyag és módszer.....	16
2.1.3. Eredmények.....	22
2.1.4. Diskusszió.....	26
2.2. A pusztai viperák önkéntes hőmérséklet maximumának egyeden belüli és egyedek közötti változatossága	27
2.2.1. Bevezetés	27
2.2.4. Diskusszió.....	35
2.3. A görög karsztvipera termoregulációja	37
2.3.1. Bevezetés	37
2.3.2. Anyag és módszer.....	39
2.3.3. Eredmények.....	44
2.3.4. Diskusszió.....	46
2.4. A görög karsztvipera predátorai és aktivitása.....	49
2.4.1. Bevezetés	49
2.4.2. Anyag és módszer.....	51
2.5. A görög karsztvipera aktivitásának várható csökkenése a klímaváltozás függvényében	61
2.5.1. Bevezetés	61
2.5.3. Eredmények.....	63
2.5.4. Diskusszió.....	64
3. Következtetések és javaslatok.....	66
4. Összefoglaló.....	69
5. Summary	71
6. Irodalomjegyzék	72
7. Köszönetnyilvánítás	89

1. Általános bevezető

1.1 Irodalmi áttekintés

1.1.1 A termoreguláció és a klímaváltozás természetvédelmi vonatkozásai

Az klímaváltozás jelenleg a legsürgetőbb globális környezeti probléma, minden élőlénycsoportot érint (Butchart et al. 2010). Számos tanulmány azt jósolja, hogy egyes élőlények nem képesek alkalmazkodni a klímaváltozás hatásaihoz (Hoffmann & Sgrò 2011; Hoffmann et al. 2013), ami különösen aggasztó a változó testhőmérsékletű (ektoterm) fajok esetében. Az ektoterm állatok a környezetük hőmérsékletének függvényében érik el az optimális testhőmérsékletet a megfelelő fiziológiai működésükhöz, ezért különösen érzékenyek a klímaváltozás hatásaira. Az élőhelyek környezeti hőmérséklete az ektoterm élőlények eloszlásának és abundanciájának fő korlátja (Sinervo et al. 2010; Camacho et al. 2018). Az ilyen fajok éghajlatváltozáshoz való alkalmazkodóképességének megértése létfontosságú, ismereteinkben azonban még mindig vannak hiányosságok ezzel kapcsolatban (Aubret & Shine 2009; Sinervo et al. 2010).

Az ektoterm élőlények, mint a hüllők, kételtűek és egyes halak, hőszabályozásuk során a környezeti hőmérsékletre támaszkodnak, mivel nem rendelkeznek belső mechanizmusokkal a testhőmérséklet stabilizálására, mint az állandó testhőmérsékletű (endoterm) állatok (Angiletta 2009). Az ektotermek hőszabályozása kulcsfontosságú az életmódjuk és túlélésük szempontjából (Angiletta 2009). Az ektoterm állatok hőmérsékleti szabályozása általában viselkedési mechanizmusokon keresztül történik, napozással vagy az árnyék keresésével szabályozzák a testhőmérsékletüket, alkalmazkodva a környezeti hőmérsékleti változásokhoz (Angiletta 2009), valamint az aktivitási időszakuk időzítésével igazodnak a környezetük klimatikus körülményeihez (Huey & Stevenson 1979). Az ektoterm állatok aktivitása, valamint anyagcsere-sebességük, mozgékonyosságuk és predátorokkal szembeni védekező képességük szoros összefüggésben van a testhőmérsékletükkel, ezért a hőmérsékleti változások jelentős hatással lehetnek ezekre a tényezőkre (Porter et al. 1973). A környezeti hőmérséklet változásaihoz való alkalmazkodás az ektoterm állatok életmódját és viselkedését is formálja, végső soron pedig a hőmérsékleti viszonyokhoz való alkalmazkodás során a fajok különböző adaptív (evolúciós léptéken értelmezhető) mechanizmusokat

fejleszthetnek ki (Clusella-Trullas et al. 2008). A hőstressz, amely a hőmérsékleti szélsőségek következményeként alakul ki, komoly negatív élettani hatásokat gyakorolhat az ektoterm élőlényekre, beleértve a egyedfejlődési és reprodukciós problémákat is (Lemoine & Munday 2012).

Az ektoterm állatok termális jellegeinek evolúciója, adaptációja és plasztikussága jelentős szerepet játszik az állatok túlélésében és elterjedésében különböző hőmérsékletű környezetek között (Sunday et al. 2011). A hőmérsékleti tolerancia és preferencia alakítja a fajok életmódját, mozgását és elterjedési mintáit. Ezen jellegek plasztikussága lehetővé teszi az alkalmazkodást, míg a limitáló tényezők korlátozhatják a populációk méretét és élőhelyválasztását (Sunday et al. 2011). A hüllők, az evolúció során különböző hőmérsékleti környezetekhez alkalmazkodtak, ami lehetővé tette széles földrajzi elterjedésüket. A természetes szelekció révén azok az egyedek maradnak fenn, amelyek a helyi termális feltételekhez leginkább adaptálódtak (Sunday et al. 2011). Az adaptáció során a fajok különböző morfológiai, élettani és viselkedési változásokat mutatnak a hőmérsékleti feltételekhez való megfelelés érdekében, például a hidegebb klímán élő ektoterm állatok gyakran nagyobb testtömeggel és lassabb anyagcserével rendelkeznek, míg a melegebb régiókban gyorsabb metabolizmusú fajok fejlődtek ki (Angiletta 2002). A fajok hőpreferenciája meghatározza, hogy milyen klímájú területeken képesek életben maradni és szaporodni (Angiletta 2002). A termális plasztikusság az ektoterm állatok azon képessége, melynek segítségével fiziológiai vagy viselkedési válaszokkal alkalmazkodnak a hőmérsékleti változásokhoz (Seebacher & Franklin 2005). Ez lehetőséget ad számukra arra, hogy változó környezetben is megőrizték életképességüket, például bizonyos fajok képesek a hőmérsékleti tolerancia megváltoztatására az évszakok váltakozása során, így biztosítva túlélésüket szélsőséges körülmények között (Seebacher & Franklin 2005). Az ektoterm állatok elterjedését és populációdinamikáját gyakran a klimatikus viszonyok korlátozzák (Buckley & Kingsolver 2012). A magas hőmérsékletre adaptálódott fajok nem képesek hideg környezetben megélni, míg a hideg környezethez adaptálódott fajok számára a melegebb régiók jelentenek kihívást, ezért a globális felmelegedés jelentős hatással van az ilyen fajok elterjedési mintázataira, ahogy új területekre kényszerülnek az alkalmas élőhelyek beszűkülése miatt (Buckley & Kingsolver 2012).

Az ektoterm állatok körében a termoreguláció általában a testhőmérséklet viselkedési mechanizmusok révén történő szabályozását jelenti. A termoreguláció erőteljesen függ a környezeti hőmérséklettől és a hőforrások elérhetőségétől, amit a klíma, a termális táj és a mikroklíma befolyásol. Ezek a tényezők határozzák meg, hogy az ektoterm

állatok milyen mértékben tudják szabályozni testhőmérsékletüket, ami alapvető fontosságú életfunkcióik, például a mozgás, a táplálkozás és a szaporodás szempontjából. A klíma (éghajlat) a nagyobb földrajzi régiókban uralkodó meteorológiai adottságok összességét jelenti. A termális táj azt a hőmérsékleti heterogenitást jelenti, amely az élőhelyen belül tapasztalható és amely lehetőséget nyújt az állatok számára, hogy különböző mikroklímák között válogatva optimális testhőmérsékletet érjenek el (Kearney & Porter 2009). Az ektoterm állatok, mint például a hüllők vagy kétéltűek, nagy mértékben támaszkodnak a termális táj nyújtotta lehetőségekre, hogy napozással, árnyék keresésével vagy búvóhely használatával szabályozzák testhőmérsékletüket (Kearney & Porter 2009).

A regionális éghajlat meghatározza az élőhelyek hosszú távú hőmérsékleti és csapadékviszonyait, amelyek az ektoterm élőlények szaporodási és viselkedési mintázataira is hatással vannak (Buckley & Kingsolver 2012). Az olyan szélsőséges éghajlati viszonyok, mint a hosszan tartó szárazság vagy a túl magas hőmérséklet, korlátozhatják az állatok aktivitási ablakait, vagyis azokat az időszakokat, amikor aktívak és képesek táplálkozni, illetve szaporodni (Buckley & Kingsolver 2012). Az éghajlatváltozás következtében például egyes fajok magasabb hegyvidéki élőhelyek felé kényszerülnek mozdulni, ahol hűvösebb élőhelyet találnak (Buckley & Kingsolver 2012). Az éghajlati zónák közötti eltérés fontos szerepet játszik az élőlények evolúciójában is, mivel az egyes fajok eltérő stratégiákat fejlesztenek ki a helyi klimatikus feltételekhez való alkalmazkodásra, például az egyenlítői régiókban élő állatok gyakran elkerülik a napi hőcsúcsokat, míg a mérsékelt égövi területeken az évszakos hőmérséklet-ingadozásokhoz kell alkalmazkodniuk (Buckley & Kingsolver 2012).

A mikroklíma a közvetlen környezet hőmérsékleti és egyéb helyi meteorológiai jellemzőit jelenti, amelyek gyakran eltérnek a szélesebb regionális éghajlattól. A mikroklíma felöleli a kisléptékű hőmérsékleti különbségeket – például egy kő alatti árnyék vagy egy napsütötte terület – melyek lehetőséget adnak az ektoterm állatok számára, hogy gyorsan reagáljanak a hőmérséklet-ingadozásokra és rövid távon szabályozzák testhőmérsékletüket (Huey & Tewksbury 2009). A mikroklíma jelentősége különösen olyan környezetben fontos, ahol a napi hőingadozások nagyok, például sivatagi vagy hegyvidéki területeken (Huey & Tewksbury 2009). Az ektoterm állatok gyakran keresnek különböző mikroklímájú élőhelyfoltokat, például napoznak reggel, hogy felmelegedjenek, vagy árnyékos helyeken húzódnak meg a déli órákban, hogy elkerüljék a túlmelegedést (Huey & Tewksbury 2009). A mikroklíma

változatossága tehát közvetlenül befolyásolja az élőlények termoregulációját és kiemelt szerepet játszik azok túlélési stratégiáiban (Huey & Tewksbury 2009).

A termoreguláció során a termális táj és a mikroklíma együttese határozza meg az egyedek hőmérsékleti preferenciáit és mozgásmintázatait (Kearney 2009). A hőmérsékleti preferenciák változhatnak az állatok életciklusai során, például a fiatal állatok eltérő mikroklímát részesíthetnek előnyben, mint a felnőttek, különösen az anyagcsere sajátosságaik vagy a ragadozó elkerülő stratégiáik miatt (Kearney 2009). A mikroklímához való hozzáférés lehetősége jelentősen befolyásolja az egyedek fitnessét és ezáltal a populációk dinamikáját is (Kearney 2009).

Az ektoterm állatok aktivitása általában szorosan kötődik a hőmérsékleti viszonyokhoz, mivel testhőmérsékletüket a környezetükből nyerik, ezért aktivitási időablakuk jellemzően akkorra esik, amikor a hőmérséklet a számukra optimális tartományban van (Huey 1982). A nappali aktivitású fajok gyakran reggel vagy késő délután a legaktívabbak, amikor a hőmérséklet nem túl alacsony és nem túl magas, ezzel szemben az éjszakai állatok elkerülik a napközbeni hőmérsékleti csúcokat, és az éjszaka hűvösebb óráiban aktívak (Huey 1982). Az ektoterm állatok, mint például a hüllők és a kételtűek, esetében ez az időablak szorosan összefügg a környezeti hőmérséklettel, hiszen testhőmérsékletük külső forrásokból származik és csak bizonyos hőmérsékleti tartományban tudnak optimálisan működni (Angilletta 2009). Az aktivitási időablakot befolyásolhatják az évszakok, a napi hőingadozások, valamint a mikroklimatikus körülmények is.

Az aktivitási időablakok meghatározása során a napi hőmérséklet-ciklusok kulcsfontosságúak, például sivatagi környezetben a nappali hőmérséklet extrém módon megemelkedhet, ezért sok faj inkább az éjszakai vagy a hajnal előtti időszakban aktív, amikor a hőmérséklet lecsökken a tolerálható szintre (Pianka 1970). Az éjszakai életmód egyik fő szerepe éppen az, hogy a nappali hőstresszt elkerüljék, és a hűvösebb éjszakai órákban végezzenek létfontosságú tevékenységeket (Pianka 1970). Az aktivitási időablak az évszakokkal is változik, a mérsékelt égövi területeken élő állatok számára a hideg téli hónapok korlátozzák az aktivitást és a legtöbb faj ilyenkor hibernálódik vagy más módon inaktív (Bradshaw & Holzapfel 2007). A tavaszi és nyári hónapokban, amikor a hőmérséklet megemelkedik, az aktivitási időablakok kitágulnak, lehetővé téve az intenzívebb táplálkozást, szaporodást és mozgást (Bradshaw & Holzapfel 2007). Az évszakai hőmérséklet ingadozásokhoz való alkalmazkodás számos faj számára kritikus jelentőségű (Bradshaw & Holzapfel 2007).

Az aktivitási időablakot nemcsak a hőmérséklet, hanem a ragadozók jelenléte is befolyásolja. Egyes fajok elkerülik a ragadozók napi aktivitási csúcsát azzal, hogy az aktivitási idejüket kevésbé veszélyes napszakokra időzítik, például a nappali ragadozók elkerülése érdekében egyes hüllők inkább a hajnali vagy az alkonyati órákban aktívak, még akkor is, ha ezek a napszakok termikusan nem a legoptimálisabbak számukra (Cresswell 2008). Az éghajlatváltozás jelentős hatással lehet az élőlények aktivitási időablakára. Ahogy a globális hőmérsékletek emelkednek, az ektoterm állatok aktivitási időablakai eltolódhatnak, és bizonyos esetekben szűkülhetnek is (Sinervo et al. 2010). A fokozódó hőstressz például arra kényszerítheti a nappali állatokat, hogy reggel egyre korábban, illetve este egyre később legyenek aktívak (Sinervo et al. 2010). Ez az alkalmazkodás azonban nem mindig lehetséges, különösen, ha a hőmérsékleti szélsőségek túlságosan megterhelővé válnak (Sinervo et al. 2010).

A hüllők az egyik legveszélyeztetettebb gerinces csoport, világszerte az ismert fajok körülbelül 20-21%-át fenyegeti a kihalás veszélye (Böhm et al. 2013; Cox et al. 2022). A hüllők populációinak fennmaradását elsősorban az élőhelyek elvesztése, feldarabolódása és degradációja veszélyezteti (Cox et al. 2022; Maritz et al. 2016). További veszélyeztető tényezők közé tartozik az invazív fajok megjelenése, a környezetszennyezés, a betegségek, a kereskedelem és az élőhelyek nem fenntartható használata (Gibbons et al. 2000). Ezenkívül a hüllők más ektotermekhez hasonlóan ökológiai és fiziológiai kihívásokkal néznek szembe az élőhelyek gyorsan változó klimatikus viszonyai miatt (Parmesan 2006).

A hüllők termikus korlátai, más ektotermekhez hasonlóan jól ismertek (Angilletta 2009; Dubiner et al. 2024). Tekintettel arra, hogy a hőmérséklet jelentős hatással van szinte minden biokémiai reakciójukra és biológiai folyamatukra (Artacho et al. 2013), az élőhelyek változó hőmérséklete megváltoztathatja életritmusukat (Goulet et al. 2017; Zuo et al. 2012). Egyre több bizonyíték támasztja alá, hogy az éghajlatváltozás hatásaira az ektoterm élőlények különféle stratégiákkal reagálnak, például változhat az elterjedési területük (Bonino et al. 2015; Sinervo et al. 2010), reagálhatnak fiziológiai és viselkedési plaszticitással (Barley et al. 2021; Chevin & Hoffmann 2017), valamint evolúciós adaptációkkal is alkalmazkodhatnak a megváltozott környezethez (Dohm 2002; Hoffmann & Sgrò 2011; Logan & Cox 2020).

Szűk elterjedésű, ritka fajok esetében – melyeknél a múltban jelentősen csökkent az elterjedési terület és kis méretű, izolált populációk alakultak ki (Yu & Dobson 2000) –, különösen magas lehet a kihalás kockázata, ha az éghajlatváltozásra nem megfelelő válaszokat adnak (Radchuk et al. 2019; Verheyen & Stoks 2019). Még súlyosabb a

helyzet azon szűk elterjedésű populációk esetében, amelyeket jelenleg fizikai barrierék (Feeley et al. 2014) vagy nem megfelelő (impermeábilis) élőhelyek (Forister et al. 2010; Tan et al. 2023) korlátoznak, hiszen ezek a populációk nem lesznek képesek az elterjedési területük változtatásával alkalmazkodni a klímaváltozás hatásaihoz. Ezek a populációk csak akkor tudnak fennmaradni, ha képesek lokálisan alkalmazkodni a változó termikus viszonyokhoz (Logan & Cox 2020). Az alkalmazkodáshoz szükség lehet az önkéntes hőmérséklet tolerancia módosítására, hogy az aktivitási időszakot a megváltozott termális viszonyokhoz tudják igazítani (Camacho et al. 2018; Doucette et al. 2023), miközben a fiziológiai (vagy kritikus) hőmérséklet toleranciának is a szélsőséges hőmérsékleti viszonyok túléléséhez kell adaptálódni (Hoffmann et al. 2013). Ilyen esetekben égető szükség van arra, hogy megértsük a hőmérséklet tolerancia változhatóságát a fajokban (Sunday et al. 2011; Walters et al., 2012), populációkban (Whitney et al. 2013) és az egyedek szintjén egyaránt (Laskowski et al. 2022) annak érdekében, hogy előre megbecsülhessük a populációk sebezhetőségét a klímaváltozás hatásaival szemben (Williams et al. 2008).

A klímaváltozás hüllőkre gyakorolt hatásai különböző aspektusokon keresztül nyilvánulnak meg és a kutatások folyamatosan bővítik ismereteinket ezen hatásokról. A klímaváltozás következtében emelkedő hőmérséklet komoly stresszt jelent a hüllők számára, amelyek általában érzékenyek a hőmérsékleti változásokra. A hüllők termoregulációs stratégiái nem mindig képesek alkalmazkodni az ilyen gyors változásokhoz, ami károsan hat az egyedek fitneszére és változásokat indukálhat az állatok viselkedésében is (Sinervo et al. 2010). Az életfunkciók működése szempontjából kritikus hőmérsékleti határok (pl. CT_{max} , CT_{min}) emelkedése miatt a hüllők életképessége csökkenhet, így a magasabb hőmérséklet okozta hőstressz hatással van túlélésükre és szaporodásukra (Garrity et al. 2018). A környezeti hőmérséklet változása negatív hatással lehet a hüllők szaporodási ciklusára és növekedésének ütemére, az élőhelyek mikroklimája pedig közvetlen hatással lehet a tojásokra, a kelési sikerességre és a kikelt fiatalok túlélési esélyeire (Mitchell et al. 2018). A klímaváltozás okozta élőhelyváltozások és az élőhelyek elvesztése vagy fragmentációja együttesen szintén jelentős veszélyeztető tényezők, mivel korlátozhatják a hüllők hozzáférését a megfelelő környezeti feltételekhez, ami hosszú távon veszélyeztetheti a populációk fennmaradását (Harris et al. 2015). A klímaváltozás befolyásolhatja a hüllők térbeli és időbeli eloszlási mintázatait is, mivel a fajok próbálnak alkalmazkodni az új klimatikus és élőhelyi körülményekhez (Scheffers et al. 2016). Jelenleg is szemünk előtt zajlik egyes fajok elterjedési területeinek változása, melynek során az alkalmatlanná vált területekről eltűnnek és – jó esetben – újonnan alkalmassá váló élőhelyeket népesítenek be (Scheffers et al. 2016).

1.2. A pusztai viperák (*Vipera ursinii* fajkomplex)

A pusztai viperák (*Vipera ursinii* fajkomplex) az óvilági viperák (*Viperinae*) változatos, Euráziában honos csoportja. A *Vipera ursinii* fajkomplex tagjai kis- és közepes testméretű viperák (**1.2.1. ábra.**). Testük zömök, fejük enyhén háromszög alakú, nyakuk pedig jól elkülönül a testtől. A fajok színezete változatos, gyakran homokszínű vagy barnás, hátukon sötétebb, általában cikk-cakk vonalban futó mintázat található. A *Vipera ursinii* fajkomplex tagjai álelevenszülők (ovoviviparia), ami azt jelenti, hogy az utódok a nőtény testében fejlődnek ki és önálló életre képesen születnek meg. Ez a tulajdonság különösen előnyös a hidegebb éghajlatokon, mivel így a magzatok jobban védve vannak a külső környezeti hatásoktól, például a hőmérséklet ingadozásoktól. A szaporodási siker szoros összefüggésben áll az éghajlati viszonyokkal (Telemco et al. 2009; Sinervo et al. 2010), ami komoly hatást gyakorol a populációk fennmaradására is. Ez különösen fontos olyan helyeken, ahol a hőmérséklet-ingadozások jelentősek, és az éghajlatváltozás közvetlenül veszélyezteti a faj fennmaradását. A fajkomplex tagjai elsősorban füves élőhelyeken, sík- és hegyvidéki gyepeken fordulnak elő. Ezek az élőhelyek viszonylag nyíltak és a növényzet alacsony, ami ideális számukra a rejtőzködéshez és vadászathoz. Táplálékbázisukat kisebb rágcsálók alkotják, de jellemző a fajkomplex tagjaira az ízeltlábúak fogyasztása is, elsősorban a szintén füves élőhelyekhez kötődő egyenesszárnyú (*Orthoptera*) fajokat zsákmányolják. A csoportot *Acridophaga* alnemzetségként is hivatkozzák, ami "sáskaevőt" jelent. Ez a specializáció különleges ökológiai szerepet biztosít számukra, de ugyanakkor sebezhetővé is teszi őket, mivel táplálékforrásuk gyakran függ az élőhelyek állapotától.

A pusztai viperák csoportja (*Vipera ursinii* fajkomplex) filogenetikai szempontból a legdiverzebb a Palearktisz viperái közül. Mitokondriális DNS-szekvenciák elemzése alapján a taon első tagjai a pliocénben jelenhettek meg a Kelet-Mediterráneumban található Paratethys régióban (Zinenko et al. 2015). Három fő filogenetikai ág képezi a fajkomplexet: (1) *V. renardi* (beleértve *V. shemakhensis*, *V. lotievi*, *V. altaica*) és *V. eriwanensis* (beleértve *V. ebneri*), és testvércsoportja a *V. ursinii* és a *V. kaznakovi* (Észak-Kaukázus, beleértve - *V. orlovi*-t, *V. magnifica*-t, amelyek feltehetőleg hibridogén speciációval jöttek létre, és *V. dinniki*-t), valamint a bazális helyzetű *V. graeca*-t. Az ebbe az ágba tartozó *V. kaznakovi* a Kaukázus északi részén fordul elő. (2) *V. sakoi*, *V. kaznakovi* (Dél-Kaukázus), *V. darevski* (beleértve *V. olguni*), és *V. walser*. (3) *V. anatolica* (Freitas et al. 2019).

Az összetett filogenetikai kapcsolatokat mutató pusztai viperák Európa legveszélyeztetettebb hüllői közé tartoznak, a fajkomplex tagjai általában szűk

elterjedésük és érzékenyek az élőhelyüket alkotó alpin-szubalpin sziklagyeppek, rétsztyepek és sztyepek fragmentációjára, leromlására. A fajkomplex tagjai jelenleg veszélyeztetettek, elsősorban élőhelyeik fokozatos eltűnése miatt. A Zinenko és munkatársai (2015) szerint az élőhelyek feldarabolódása és a mezőgazdasági tevékenységek komoly fenyegetést jelentenek a populációik számára Kelet-Európában és a Kaukázus térségében. Emellett a klímaváltozás is súlyosbítja a helyzetüket, ahogyan az egyes alfajok elterjedési területei szűkülnek. Az európai síkvidéki populációk (*V. u. rakosiensi*, *V. u. moldavica*) élőhelyét képező gyepek területe drasztikus mértékben lecsökkent a mezőgazdasági célú területhasználat következtében, az Ausztriában és Bulgáriában egykor honos populációk mára kihaltak, csak Magyarország és Románia területén maradt fent néhány kisebb populáció (Krecsák et al. 2003, Péchy et al. 2015, Mizsei et al. 2018). Más kutatások felhívják a figyelmet a betegségek és az illegális gyűjtés jelentette veszélyekre (Reading et al. 2010).



1.2.1. ábra. Pusztai viperák megjelenése

1.3. Célkitűzések

Az értekezés általános célja a pusztai viperák (*Vipera ursinii* komplex) és azon belül főként a görög karsztvipera (*Vipera graeca*) termoregulációs képességeinek és aktivitási idejének vizsgálata, különös tekintettel a klímaváltozás által okozott és várható hatásokra. A kutatás specifikus céljai a következők: (i) a pusztai viperák hőmérséklet-szabályozási viselkedésének és önkéntes hőmérsékleti maximumának feltárása, (ii) a populációk közötti termoregulációs különbségek elemzése, különös tekintettel a lokális környezeti változókra és a filogenetikai meghatározottságra, valamint (iii) a környezeti hőmérséklet és a ragadozóelkerülési viselkedés által együttesen alakított aktivitási időszakok vizsgálata.

A pusztai viperák termoregulációjáról rendkívül kevés ismeretünk van, a kutatás tervezésekor konkrétan nem találtunk ilyen témájú forrást. A pusztai viperák termoregulációjának és a klímaváltozás általi fenyegetettségének megértése érdekében különösen fontos a legfontosabb termobiológiai sajátosságok (önkéntes hőmérsékleti maximum, prerefált testhőmérséklet) feltárása, ezen sajátosságok éghajlati viszonyok, élőhelyek (sík- és hegyvidéki) és leszármazási ágak közötti összehasonlítása, valamint a klímaváltozás aktivitási ablakokra gyakorolt hatásának megértése a fajkomplex minél több tagjában. A jelen disszertációban bemutatott kutatások ezen ismeretek megszerzésére irányultak és a környezeti faktorok termális környezet hatásainak valamint a fajok érzékenységének vizsgálatával járulnak hozzá a fajok klímaváltozásra adott válaszainak megértéséhez, valamint a természetvédelmi intézkedések kidolgozásához.

A disszertáció öt esettanulmányból áll, melyek az alábbi kérdésekre keresik a választ:

1. vizsgálat: A pusztai viperák önkéntes hőmérsékleti maximuma (VT_{max}):
 - Mekkora az egyes fajok vagy populációk VT_{max} értéke?
 - A VT_{max} értékek alakításában a filogenetikai meghatározottság vagy a lokális környezet a fontosabb?
 - Van-e különbség a magashegyi és síkvidéki populációk VT_{max} értékei között?
 - Befolyásolják-e a lokális környezeti feltételek (pl. hőmérséklet, csapadék) a VT_{max} értékeket?

2. vizsgálat: Az önkéntes hőmérsékleti maximum (VT_{max}) egyeden belüli és egyedek közötti változatossága:

- Mekkora a VT_{max} értékek egyeden belüli ismételhetősége?
- Milyen egyedi jellemzők (pl. ivar, testméret) befolyásolják a VT_{max} értékét?

3. vizsgálat: A görög karsztvipera (*Vipera graeca*) termoregulációja:

- Mi a görög karsztvipera által preferált testhőmérsékleti érték, illetve milyen tartományon belül mozog az aktív egyedek testhőmérséklete?
- Van-e eltérés a különböző populációk preferált testhőmérséklete között?
- Van-e kapcsolat a faj mikroélőhely-preferenciája és a termikus környezet használata között?

4. vizsgálat: A görög karsztvipera predátorai és aktivitási mintázata:

- Hogyan befolyásolja a predátorok jelenléte a görög karsztvipera napi aktivitási mintázatát?
- Változik-e termoregulációs stratégia a ragadozók elkerülése érdekében?

5. vizsgálat: A görög karsztvipera aktivitásának csökkenése a klímaváltozás hatására:

- Hogyan hat a klímaváltozás a *Vipera graeca* aktivitási mintázatára a jövőben?

2. Esettanulmányok

2.1. A pusztai viperák önkéntes hőmérsékleti maximuma

2.1.1. Bevezetés

A hőmérsékleti tolerancia felső határának feltárása kulcsfontosságú a hüllők termofiziológiájának megértésében és segít értelmezni és prediktálni a környezet termikus tulajdonságaira adott termoregulációs válaszokat (Virens & Cree 2019). Hüllők esetében a kritikusan magas hőmérsékleti érték (Critical Thermal Maximum - CT_{max}) és az önkéntes hőmérsékleti maximum (Voluntary Thermal Maximum - VT_{max}) általánosan használt paraméterek a hőmérséklet tolerancia jellemzésére (Camacho & Rusch 2017). Egy fűtött térben, amikor a testhőmérséklet eléri a VT_{max} -ot, az állat megpróbálja elhagyni a számára magas hőmérsékletű környezetet és hűvösebb mikroklímájú környezetet keres (Camacho & Rusch 2017). Ha ez nem lehetséges, akkor az állat testhőmérséklete elérheti a CT_{max} -ot, majd a letális hőmérsékleti értéket (Upper Lethal Temperature - ULT), ami mozgáskoordinációs zavarokhoz, izomgörcsökhöz, eszméletvesztéshez és akár halálhoz is vezethet (Hutchison 1961; Lutterschmidt & Hutchison 1997). Mivel a CT_{max} mérése magas halálozási kockázattal járhat (Gvoždík & Castilla 2001, Virens & Cree 2019), helyette a kevésbé invazív VT_{max} értékek mérése az elterjedtebb (Camacho et al. 2018). Fontos azonban megjegyezni, hogy a VT_{max} , CT_{max} és ULT a hőmérséklet tolerancia különböző aspektusait méri. Míg a VT_{max} a hőstressz elkerülésére irányuló viselkedési adaptációkat tükrözi, a CT_{max} és az ULT olyan fiziológiai határokat jelez, amelyeken túl az állat egészségére nézve súlyos vagy halálos hatások léphetnek fel. Ezért van szükség egy olyan módszerre, amely a hőmérséklet tolerancia viselkedési és fiziológiai tényezőit egyaránt figyelembe veszi a hüllők termálfiziológiájának tanulmányozása során. A VT_{max} mérése nem káros és a segítségével ökológiai szempontból fontos válaszokat kaphatunk egy faj melegedő klímával szembeni sebezhetőségének megértésében (Taylor et al. 2020). Az egyedek rövid távú fogságban tartása nem befolyásolja a VT_{max} -ot, az egyedeken végzett mérések során magas ismételhőséget tapasztaltak és az egyedek VT_{max} mérésekhez való hozzá szokását még nem mutatták ki kígyókban (Díaz-Ricaurte & Serrano 2020).

A vizsgálatunkban kilenc pusztai viperafajra és -alfajra vonatkozó VT_{max} méréseket és becsléseket végeztünk. Megvizsgáltuk a filogenetikai meghatározottság és a környezeti viszonyokhoz való alkalmazkodás VT_{max} -ra gyakorolt hatását úgy, hogy kerestük a filogenetikai szignálok jelenlétét a VT_{max} értékek alakulásában és

modelleztük a környezeti hőmérséklet jelenlegi térbeli változásának a VT_{max} -ra gyakorolt hatását. Feltételeztük, hogy a melegebb környezetben (azaz a síkságokon) élő populációk egyedei magasabb önkéntes hőmérséklet maximum értékeket produkálnak majd az alpin elterjedésű taxonok egyedeihez képest, ezért összehasonlítottuk a VT_{max} -ot a síkvidéki és hegyvidéki populációk között. A helyi éghajlati viszonyok alapján megjósoltuk a jelen tanulmányban közvetlenül nem mért populációk VT_{max} értékét, mivel ezeknek a sérülékeny fajoknak sok populációja távoli területeken fordul elő, de a klímaváltozás hatásainak becslésében fontosak voltak. Végül teszteltük az egyedek tulajdonságai, például az ivar és a testméret által aVT_{max} -ra gyakorolt hatásokat is, mivel arra számítottunk, hogy a nagyobb egyedek nagyobb hőmérséklet toleranciát mutatnak.

2.1.2. Anyag és módszer

2.1.2.1. Vizsgált taxonok

Az *Acridophaga* alnemzetség, amely magában foglalja a *Vipera ursinii* fajkomplexet, a *Vipera renardi* fajkomplexet, a *Vipera dinniki*, a *Vipera graeca*, a *Vipera walser*, a *Vipera kaznakovi*, a *Vipera darevskii* komplexet és a *Vipera anatolica*-t, számos filogenetikailag elkülönülő fajra és alfajra tagolódik. Ezeket evolúciósan szignifikáns egységeknek (“evolutionary significant units” = ESU) ismerik el a különböző szintű eltérések és az allopatrikus speciációs minták miatt (Nilson és Andrén 2001, Ferchaud et al. 2012, Zinenko et al. 2015, Mizsei et al. 2017, Freitas et al. 2020, Vörös et al. 2022). A pusztai vipera-félék a palearktikus sztyepp élőhelyek széles tartományát foglalják el különböző tengerszint feletti magasságokban, egyes taxonok a mediterrán és közép-ázsiai hegységek fahatár feletti, alpin gyepein is előfordulnak. Az 1. vizsgálatban használt taxonokat, elterjedési területeiket, illetve a mintavételi helyeket a 2.1.1. ábra mutatja be. Ebben a vizsgálatban kizártuk a *V. kaznakovi*-t, amely többnyire zárt, szubtrópusi és lombhullató erdőkben él (Mebert et al. 2015), bizonytalan a filogenetikai helyzete és eltérő élőhelyeket preferál a többi fajkomplexhez képest. A pusztai viperák gyakran kisméretű, izolált populációkban élnek ami érzékennyé teszi őket az élőhelyek fragmentálódására és degradációjára (Mizsei et al. 2018). Bár a pusztai viperák bizonyos ESU-i nem tekinthetők veszélyeztetettnek mivel az IUCN Vörös Lista szerinti státuszuk “Nem fenyegetett”, a taxonok többsége azonban különböző mértékű kihalási kockázattal néz szembe. A fenyegetett taxonok státusza a “Sebezhetőtől” a “Súlyosan veszélyeztetettig” terjed (Edgar & Bird 2005; Göçmen et al. 2017; Mizsei et al. 2018). Az éghajlatváltozás következményeire vonatkozó jelenlegi előrejelzések fényében a hideg éghajlathoz alkalmazkodó mediterrán hüllők, köztük a *V. ursinii*, a *V. walser* és a *V. graeca* a

legveszélyeztetettebb kígyók Európában (Araújo et al. 2006; Carvalho et al. 2010; Martínez-Freiria 2015; Mizsei et al., 2021).

2.1.2.2. Adatgyűjtés

A pusztai viperák VT_{max} adatait kilenc taxon populációjában, vadon élő egyedektől gyűjtöttük (2.1.1 ábra, 2.1.1 táblázat). Taxononként egy populációból vettünk mintát, kivéve a *V. graeca* és a *V. ursinii ssp. Cr* taxonokat, ahol két-két populáció egyedeit mintáztunk. Felvettük az egyedek megtalálási helyének GPS koordinátáit, a kígyókat kesztyűben fogtuk meg, majd az állatokat textilzsákokba helyeztük a mérésig, melyet tábori körülmények között végeztünk. A mérések előtt és után minden egyedet a vászonzsákokban tároltuk árnyékban. A VT_{max} méréseket követően rögzítettük az egyedek ivarát és teszhosszát (snout–vent length - SVL). A mérések után a kígyókat elengedtük a megtalálásuk helyszínén. Kilenc taxon 194 vipera egyedénél végeztünk VT_{max} méréseket.



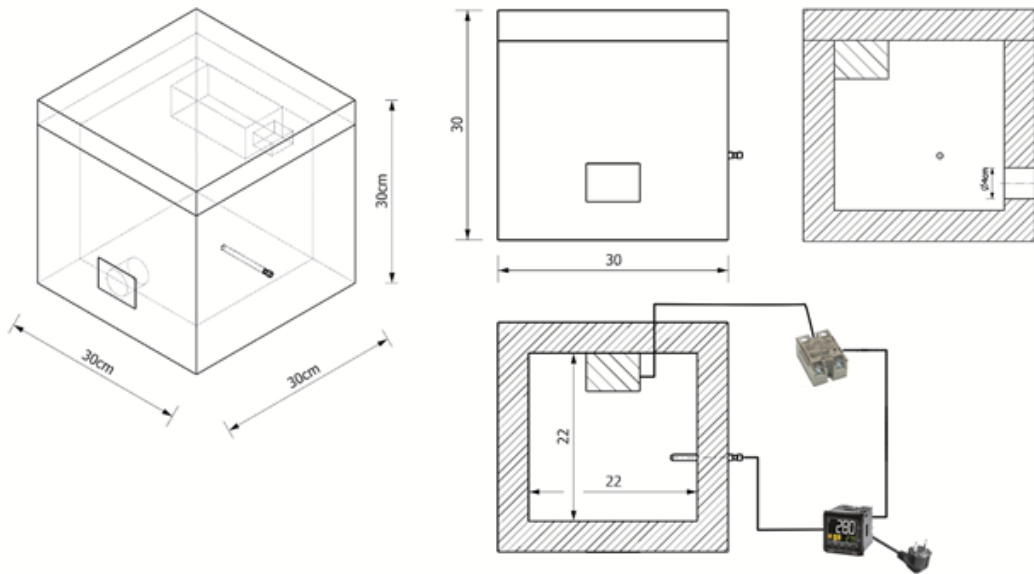
2.1.1 ábra. Az 1. vizsgálatban szereplő pusztai vipera taxonok, azok észleléseinek adatai (fehér pontok) és hozzávetőleges elterjedési területei (fehér poligonok) (taxonómia: Freitas et al. 2009). A számozott pontok és a sárga taxon nevek jelzik a VT_{max} -ra mért populációkat, a fehér pontok pedig a környezeti adatok kinyerésére és a prediktált VT_{max} becslésére használt helyeket jelzik.

2.1.1.táblázat. Az 1. vizsgálatban lemért egyedek testhossza (SVL) és taxononkénti/ivaronk mintaszámok

Faj	Testhossz (SVL) mm átlag \pm SE (mintaszám)	
	Hímek	Nőstények
<i>Vipera ursinii rakosiensis</i>	228 \pm 38.11 (n= 5)	310 \pm 24.73 (n= 14)
<i>Vipera ursinii moldavica</i>	307.24 \pm 29.07 (n= 17)	344.83 \pm 30.78 (n= 12)
<i>Vipera ursinii macrops</i>	209.43 \pm 35.92 (n= 7)	256.13 \pm 20.7 (n= 15)
<i>Vipera ursinii</i> ssp. Cr	261.33 \pm 22.2 (n= 6)	336 \pm 20.43 (n= 5)
<i>Vipera dinniki</i>	350 \pm 21.84 (n= 6)	401.33 \pm 21.78 (n= 9)
<i>Vipera renardi eriwanensis</i>	299.11 \pm 10.04 (n= 9)	306.7 \pm 14.38 (n= 10)
<i>Vipera renardi renardi</i>	306.77 \pm 32.5 (n= 13)	394.1 \pm 31.04 (n= 21)
<i>Vipera graeca</i>	241.5 \pm 30.63 (n= 4)	294 \pm 19.22 (n= 17)
<i>Vipera darevskii</i>	334.4 \pm 25.3 (n= 5)	327.79 \pm 32.83 (n= 14)

A pusztai vipera egyedek VT_{max} értékének mérésére hordozható klímakamrát használtunk (**2.1.2. ábra**). A klímakamra egy 30 \times 30 \times 30 cm-es hungarocell doboz volt, amelynek belső térfogata 22 \times 22 \times 22 cm. Annak érdekében, hogy az állatok a túlmelegedés elkerülése céljából elhagyhassák a kamrát, a kamra oldalán egy kör keresztmetszetű (\varnothing 4 cm), billenőajtóval ellátott kijáratot alakítottunk ki. A belső levegő hőmérsékletét egy precíziós hőmérséklet-szabályozó egység (Omron E5CC-T) szabályozta, amely egy PT100 hőmérséklet-érzékelőn (HVAC-Controls CHWTS-1) keresztül monitorozta a levegő hőmérsékletét és kapcsolta be illetve ki a 60 W-os fűtőegységet (Schrack IUK08343), egy relén keresztül (Omron G3NA205B). A fokozatos hőmérséklet-növekedés precizitásának biztosítása érdekében egy több töréspontos fűtési profilt programoztunk a hőszabályozó egységbe a CX-Thermo EST2-2C-MV4 v4.0 szoftverrel (Omron). A mérés kezdetekor a doboz hőmérsékletét 10 percig 25 °C-on tartottuk, majd percenként automatikusan 0,5 °C-kal növeltük. Amikor az egyedek elhagyták a klímakamrát, a testhőmérsékletüket (VT_{max}) azonnal rögzítettük egy sterilizált és síkosítóba mártott kloakahőmérővel (Testo 826-T4).

Minden egyed 2-5 napig tartottunk fogságban, ezalatt háromszor mértük meg a VT_{max} értéküket.



2.1.2. ábra. A VT_{\max} mérésekhez használt klímakamra

A vizsgált taxonok élőhelyeinek klimatikus viszonyainak becslésére első lépésben összegyűjtöttük és adatbázisba rendeztük a pusztai viperák elterjedéséről fellelhető adatokat. Az adatok forrása a nagy nemzetközi adatbázisok (GBIF, iNaturalist, UkrBIN), a szakirodalomban publikált- (Nilson & Andrén 2001; Ferchaud et al. 2012; Zinenko et al. 2015; Console et al. 2020) és a kutatócsoportunk által gyűjtött, nem publikált elterjedési adatok (<https://openbiomaps.org/projects/vipera>) voltak. Az előfordulási adatokat a példányokról rendelkezésre álló információk (morfológia) vagy a megfigyelések (fotók) alapján validáltuk. Vizuális információ hiányában ellenőriztük a megfigyelés helyét műholdfelvételeken és a molekuláris adatokkal alátámasztott elterjedési területet (Ferchaud et al. 2012; Zinenko et al. 2015; Mizsei et al. 2017; Freitas et al. 2020; Vörös et al. 2022). Az adatok összeállítása és validálása után az adatbázisban 4266 db georeferált lokalitás szerepelt.

Az élőhelyek klimatikus adottságainak VT_{\max} -ra gyakorolt hatásának vizsgálatára környezeti adatokat gyűjtöttünk a CHELSA 2.1 adatbázisból (Karger et al. 2017) amely a légköri csapadék- és hőmérséklet-mérések adatain alapuló, skálázott hőmérséklet- és csapadébecsléseket tartalmazza 30 ívmásodperc felbontásban (kb. 1×1 km rácsméret). A Karger és munkatársai (2017) által használt algoritmus tartalmaz utólagos orográfiai korrekciókat, beleértve a szélmezőket, a völgykitettséget és a határréteg magasságát. Az eredményül kapott becslések havi hőmérséklet- és

csapadékadatokból, valamint különféle származtatott változókból állnak. Az adatbázis legfrissebb változatát használtuk, mely az 1981 és 2010 között megfigyelt adatok alapján készült.

2.1.2.3. Elemzés

Minden elemzést az R 4.1.3 (R Core Team 2022) statisztikai környezetben végeztünk. A pusztai viperák VT_{\max} becsléséhez minden egyed legmagasabb mért VT_{\max} értékét használtuk. Az egyes taxonok VT_{\max} eloszlásának becsléséhez először kiszámítottuk az adatok átlagát, szórását, ferdeségét és görbületét a FITDISTRPLUS csomag “descdist” funkciójával (Delignette-Muller & Dutang 2015). Ezt követően ezekkel a paraméterekkel illesztettünk egy eloszlási függvényt az adatokra a PearsonDS csomag “rpearson” funkciójával (Becker & Klößner 2022). Végül az illesztett eloszlás csúcserékét választottuk az egyes taxonok becslt átlagos VT_{\max} (eVT_{\max}) értékeként.

A filogenetikai meghatározottság tesztelésére első lépésben törzsfarekonstrukciót végeztünk, melyhez több lókuszos Bayes-féle rekonstrukciót használtunk (Freitas et al. 2020), az összes eurázsiai vipera-taxon hét mitokondriális DNS génfragmensének összevont szekvenciái alapján. A filogenetikai rekonstrukcióhoz szükséges nexus fájl importálásához és elemzésre előkészítéséhez az APE és a PHYTOOLS csomagokat (Revell 2012; Paradis & Schliep 2019) alkalmaztuk. A filogenetikai fa ághosszainak kiszámításához az APE “compute.brlen” függvényét használtuk. A filogenetikai szignál jelenlétét a Pagel-féle λ (Pagel 1999; Freckleton et al. 2002) és a Bloomberg-féle K (Bloomberg et al. 2007) függvények eVT_{\max} adatokon történő kiszámításával teszteltük a PHYTOOLS “filosig” függvénye segítségével.

A síkvidéki és hegyvidéki pusztai viperapopulációk VT_{\max} értékeinek összehasonlításához a vizsgált kilenc taxonból két alcsoportot hoztunk létre az élőhelyük tengerszint feletti magassága alapján. A fahatár alatti sztyeppeken (általában 1000 m tengerszint feletti magasságig) található populációkat sztyeppi, síkvidéki populációknak, míg a fahatár feletti alpesi gyepeken élőket (általában 1000 m tengerszint feletti magasságtól) magashegyi, alpin elterjedésű populációknak tekintettünk.

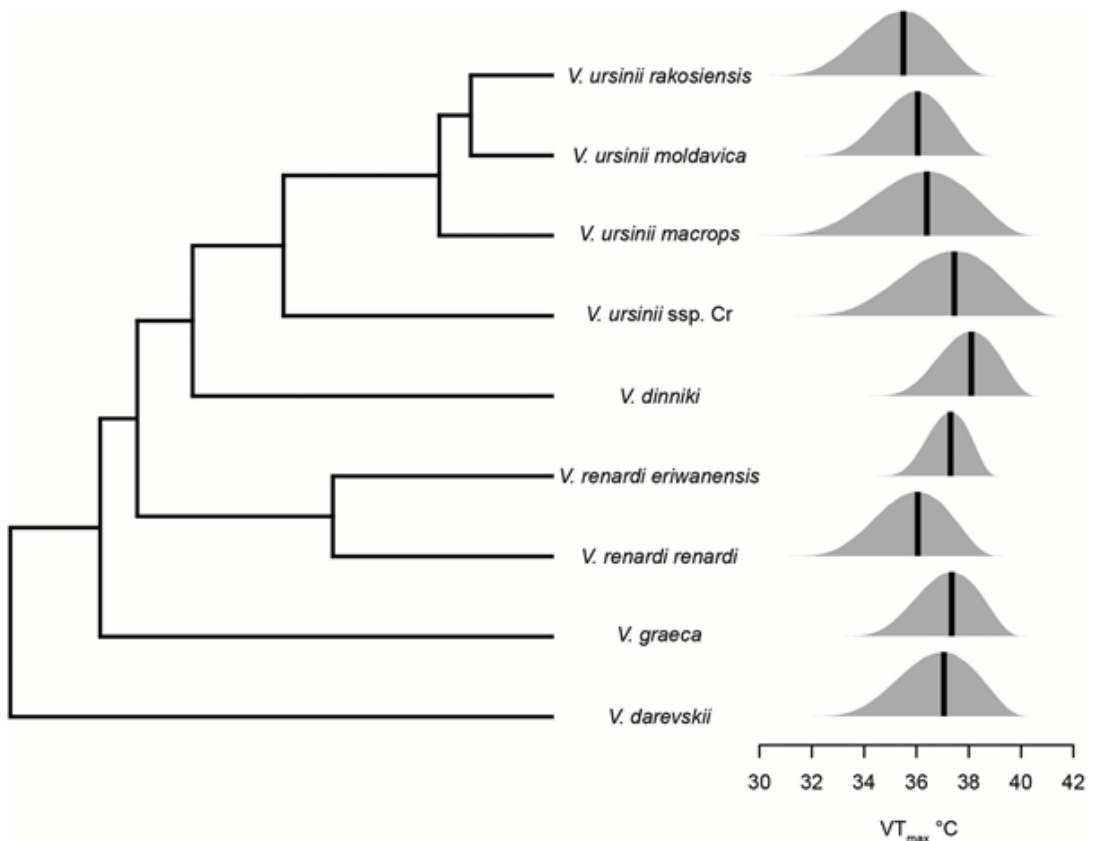
A fahatár egy ökológiai határvonal, amely földrajzi barrierként szolgálhat a síkvidéki és hegyvidéki fajok élőhelyei között (Hofgaard & Willmann 2002; Hertel et al. 2008). A VT_{\max} értékek különbségét a két élőhelycsoport között a STATS csomag (R Core Team 2022) “wilcox.test” függvényének kétmintás Wilcoxon tesztjével (más néven Mann–Whitney tesztel) teszteltük.

Az élőhelyek termális jellemzőinek VT_{\max} -ra gyakorolt hatásának modellezéséhez a RANDOMFOREST csomag “randomForest” függvényét használtuk (Liaw & Wiener 2002) az alapértelmezett paraméterekkel. A CHELSA környezeti adatokat a vizsgált vipera egyedek észlelésének koordinátaíra vonatkoztatva vontuk ki a RASTER csomag “extract” funkciójával (Hijmans et al. 2020). A kinyert adatokat nullára központosítottuk és a “scale” funkció segítségével a szórás értékét 1-re állítottuk. Az erősen korreláló ($r > 0,8$) változókat a CARET csomag “findCorrelation” függvényével távolítottuk el (Kuhn 2022). A környezeti változók VT_{\max} -ra gyakorolt hatásának szerepét a random forest modellben az átlagos csökkenési pontossággal (%IncMSE) és a Gini-index átlagos csökkenésével (IncNodePurity) mértük, amelyeket a CARET csomag “varImp” függvényével számítottunk ki. A mintavételben nem szereplő pusztai vipera taxonok VT_{\max} -értékének (pVT_{\max}) becsléséhez a RANDOMFOREST csomag “predict” függvényét használtuk, az egyedek észlelési pontjaihoz tartozó környezeti adatok felhasználásával. Általános lineáris modellekkel (GLM) modellszelekciót végeztünk, hogy értékeljük a környezeti változók hatását a VT_{\max} -ra. A legjobban illeszkedő modellt vagy modelleket az Akaike-értékek közötti különbség ($\Delta AIC < 2.0$) alapján azonosítottuk, majd a paraméterek kiszámításához a legjobb modellek átlagolását alkalmaztuk a MuMIn csomag segítségével (Bartoń 2019).

Az egyes tulajdonságok VT_{\max} -ra gyakorolt hatásának vizsgálatára Markov-láncos Monte Carlo-féle többváltozós lineáris kevert modelleket (MCMCglmm) alkalmaztunk. Függő változóként az egyes egyedek VT_{\max} értékét, valamint a testhosszt, az ivart és ezek kétirányú interakcióját magyarázó változóként szerepeltettük. Filogenetikai kontrollt alkalmazva a korábban megszerkesztett filogenetikai fa segítségével a modellt a MCMCGLMM csomag “MCMCglmm” függvényével illesztettük, nem informatív priorok használatával (Hadfield 2010). A modell akár 5 000 000 MCMC iterációval futott. Az MCMC paraméterek 1000 iteráció után minden 500 iterációnál mintázva voltak.

2.1.3. Eredmények

Az általunk vizsgált kilenc pusztai vipera taxon egyedeinél mért VT_{max} értékek 32,5 °C és 39,7 °C között változtak, az átlag VT_{max} érték 36,4 °C ($\pm 0,105$ SE, $N = 194$) volt. A VT_{max} értékek szélesebb tartományát figyeltük meg a *V. ursinii macrops* és a *V. ursinii ssp. Cr* esetében, míg a *V. dinniki* és a *V. renardi eriwanensis* egyedeinél mért VT_{max} értékek mozogtak a legszűkebb tartományban (2.1.3 ábra). A pusztai vipera taxonok egymáshoz viszonyított filogenetikai helyzete nem befolyásolta a VT_{max} értékek alakulását, nem találtunk erre utaló szignifikáns filogenetikai szignált ($\kappa = 0,873$, $P = 0,296$; $\lambda < 0,0001$, $P = 1$).



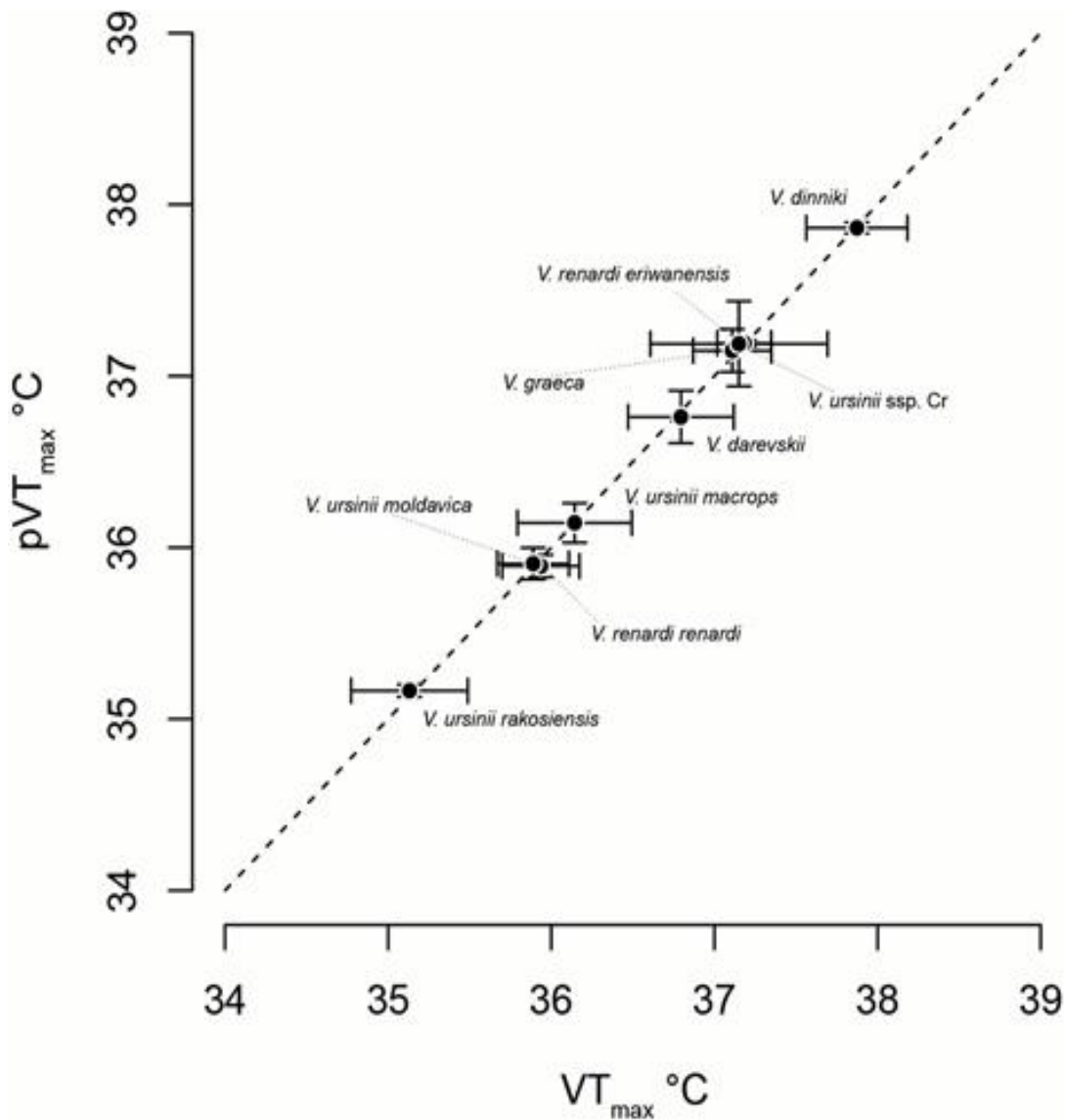
2.1.3 ábra. A vizsgált taxonok filogenetikai kapcsolatai és a VT_{max} eloszlása. A fekete függőleges vonalak az átlagos csúcserőket (eVT_{max}) jelzik.

A VT_{max} értékek tengerszint feletti magasság szerinti összehasonlítása azt mutatta, hogy a síkvidéki taxonok (*V. renardi renardi*, *V. ursinii moldavica* és *V. u. rakosiensis*) VT_{max} értékei szignifikánsan alacsonyabbak voltak, mint a hegyi taxonoknál mért értékek (*V. graeca*, *V. darevskii*, *V. dinniki*, *V. renardi eriwanensis*, *V. ursinii ssp. Cr.*, *V. u. macrops*; $W = 2113$, $P < 0.0001$).

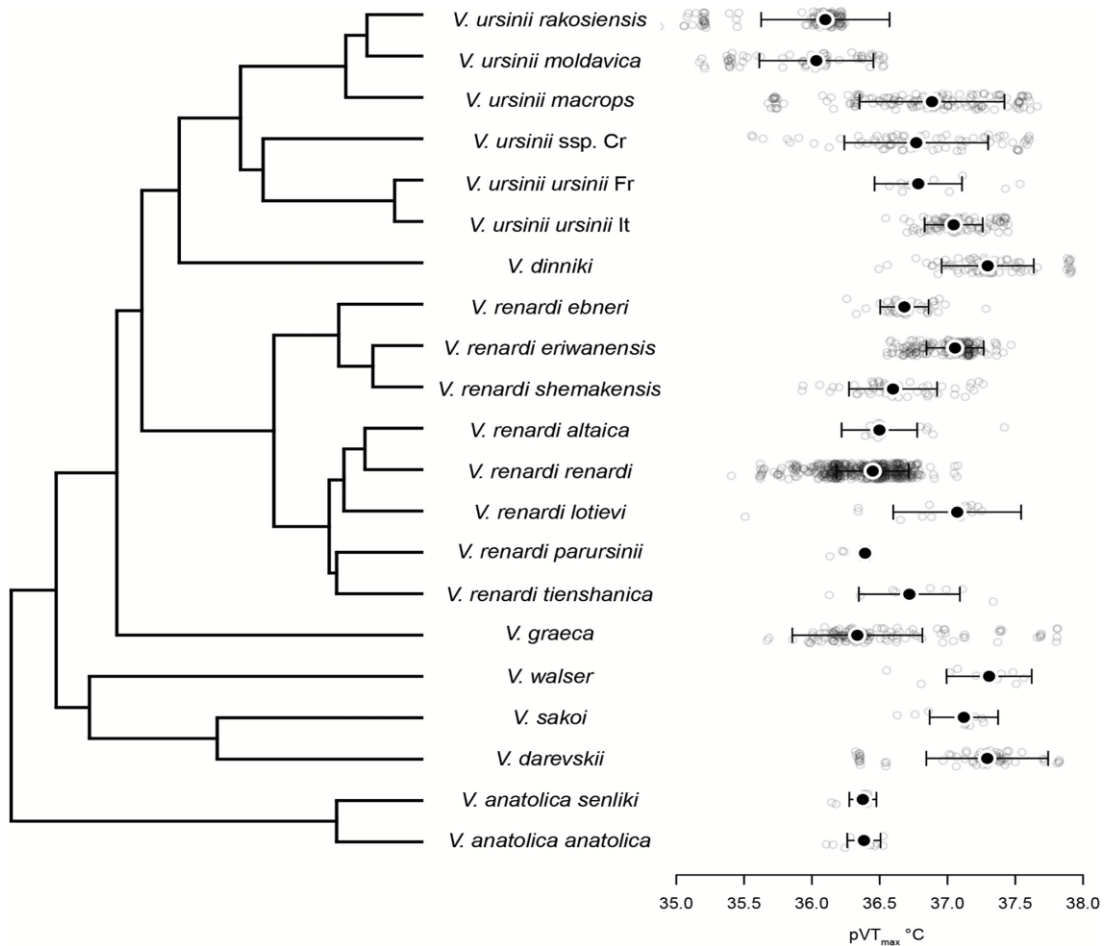
A VT_{max} érték alakulását magyarázó legfontosabb környezeti változók a csapadék mennyisége a leghidegebb (bio19), a legszárazabb (bio14) és a legmelegebb (bio18) negyedekben, a rövidhullámú fény mennyiség (rsds), valamint a leghidegebb (bio11) és a legnedvesebb (bio8) negyedek átlaghőmérséklete voltak (**2.1.2 táblázat**). A modell pontosan jóslta az általunk mért VT_{max} értékek átlagát (**2.1.4 ábra**, **2.1.5 ábra**). A GLM modell becslései azt mutatták, hogy a rövidhullámú fény mennyiség (rsds) jelentős pozitív hatással volt a VT_{max} -ra, emellett a bio8, a felhőborítottság (clt), az átlaghőmérséklet (bio2) és a legszárazabb negyedév átlaghőmérséklete (bio9) jelentős negatív hatással volt a VT_{max} értékekre (**2.1.2 táblázat**).

2.1.2 táblázat. A pusztai viperák VT_{max} változatosságát magyarázó legfontosabb környezeti változók, amelyeket a random forest és a GLM elemzésekkel számítottunk ki. A random forest elemzésnél az előrejelzők fontosságát a pontosságcsökkenés (%IncMSE) és a Gini-index csökkenése (IncNodePurity) alapján mértük, míg a GLM elemzéseknél a legjobb GLM modellek átlagolt együttható becsléseit ábrázoltuk ($\Delta AICc < 2$).

variable	Random forest		GLM				változók megnevezése
	%IncMSE	IncNodePurity	Becsült érték	SE	Z	P	
bio19	14.17	19.1	1.8728	3.2307	0.5783	0.5630	A leghidegebb negyedév csapadékmennyisége
bio14	13.57	16.43	-7.0225	4.2226	1.6589	0.0971	A legszárazabb hónap csapadékmennyisége
bio18	13.51	14.12	3.7950	2.3127	1.6372	0.1016	A legmelegebb negyedév csapadékmennyisége
rsds	13.06	20.93	0.8918	0.3018	2.9392	0.0033	Felszíni leáramló rövidhullámú sugárzás
bio11	12.56	21.3	-5.4016	3.5749	1.5092	0.1313	A leghidegebb negyedév átlaghőmérséklete
bio8	10.98	21.07	-5.3581	1.8214	2.9267	0.0034	A legcsapadékosabb negyedév átlaghőmérséklete
bio15	10.91	12.38	-2.3058	2.0478	1.1241	0.2610	Csapadék évszakos változékonysága
npp	10.7	10.97	1.3883	1.5382	0.9013	0.3674	Nettó elsődleges termelés
clt	10.67	10.43	-1.2482	0.5563	2.2367	0.0253	Az átlagos havi felhőborítottság
bio2	9.86	7.45	-4.7240	2.0143	2.3374	0.0194	Az átlagos napi hőmérséklet-ingadozás
bio9	8.7	6.69	4.7262	1.7328	2.7138	0.0067	A legszárazabb negyedév átlaghőmérséklete
hurs	6.92	9.1	-0.3517	0.9806	0.3574	0.7208	Felszinközei relatív páratartalom
bio7	5.11	5.59	6.2093	3.2170	1.9254	0.0542	Az éves hőmérsékleti tartomány



2.1.4 ábra. A pusztai viperák megfigyelt (VT_{max}) és prediktált (pVT_{max}) hőmérséklet toleranciájának felső határa (átlag \pm SE). A pVT_{max} a környezeti változókra illesztett random forest modell által becült érték. A hibásávok az SE-t, a szaggatott vonal az 1:1 arányvonalat jelzi.



2.1.5 ábra. A pusztai viperák mitokondriális filogenetikája és a prediktált (pVT_{max}) hőmérséklet toleranciája. A halvány körök a pVT_{max} értékeit mutatják az előfordulási helyeken, míg a nagy pontok és hibaszávok a pVT_{max} érték átlagát \pm SE jelzik.

Az egyedek szintjén a testhossz (SVL) hatása a VT_{max} értékekre szignifikánsan pozitív volt, míg az ivarnak és a két változó kölcsönhatásának nincs hatása (**2.1.3 táblázat**).

2.1.3 táblázat. A testhossz és az ivar hatása a VT_{max} egyed szintű változatosságára

	Becsült érték	CI I-95%	CI U-95%	Effektív mintaszám	pMCMC
(Intercept)	34.1474	31.9693	36.3887	928.6708	0.001
SVL (testhossz)	0.0108	0.0051	0.0177	990.5308	0.001
ivar	0.6837	-0.4969	1.7835	972.1719	0.2265
SVL : ivar	-0.0036	-0.0074	-0.0004	979.921	0.0501

2.1.4. Diskusszió

Nem találtunk szignifikáns filogenetikai szignált a pusztai viperá fajok VT_{max} értékei között ami arra utal, hogy az általunk vizsgált fajok hőmérséklet toleranciája csekély filogenetikai meghatározottsággal rendelkezik. Ez az eredmény azért meglepő, mert más termikus tulajdonságok esetében nem ez a megszokott. A CT_{max} -ra összpontosító tanulmányok kimutatták, hogy a hőmérséklet tolerancia felső határértékének evolúciója lassú lehet és gyakran erős filogenetikai meghatározottságot mutat, ezt az elméletet gyakran a Bogert-effektushoz kötik (Araújo et al. 2013; Grigg & Buckley 2013). Bogert szerint a szabályozó viselkedések, mint például a termoreguláció, csökkentik az élőlényekre nehezedő szelekciós nyomást és potenciálisan limitálják a fiziológiai evolúciót. Ez az elmélet azt sugallja, hogy a termoregulációs viselkedés tompíthatja az evolúciós nyomást az olyan fiziológiai tulajdonságokra, mint a például CT_{max} (Muñoz 2022). Tekintettel arra, hogy a VT_{max} változásai potenciálisan befolyásolhatják a CT_{max} evolúciós meghatározottságát, további kutatásokra van szükség ahhoz, hogy teljes mértékben megérthessük a hőmérséklet tolerancia e két mérőszámának összefüggését

Másrészt számos makroevolúciós tanulmány kimutatta, hogy a hőmérséklet szabályozás különböző eszközei egymástól függetlenül is fejlődhetnek (Bodensteiner et al. 2021). Míg egyes tulajdonságok filogenetikailag korlátozott módon fejlődhetnek, a vizsgálatunkban megfigyelt hőmérséklet tolerancia a lokális környezethez való független alkalmazkodás következménye lehet. A viselkedés által szabályozott hőmérséklet tolerancia felső határát befolyásolhatja a környezet hőmérséklet varianciája, amely alpin környezetben szélesebb határok között változhat, ahol az optimális környezeti hőmérséklet napi- és éves előfordulása egyaránt korlátozott. Ezt a kérdést a jövőben tovább lehet vizsgálni, ha adatokat gyűjtenénk a *V. kaznakovi* komplex taxonjaiból, melyek mérsékelt- és szubtrópusi erdőkben egyaránt előfordulnak és kiterjesztenék a mintavételt a *V. dinniki* és *V. darevskii* alacsonyabban fekvő populációira.

Vizsgálatunk során azt tapasztaltuk, hogy a hidegebb környezetben (hegyvidéken) előforduló populációkban magasabb VT_{max} értékeket produkáltak az egyedek, ami ellentmond annak a hipotézisnek, miszerint a környezeti hőmérséklet pozitív hatással van a VT_{max} értékek alakulására. Ez azzal magyarázható, hogy a VT_{max} értékek magasabbak lesznek, ha alacsony a környezeti hőmérséklet a viperák aktivitási időszakában, valamint alacsony a páratartalom és a felhőborítottság, és az éves csapadékmennyiség egyenetlenül oszlik el. Ezek a környezeti faktorok olyan termikus környezetet hoznak létre, amely hatására a viperák hőmérséklet toleranciája nő, ami

lehetővé teszi számukra, hogy a napsütéses órák rövid időszakait hatékonyabban ki tudják használni, például az emésztéshez és az utódok fejlődéséhez szükséges termoregulációra. Az aktivitásra alkalmas időszak után a környezeti hőmérséklet sokkal gyorsabban csökken a magasan fekvő területeken, mint a síkvidéki élőhelyeken, mely ugyancsak hozzájárulhat a magasabb hőmérsékleti értékek elviselésének képességéhez a hegyvidéki populációkban. A hőmérsékleti tolerancia jellemzésére leggyakrabban használt módszer a CT_{max} mérés, amely pikkelyes hüllők esetében pontosabban megjósolható a hőmérsékletingadozással kapcsolatos változókból, mint az átlagos hőmérsékleti változókból (Clusella-Trullas et al. 2011).

A hideg éghajlati hipotézis azt sugallja, hogy hideg és/vagy kiszámíthatatlan éghajlaton (Tinkle & Gibbons 1977) erős lehet a szelekció a magasabb hőtoleranciára, ami a megnövekedett CT_{max} és az alacsonyabb CT_{min} értékekben nyilvánul meg az álelevenszülő fajoknál (például a viperáknál) és magasabb fitness eredményez, ellentétben a tojásrakó fajokkal, amelyek nem tudják szabályozni az inkubációs hőmérsékletet (Shine 1995; Lourdais et al. 2004). Összefoglalva, eredményeink azt sugallják, hogy a hideg élőhelyek magas hőtoleranciája alkalmazkodás lehet a hőszabályozás maximalizálására, ha a környezeti hőmérséklet csak rövid ideig éri el a preferált értékeket. A környezeti tényezők és a hőmérséklet tolerancia közötti kapcsolat további kutatása más fajoknál, beleértve a kígyók operatív- és testhőmérsékletének vizsgálatát természetes környezetükben, segíthet megérteni az ektoterm élőlények hőmérséklet tolerancia általi alkalmazkodását.

2.2. A pusztai viperák önkéntes hőmérséklet maximumának egyeden belüli és egyedek közötti változatossága

2.2.1. Bevezetés

A hőmérséklet toleranciát általában a kritikusan magas testhőmérsékleti érték (CT_{max}) és a kritikusan alacsony testhőmérsékleti érték (CT_{min}) mérésével jellemzik, amelyek a legszélesebb körben mért termikus paraméterek (Bennett et al. 2021). Ezzel szemben az önként választott hőmérsékleti maximummal (VT_{max}), amely a viselkedés által befolyásolt hőmérséklet tolerancia felső határa, ritkábban foglalkoznak (Camacho & Rusch 2017). Az ezen termoregulációs változók mérésének megismételhetőségét vizsgáló tanulmányok korlátozott száma (McTernan & Sears 2022) módszertani nehézségekből fakadhat. A CT_{max} mérése magában hordozza a megnövekedett mortalitás kockázatát, még egy egyedi teszt esetén is, ami etikai aggályokat vet fel (Camacho et al. 2023). Ezzel szemben a VT_{max} a hőmérsékleti tolerancia nem invazív

és ökológiailag releváns mérőszámának tekinthető, de egészen a közelmúltig hiányzott a gyakorlatias és következetes definíció (Camacho et al. 2018). Jellemzően robusztus és rugalmas mérési paraméternek tekintik (Camacho et al. 2024) Az egyedenként vizsgált termikus változók, mint például a beállított testhőmérséklet (Artacho et al. 2013; Clusella Trullas et al. 2007; Sauer et al. 2018), VT_{max} és CT_{max} (McTernan & Sears 2022; O' Donnell et al. 2020) korábban főleg ektoterm élőlények esetében voltak vizsgálva. A korábbi eredmények arra utalnak, hogy az egyedi hőszabályozási képesség a legtöbb vizsgált populációban jelen van (Goulet et al. 2017; Horváth et al. 2020; Michelangeli et al. 2018). A termálbiológiai vizsgálatokkal foglalkozó korábbi tanulmányok túlnyomórészt a fajok vagy populációk átlagaira összpontosítottak, kevésbé fektettek hangsúlyt az egyedek közötti és az egyeden belüli eltérésekre (Artacho et al. 2013). Kutatásunkban az *Acridophaga* alnemzetségbe tartozó pusztai vipera-félék egyéni viselkedés által befolyásolt hőmérséklet toleranciáját vizsgáltuk (Nilson & Andrén, 2001). Korábban (Radovics et al. 2023; 2.1. fejezet) úgy találtuk, hogy a pusztai viperák populációinak VT_{max} átlagértékeit nem filogenetikai szignálok, hanem az élőhelyek hőmérséklete és csapadék ellátottsága befolyásolja, továbbá a hidegebb, alpin környezetben élő viperapopulációk magasabb VT_{max} -ot produkálnak, mint a melegebb, síkvidéki sztyepei környezetben élő taxonok. Ennélfogva ennél az egyedi szintű termoregulációs változónál a lokális adaptáció jelentős szelekciós erőként hathat.

A 2. vizsgálatban a VT_{max} egyedek közötti és egyeden belüli változatosságát vizsgáltuk a rokon pusztai viperafajok és alfajok különböző élőhelytípusain (síkvidéki vs. hegyvidéki). Figyelembe véve a populációs átlagok állandó különbségeit, azt feltételeztük, hogy az egyedek az általuk választott VT_{max} értékekben is különböznek egymástól, ami az egyedek közötti és az egyeden belüli variációt, végső soron pedig ennek a tulajdonságnak a plasztikus és szelektív potenciálját mutatja. Feltételeztük, hogy az alpin élőhelyeken élő populációkból származó egyedek VT_{max} -értéke nagyobb állandóságot mutat, mint a sztyepei elterjedésű taxonok egyedeinél. Ez a hipotézis abból a feltevésből fakadt, hogy a magasabb környezeti hőmérsékleten való aktivitás valójában kényszer, hogy meghosszabbítsák a rövidebb hegyvidéki aktivitási periódusukat, ami körültekintőbb hőszabályozást tesz szükségessé, mivel közel vannak a kritikus fiziológiai maximumukhoz (Radovics et al. 2023; 2.1. fejezet). Emellett arra számítottunk, hogy a helyi éghajlati viszonyok jelentős szerepet játszanak a VT_{max} változatosságának alakulásában. Továbbá, mivel a hőszabályozási viselkedés nagymértékben függ az egyedi tulajdonságoktól (Sih et al. 2015), ezért az egyes tulajdonságok VT_{max} -ra gyakorolt hatását is vizsgáltuk, mint pl. testméret, ivar és mintavételi idő. Arra számítottunk, hogy a nagyobb testmérettel rendelkező egyedek

alacsonyabb varianciát mutatnak a VT_{\max} értékekben az egyedek különböző felület-térfogat arányának eltérő termikus jellemzői miatt (Díaz-Ricaurte et al., 2022). Vártuk az ivar és a mintavételi idő hatását is, tekintettel arra, hogy a gravid nőstények precízebb hőszabályozást végezhetnek a hímekhez képest (Dyugmedzhiev et al., 2020)

2.2.2. Anyag és módszer

2.2.2.1. Adatok

Az elemzésben a pusztai vipérák mért VT_{\max} adatait használtuk fel, melyeket az 1. vizsgálatnál leírt módon gyűjtöttünk (Radovics et al. 2023; 2.1. fejezet).

2.2.2.2. Elemzés

Az egyedeken belüli és egyedek közötti változatosság vizsgálatába azokat a vipera-egyedeket vontuk be, amelyeket legalább három alkalommal mértünk. Az adatok elemzését R statisztikai környezetben végeztük. A VT_{\max} mérések ismételhetőségét (repetabilitását), az egyedek közötti és az egyedeken belüli változást, valamint az egyedi tulajdonságok és környezeti tényezők hatásait kettős hierarchikus lineáris vegyes modellekkel (DHLMM) becsültük meg a „brms” csomag használatával (Bürkner 2018, 2017), amely a Bayes-féle Stan szoftveren (2.26-os verzió, Stan Development Team 2021) alapul. A DHLMM megközelítésben az „átlagmodell” azt becsüli meg, hogy az egyedek eltérnek-e a kérdéses tulajdonság átlagos kifejeződésében, míg a „maradékmodell” azt becsüli meg, hogy különböznek-e az átlag körüli reziduális intraindividuális variációban (rIIV). Az elemzéshez a VT_{\max} értékeket standardizáltuk (azaz z-transzformáltuk, ahol az átlag = 0 és a szórás = 1). Ez a transzformáció nem befolyásolja a változó értékeit, de segíti a modellillesztést. A standardizált VT_{\max} -ot válaszváltozóként illesztettük a modellekbe, Gauss-eloszlás segítségével elemeztük. A DHLMM modellben a síkvidéki és a hegyvidéki elterjedésű populációk közötti potenciális különbségeket teszteltük. Hozzáadtunk egy populációs metszéspontot (átlagmodell: β_0 , reziduális modell: γ_0), amelynek egyetlen rögzített hatása a „fahatár”. E felosztás alapján a síkvidéki csoportba, azaz a „fahatár” alatti fajok közé a *V. u. rakosiensis*, *V. u. moldavica*, és *V. r. renardi*, míg a többi faj a hegyvidéki csoporthoz tartoztak. Továbbá teszteltük az egyedi különbségeket úgy, hogy az „egyedi identitást” random metszéspontként (a „fahatárral” csoportosítva) belefoglaltuk az átlag- és maradékmodellbe. A reziduális modellben az ω^2 hiperparaméter azt tükrözi (logaritmikus skálán), hogy az egyedek mennyire különböznek egymástól a maradék szórása tekintetében. A síkvidéki és hegyvidéki

populációkra vonatkozó VT_{max} korrigált ismételhetőségi becsléseit ebből a DHLMM-ből számítottuk ki úgy, hogy az egyedek közötti varianciát elosztottuk a teljes fenotípusos varianciával.

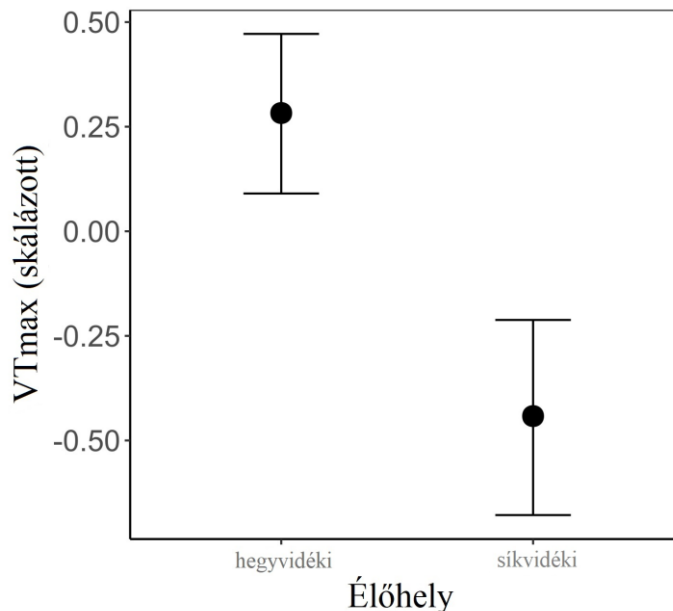
$$R = V_{egyed} / (V_{egyed} + V_{reziduális})$$

Figyelembe kell venni, hogy a reziduális variancia ($V_{residual}$) itt a reziduális modell (γ_0) populációs metszetére vonatkozik, ezért ezt a metszéspontot varianciává alakítottuk át úgy, hogy a kitevőjét négyzetre emeltük, mivel a diszperziós modell log skálát használ a maradék standard szórásának becslésére.

Két további DHLMM-t készítettünk, hogy felmérjük a környezeti tényezők, az ivar, az SVL és az aktivitási szezonban vett mintavételi időpont lehetséges hatását. Az utóbbit úgy határoztuk meg, hogy kiszámoltuk a viperapopuláció első éves aktivitási napja és a mérési szakasz kezdete közötti napok számát. A viperapopuláció első éves aktivitási napját a populáció mintavételi dátumának átlagos Julianus-naptár szerinti és a CHELSA gdgfgd5 közötti különbségből vezettük le, vagyis az első naptól, amikor a hőmérséklet $5^{\circ}C$ fölé emelkedett Julianus-napokban mérve. Mind az átlag-, mind a reziduális modelleket hasonlóan paramétereztük. A második DHLMM-ben a VT_{max} -ot (standardizálva) illesztettük válaszváltozóként, míg a felszíni lefelé irányuló „rövidhullámú sugárzásfluxust” (rsds), az átlagos havi „felhőborítottságot” (clt), a „napi hőmérséklet-ingadozás átlagát” (bio2), a „legnedvesebb” (bio8) és a „legszárazabb negyedév” (bio9) hőmérsékletét magyarázó változókként vettük fel (Radovics et al. 2023a). Az „egyedi azonosság” és a „taxon” véletlen metszetekként kerültek be a modellbe. Harmadik és egyben végső DHLMM-ünket hasonlóan illesztettük, azzal a különbséggel, hogy az „aktivitási szezonban vett mintavételi időpont”, az „ivar” és az „SVL” magyarázó változóként szerepeltek. A folyamatos magyarázó változókat mindkét modellben standardizáltuk. A DHLMM-eket nem informált priorokkal illesztettük, ami a brms csomag alapértelmezett beállítása. Négy láncot futtattunk a konvergencia kiértékeléséhez, 6000 iterációval, 1000 iterációs bemelegítéssel és egy 4-es ritkítási intervallummal. Az összes becsült modellkoefficiens és megbízhatósági intervallum kielégítő konvergencia-diagnosztikával rendelkezett: R-hat (potenciális skála-redukciós faktor a szétválasztott láncokon) $< 1,01$, és a effektív mintaszám > 400 (Vehtari et al. 2021).

2.2.3. Eredmények

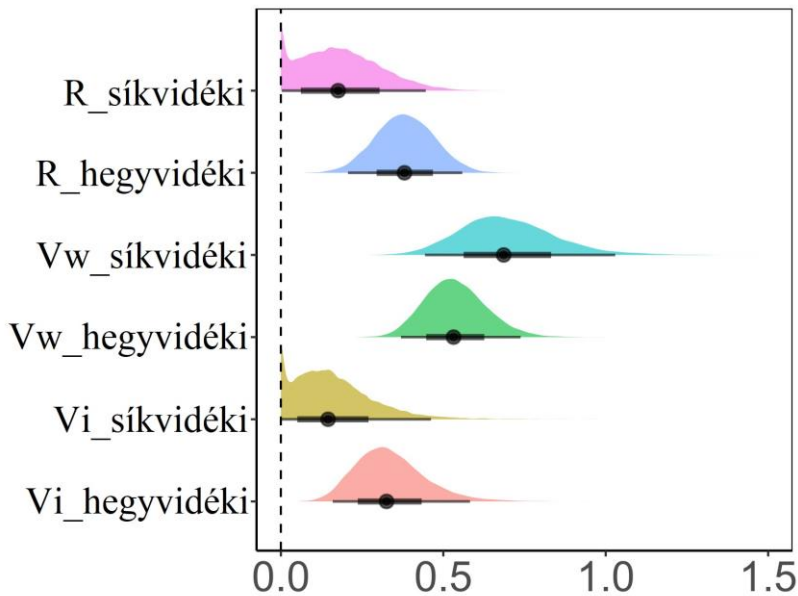
Az első DHLMM modellünk alapján a VT_{max} értékek alakulását befolyásolja a „fahatár” (becslés = -0,72, 95% CI = [-1,02 - -0,42]), az alpin élőhelyen előforduló viperák magasabb VT_{max} hőmérsékleti értékeket mutattak (2.2.1. ábra), viszont a rIIV különbségeket (az összevont mintában), azaz a viselkedés kiszámíthatóságát nem befolyásolta a síkvidéki illetve a hegyvidéki élőhely divergencia (2.2.1. táblázat). A vipera egyedek átlagos VT_{max} értékében lényegesen különböztek egymástól mind a síkvidéki, mind a hegyvidéki populációkban (0,57, [0,4-0,76]; 0,37, [0,05-0,68]). Fontos, hogy az rIIV-ben is jelentős egyéni különbségek voltak jelen mindkét élőhelytípusban (hegyvidéki = 0,27, [0,04 – 0,51]; síkvidéki = 0,17, [0,04 – 0,45]). Mind a síkvidéki, mind a hegyvidéki viperák konzisztensek voltak a VT_{max} értékében ($R = 0,19$, 95% CI = [$2,66 \times 10^{-8}$ – 0,4] vs. 0,38, 95% CI = [0,21 - 0,56]), ami azt jelenti, hogy egyes vipera egyedek alacsonyabb, míg mások magasabb VT_{max} értékeket produkáltak, mint az adott populációnál tapasztalt átlag VT_{max} érték. Bell és munkatársai (2009) metaanalízise alapján az előbbi alacsonynak, míg az utóbbi átlagos ismételhetőségűnek tekinthető. Nem volt szignifikáns különbség a mérések repetabilitás becslésében a különböző élőhelytípusok szerint (2.2.2. ábra).



2.2.1. ábra. A populációsztípusú különbségek az átlagos önkéntes hőmérsékleti maximumban (viselkedési típus) a hegyvidéki és a síkvidéki taxonok között a *Vipera ursinii* komplexben. A grafikonok feltételes hatásokat és 95%-os hiteles intervallumokat mutatnak, melyeket Bayes-féle kettős hierarchikus vegyes modellekből nyertünk.

2.2.1. táblázat. Különbségek az egyedi átlag (átlag modell) és a prediktálható (reziduális modell) VT_{max} értékekben a hegyvidéki és a síkvidéki *Vipera ursinii* taxonok között. Az értékek és a 95%-os megbízhatósági intervallumok (zárójelben) a kettős hierarchikus vegyes modellek alapján vannak megadva. Azok az értékek, amelyek eltértek a nullától a 95%-os megbízhatósági intervallumok alapján, félkövérrel vannak kiemelve.

modell	becslés (\pm 95% CI)
Átlagmodell	
Fix hatások	
Metszéspont	0.28 [0.09 – 0.47]
Fahatár (sztyeppe)	-0.72 [-1.03 – 0.42]
Véletlen hatások	
$\sigma^2_{ID, Intercept, alpine}$	0.57 [0.4 – 0.76]
$\sigma^2_{ID, Intercept, steppe}$	0.37 [0.05 – 0.68]
Reziduális modell	
Fix hatások	
Metszéspont	-0.32 [-0.5 – -0.15]
Fahatár (sztyeppe)	0.13 [-0.14 – 0.4]
Véletlen hatások	
$\omega^2_{ID, Intercept, alpine}$	0.27 [0.04 – 0.51]
$\omega^2_{ID, Intercept, steppe}$	0.17 [0.01 – 0.45]



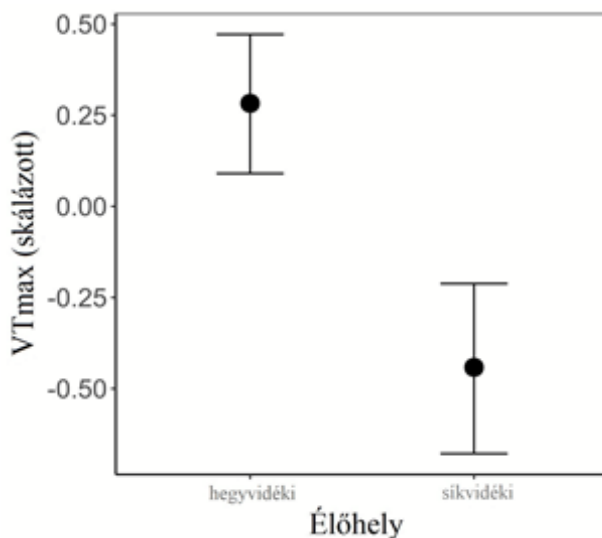
2.2.2. ábra. Az önkéntes hőmérsékleti maximum korrigált ismételhetőségi értékei (τ) az egyedeken belüli és egyedek közötti eltérések (V_w és V_i) a síkvidéki és a hegyvidéki taxonok között a *Vipera ursinii* komplexben. A log variancia arányokat ($\ln VR$) mutatjuk be.

A második DHLMM modellünk nem mutatott semmilyen környezeti tényező hatást a viselkedéstípusra vagy az rIIV-re (**2.2.2. táblázat**). Ez a modell ismét megerősítette az egyedi variancia jelenlétét a VT_{max} értékek egyedek közötti és egyeden belüli változásában (sdID.Intercept és ω^2 ID.Intercept). Jelentős eltérések mutatkoztak a taxonok között és egy-egy taxonon belül is (sdtaxon.Intercept és ω^2 taxon.Intercept, **2.2.2. táblázat**).

2.2.2. táblázat. A környezeti tényezők hatása az egyedek átlag (átlag modell) és a prediktálható (reziduális modell) VT_{max} értékére a *Vipera ursinii* fajkomplexben. A becsléseket és a 95%-os hiteles intervallumokat (zárójelben) kettős hierarchikus vegyes modellek alapján mutatjuk be. A 95%-os hiteles intervallumok alapján 0-tól eltérő becslések félkövérrel vannak kiemelve.

modell	becslés (\pm 95% CI)
Átlagmodell	
Fix hatások	
Metszéspont	2.03 [-12.74 – 14.51]
Rövidhullámú sugárzás	0.19 [-0.25 – 0.74]
Felhőtakaró	-0.08 [-0.26 – 0.10]
Napi átlag hőmérséklet ingadozás	-0.12 [-0.45 – 0.3]
A legcsapadékosabb negyedév átlaghőmérséklete	-0.06 [-0.16 – 0.08]
A legszárazabb negyedév átlaghőmérséklete	-0.05 [-0.12 – 0.04]
Véletlen hatások	
sd _{ID} .Intercept	0.31 [0.09 – 0.47]
sd _{taxon} .intercept	0.68 [0.17 – 1.82]
Reziduális modell	
Fix hatások	
Metszéspont	-2.31 [-9.23 – 8.54]
Rövidhullámú sugárzás	0.02 [-0.33 – 0.29]
Felhőtakaró	0.03 [-0.12 – 0.11]
Napi hőmérséklet-ingadozás átlaga	0.05 [-0.15 – 0.21]
A legcsapadékosabb negyedév átlaghőmérséklete	0.02 [-0.06 – 0.08]
A legszárazabb negyedév átlaghőmérséklete	0.03 [-0.03 – 0.06]
Véletlen hatások	
ω^2 ID.Intercept	0.14 [0.01 – 0.33]
ω^2 taxon.Intercept	0.25 [0.01 – 0.98]

A harmadik DHLMM modell az ivar VT_{max} értékekre gyakorolt szignifikáns hatását jelezte (-0,32 [-0,56 - -0,08]), a hímek nagyobb VT_{max} értékeket produkáltak, mint a nőstények (**2.2.3. ábra**). A fennmaradó nem-szignifikáns hatások a **2.2.3. táblázat**-ban láthatóak.



2.2.3. ábra. Az ivari különbségek hatása a populációsintű átlagos önkéntes hőmérsékleti maximumra (viselkedési típusra) a *Vipera ursinii* komplexben. A grafikonok feltételes hatásokat és 95%-os hiteles intervallumokat mutatnak, melyeket Bayes-féle kettős hierarchikus vegyes modellekből nyertünk

2.2.3. táblázat. A szaporodási időszak, a méret és az ivari különbségek hatása az egyed átlagos (átlag modell) és a prediktálható (reziduális modell) VT_{max} értékére a *Vipera ursinii* fajkomplexben. A becsléseket és a 95%-os hiteles intervallumokat (zárójelben) kettős hierarchikus vegyes modellek alapján mutatjuk be. A 95%-os hiteles intervallumok alapján 0-tól eltérő becslések félkövérrel vannak kiemelve.

modell	becslés (± 95% CI)
Átlagmodell	
<i>Fix hatások</i>	
Metszéspon	0.28 [-0.22 – 0.79]
Szaporodási időszak	-0.21 [-0.7 – 0.26]
Testhossz (SVL)	0.07 [-0.06 – 0.21]
Ivar	-0.32 [-0.56 – -0.08]
<i>Véletlen hatások</i>	
sd _{ID.intercept}	0.24 [0.03 – 0.42]
sd _{taxon.intercept}	0.65 [0.34 – 1.24]
Reziduális modell	
<i>Fix hatások</i>	
Metszéspon	-0.32 [-0.58 – -0.06]
Szaporodási időszak	0.06 [-0.13 – 0.27]
Testhossz (SVL)	-0.11 [-0.22 – 0.01]
Ivar	0.09 [-0.15 – 0.32]
<i>Véletlen hatások</i>	
ω ² _{ID.intercept}	0.12 [0.01 – 0.3]
ω ² _{taxon.intercept}	0.21 [0.02 – 0.53]

2.2.4. Diszkusszió

A fiziológiai és viselkedésbeli tulajdonságok evolúciója a fenotípusos és genetikai eltérésekre támaszkodik és feltételezhetően összefüggésben állnak a fitnesszel (Smith&Blumstein, 2008) Mindazonáltal állandóságuk az egyedek szintjén létfontosságú ahhoz, hogy a természetes szelekció kifejtsse hatását (Laskowski et al. 2022; Westneat et al. 2015). Mivel az egyedek közötti fenotípusos varianciát mind a genetikai, mind az állandó környezeti hatások eredményezik, a tulajdonságok konzisztenciája mellett a repetabilitás becslések közvetett bizonyítékot szolgáltathatnak a potenciálisan örökölhető genetikai varianciára, azaz a szűk értelemben vett öröklődés lehetséges felső határára (McTernan & Sears 2022). Hiány van olyan tanulmányokból, amelyek vizsgálják az egyedek közötti illetve az egyeden belüli különbségeket a termoregulációs tulajdonságokban, valamint a hőmérséklet toleranciában (Hubáček & Gvoždík, 2024).

Annak érdekében, hogy megértsük a pusztai viperák (*Acridophaga alnemzetség*) éghajlatváltozáshoz való alkalmazkodásának képességét, megvizsgáltuk a VT_{max} egyedek közötti és egyedi szinten tapasztalható eltéréseit, valamint azt, hogy hogyan befolyásolják a lokális klimatikus viszonyok, az egyedek jellemzői (testhossz, ivar) és a kiválasztott mintavételi időszak ezeket a varianciakomponenseket. Megállapítottuk, hogy a hegyvidéki élőhelyeken élő viperák átlagos VT_{max} értéke magasabb volt, hasonlóan a korábban dokumentált populációs átlagértékekhez (Radovics et al. 2023). Az élőhelyek melegedése egy olyan szelekciós nyomás, amely a hőmérséklet-tolerancia növekedését eredményezheti, ezáltal a kevésbé csökken hidegebb éghajlaton élő viperák napi és éves aktivitási időszakok (Riddell et al. 2018). A magasabb VT_{max} lehetővé teszi a rövid, gyakran rendkívül meleg időjárású időszakok hatékonyabb kihasználását, mivel a környezeti hőmérséklet gyakran meghaladja a magasabb tengerszint feletti magasságban élő fajok hőmérséklet optimumát (Radovics et al. 2023). A magasabb VT_{max} értékeket produkáló síkvidéki vipera populációk jobban tolerálják a napi hőmérséklet maximumokat, kihasználva a korábban melegebb, alkalmatlan élőhelyeket vagy akár a refúgiumokat, amelyek mikroklímája általában megközelítik a hőmérséklet-toleranciájuk felső határát (Bestion et al. 2015). Úgy tűnik azonban, hogy ennek nincs szelekciós hatása azokra a pusztai vipera populációkra, amelyeknél alacsonyabb VT_{max} -ot tapasztaltunk. Ezek a viperák más stratégiával védekeznek a felmelegedés negatív hatásai ellen, például csökkentik a napi és az éves aktivitásukat a túlmelegedés megelőzése érdekében (Doucette et al. 2023), vagy akár részben éjszakai életmóddal is meghosszabbíthatják az aktivitási

időszakot (Slavenko et al. 2022). Ezen stratégiák következtében csökkenhet az egyedek energiatartaléka és alacsonyabb fitnessz eredményezhetnek, mivel az aktivitási időszak rövidülésével csökken a táplálékkeresésre és a reprodukcióra rendelkezésre álló idő (Niewiarowski 2001).

Az egyedek közötti konzisztens különbségek a VT_{max} -ban arra utalnak, hogy az „állati személyiség” is szignifikáns hatással van a termoregulációra és ezáltal hőmérséklet toleranciára. Ez azt eredményezi, hogy mind a síkvidéki, mind a hegyvidéki viperá populációkban egyes egyedek állandóan alacsonyabb vagy magasabb VT_{max} -ot mutatnak, mint a populáció átlaga (McTernan & Sears 2022). Ez változatos egyéni viselkedési stratégiák eredménye lehet, ahogy azt vártuk (Horváth et al. 2023; O’Dea et al. 2022). Ezen túlmenően, a viperák viselkedési típusukban és viselkedési kiszámíthatóságukban ($rIIV$) is jelentősen különböztek. A VT_{max} mérésnek van egy fontos viselkedési aspektusa: a felmelegedő klímakamrában az egyedek a nyilvánvaló „ragadozó” fenyegetés ellenére kénytelenek elhagyni a biztonságos, zárt teret (Camacho et al. 2018). Hasonlóképpen, a különböző fajok egyedei úgy reagálnak a ragadozókra, hogy növelik a takarásban töltött időt (Chabaud et al. 2023; Martin, 1999; Martín et al. 2003). Mivel a ragadozók erősen függenek a prédafajok aktivitásától, az állatok előre nem prediktálható viselkedése csökkentheti az egyedek észleletőségének, befogásának valószínűségét (Horváth et al. 2019) Ezért a viperák viselkedésének ilyesfajta kiszámíthatósága egyaránt tekinthető egy ragadozó-kerülő stratégia komponensének, amely jobban- és kevésbé prediktálható egyedek jelenlétét mutatja ugyanazon populáción belül, beleértve a termikus és viselkedési szempontokat is.

Úgy tűnhet, hogy az egyedek hőmérséklet toleranciáját meghatározza a fenotípusos plaszticitás, az egyedek genetikai háttere és a termoregulációs viselkedése (Buckley et al. 2015), a különböző termikus stratégiák együttélése ugyanazon populációkon belül betekintést nyújthat a VT_{max} szelekciós potenciáljára (Cockrem 2022; Logan et al. 2014). Ez a populációkon és taxonokon belüli diverzitás rávilágít arra, hogyan képesek megbirkózni az élőhelyek változó klímájával, mivel a természetes szelekció az eltérő hőmérséklet toleranciájú egyedeknek kedvez (Logan et al. 2014) Ahogy az várható volt, a magashegyi populációkból származó viperák VT_{max} értéke nagyobb repetabilitást mutatott, mint a síkvidéki élőhelyekről származó társaiké (0,38 vs. 0,19). Ennek ellenére nem találtunk szignifikáns különbséget az ismételhetőségi becslések között. A mérsékelt hegyvidéki és alacsony síkvidéki ismételhetőségi indexek arra utalnak, hogy a múltbeli szelekciós nyomások szerepet játszottak a síkvidéki és hegyvidéki viperapopulációkon belüli kissé eltérő egyéni VT_{max} -eloszlás kialakításában (Campbell-Staton et al. 2020; Hayden Bofill & Blom 2024) . A

hegyvidéki populációkban várható, magasabb VT_{max} értékkel rendelkező egyedek szelekciója csökkent fenotípusos vagy akár genetikai variációt eredményezhet ennek a tulajdonságnak a populációsztintű expresszációjában (Chevin et al. 2010).

2.3. A görög karsztvipera termoregulációja

2.3.1. Bevezetés

A hőmérséklet kulcsfontosságú környezeti tényező, amely meghatározza bármely faj földrajzi elterjedését és populációinak méretét, különösen igaz ez a hüllők esetében (Guisan & Hofer 2003; Sunday et al. 2014). Az ektoterm élőlények hőszabályozásuk hatékonyságától függenek, fiziológiai és viselkedési mechanizmusok segítségével tartják testhőmérsékletüket (T_b) az optimális tartományban (Angiletta 2001). Ez a hőszabályozás elengedhetetlen az alapvető életfolyamatok, például a táplálkozás, a ragadozók elleni védekezés és a szaporodás szempontjából (Radovics et al. 2023).

A hüllők számos hőszabályozási stratégiát alkalmaznak, amelyek a környezeti feltételek, valamint a különböző hőszabályozási viselkedések költségeinek és előnyeinek függvényében alakulnak ki (Herczeg et al. 2007; Sears et al. 2015). Ezek a stratégiák a termokonformitástól – amely minimális aktív hőmérsékletszabályozást jelent – egészen az aktív termoregulációig terjednek, ahol az élőlények aktívan keresik vagy kerülnek a hőforrásokat testhőmérsékletük szabályozása érdekében (Hertz et al. 1993). A hőszabályozási viselkedések variabilitása a hüllőfajok között tükrözi a helyi környezeti feltételekhez való adaptációjukat (Aubert & Shine 2010; Huey et al. 2012).

Például a napi és a szezonális aktivitási időszak meghatározó szerepet játszik a testhőmérséklet szabályozásában, emellett a hüllők gyakran választanak olyan hőmérsékletű élőhelyeket, amelyek lehetővé teszik az optimális hőszabályozást aktív periódusaik során (Sinervo et al. 2010). A gyors hőmérséklet-változások – különösen a globális felmelegedés – számos fajt a hőmérséklet toleranciájuk határára kényszerítenek (Deutsch et al. 2008). Ez a változás megváltozott aktivitási mintázatokhoz vezethet, amelyek csökkentett fitnesshez és végső soron a populációk méretének és eloszlásának változásához vezethetnek (Parmesan 2006). A hideghez alkalmazkodott fajok, különösen a magasabb földrajzi szélességeken vagy tengerszint feletti magasságban élők, akut kihívásokkal szembesülnek a jelentős hőmérséklet-emelkedés miatt, mivel szűk termális toleranciájuk fokozza sérülékenységüket (Doucette et al. 2023).

A környezeti változások populációkra gyakorolt hatásainak előrejelzése a hüllők hőszabályozási képességeinek értékelésétől függ (Clusella-Trullas & Chown 2014).

Azonban még az is kihívást jelent, hogy megkülönböztessük, hogy a testhőmérséklet változásai a környezeti hőmérséklet ingadozásából (pl. termális korlátok) vagy viselkedésbeli esetleg fiziológiai változásokból, például az optimális T_b plaszticitásából erednek-e. Szerencsére a hőszabályozás pontosságának és hatékonyságának meghatározására részletes protokollok állnak rendelkezésre, amelyek az idők során finomodtak (Hertz et al. 1993; Christian & Weavers 1996; Blouin-Demers & Weatherhead 2001). Emellett a termálökológiai tulajdonságok egy sorát meghatározták, amelyek mérhető proxyként szolgálnak a hőszabályozási viselkedésekhez (Clusella-Trullas & Chown 2014; Taylot et al. 2021) és amelyek közvetlenül vagy közvetve befolyásolják az egyedek élőhelyválasztását, tér- és időbeli aktivitási mintázatait, valamint viselkedését a termális környezetben (Gunderson & Leal 2015; Gunderson & Leal 2016; Nowakowski et al. 2018; Bell et al. 2021). Következésképpen ezek a termálökológiai tulajdonságok alakítják és egyúttal indikátorként szolgálnak a populációk vagy fajok ökoszisztémakon belüli eloszlási és abundancia-mintázataira (Buckley et al. 2008; Camacho et al. 2024).

A gyorsan változó termális környezetben a lokális adaptáció alapvető fontosságú lehet a hullőpopulációk túlélése szempontjából, figyelembe véve korlátozott diszperziós képességüket, valamint azt az időbeli szűk ablakot, amely lehetőséget adhat elterjedési területük megváltoztatására vagy adaptív evolúciós változásokra (Sinervo et al. 2010; Logan & Cox 2020; Hoffman & Sgró 2011). A fiziológiai és viselkedési plaszticitás segíthet az ektoterm élőlényeknek megbirkózni a klímaváltozás hatásával azáltal, hogy csökkenti az alapvető életfolyamatok hőmérséklet érzékenységét és növeli a fiziológiai toleranciát (Riddell et al. 2018; Seebacher et al. 2015). Továbbá, ezek a plasztikus válaszok minimalizálhatják a káros vagy letális hőmérsékleteknek való kitettséget (Sunday et al. 2014; Buckley et al. 2015). Azonban a klímaváltozás üteme meghaladhatja a plasztikus válaszok kapacitását, vagy növelheti a viselkedési stratégiákhoz kapcsolódó költségeket (Gunderson & Leal 2015; Radchuk et al. 2019; Sears et al. 2016).

A 3. vizsgálat célja a görög karsztvipera (*Vipera graeca*), egy hideghez alkalmazkodott, veszélyeztetett magashegyi kígyófaj hőszabályozási viselkedésének átfogó értékelése, valamint annak sérülékenységi szintjének meghatározása a klímaváltozás hatásaival szemben. Korábban a faj hőszabályozó viselkedése szinte teljesen ismeretlen volt. Egy nemrégiben publikált tanulmányban azt állapítottuk meg, hogy a viperák nem használják ki teljes mértékben a rendelkezésre álló termikusan optimális időablakot, valószínűleg azért, mert aktivitásukat olyan időszakokra tolják, amikor kevesebb ragadozó van jelen (Radovics et al. 2023a). Emellett meghatároztuk

a faj önkéntes hőmérsékleti maximumát (VTM), amely a magashegyi környezetben élő pusztai viperák esetében magas felső termikus toleranciát mutatott, *Vipera graeca* esetében 36,6 °C volt (Radovics et al. 2023b).

Négy kulcskérdés megválaszolásához terepi méréseket és tesztekét végeztünk, valamint klimatikus környezeti adatokat gyűjtöttünk vadon élő görög karsztvipera (*Vipera graeca*) populációkból. A kérdéseink a következők voltak: Független-e a *Vipera graeca* egyedek preferált testhőmérséklete az egyedek ivarától és testméretétől? Különböznek-e a *Vipera graeca* populációi a preferált testhőmérséklet tekintetében? Befolyásolja-e a populációk termikus jellemzőinek különbségeit - ha vannak ilyenek - a földrajzi szélesség vagy a populációk egymáshoz viszonyított filogenetikai helyzete? Milyen mértékben tudnak az egyedek pontosan és hatékonyan termoregulálni, hogy elérjék a kívánt testhőmérséklet-tartományt és kiaknázzák a klimatikus környezetet vagy élőhelyeik minőségét? E kérdések megválaszolásával a tanulmány célja, hogy részletesen megértse a *Vipera graeca* hőszabályozási stratégiáit és adaptációs lehetőségeit, figyelembe véve a biológiai és környezeti hatások széles skáláját mind az egyed, mind a populáció szintjén.

2.3.2. Anyag és módszer

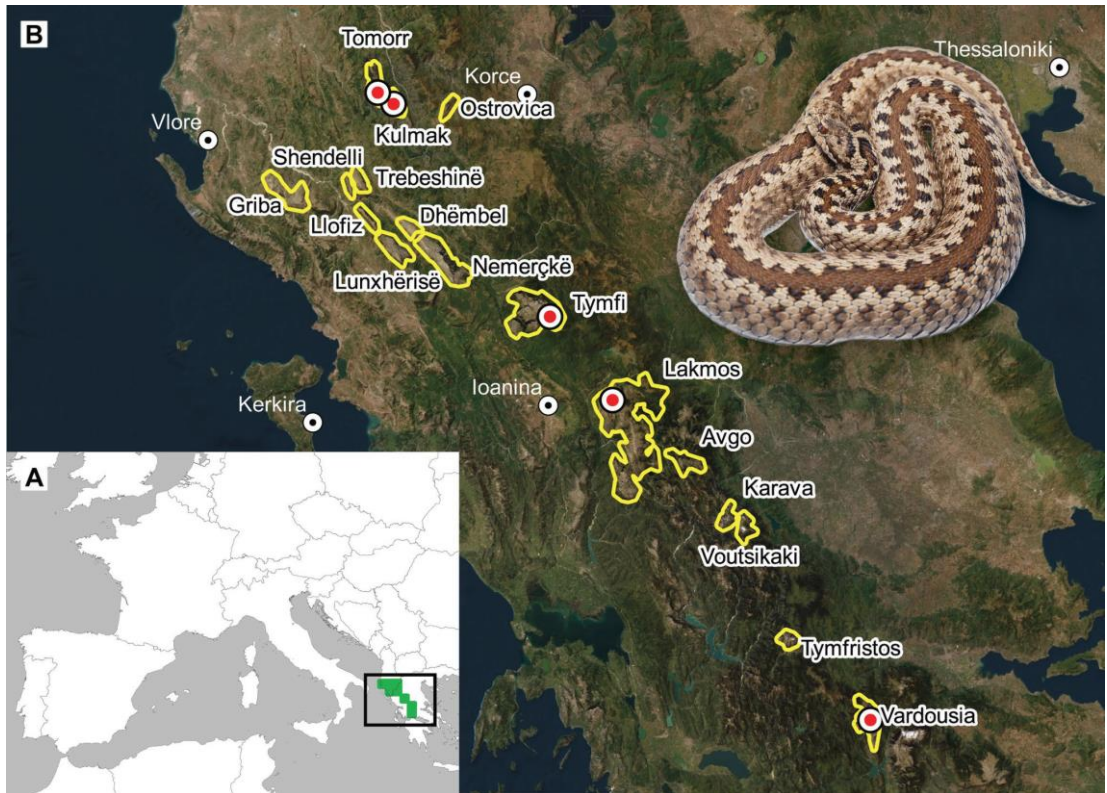
2.3.2.1. Vizsgált faj

A görög karsztvipera (*Vipera graeca* Nilson & Andrén, 1988) egy kisméretű pusztai vipera, amely kizárólag a Pindos hegység szubalpin és alpin fekvésű sziklagyepsein él Dél-Albániában és Közép-Görögországban, általában 1600-2100 m tengerszint feletti magasságban. A populációk elterjedése erősen fragmentált, a faj jelenleg 17 ismert, egymástól elszigetelt populációt alkot a hegycsúcsok fahatár feletti gyepes élőhelyein (Mizsei et al. 2019). A *Vipera graeca* élőhelyeit az éghajlatváltozás és az antropogén degradáció, például a túllegeltetés fenyegeti és az élőhelyek 90%-a valószínűleg eltűnik a század végére (Mizsei et al. 2021). A faj jelenleg az IUCN Vörös Listán a „Veszélyeztetett” kategóriában szerepel. A populációk genetikailag két fő vonalat alkotnak, egy déli (Vardoussia-i populáció) és egy északi (a vizsgálatban mintavételezett összes többi populáció), a beltenyésztettség vagy genetikai sodródás jelei nélkül. Ez a faj táplálékspecialista, a fő táplálékát egyenesszárnyúak (*Orthoptera*) alkotják.

2.3.2.2. Adatgyűjtés

Öt *Vipera graeca* populációból gyűjtöttünk adatokat egy észak-déli szélességi gradiens mentén: Tomorr, Kulmak (Albánia), Tymfi, Lakmos és Vardoussia-hegység

(Görögország), beleértve a legészakibb és a legdélibb populációkat (2.3.1 ábra.). Minden populációból mintát vettünk a nyári aktivitási csúcs idején: 2017. július 29–augusztus 14. (Tymfi), 2017. augusztus 14–22. (Lakmos), 2018. július 23–12. (Vardousia), 2019. július 25–augusztus 15. (Tomorr és Kulmak).



2.3.1 ábra. (A) Ablak: A *Vipera graeca* elterjedése 50 × 50 km-es térbeli felbontásban Mizsei et al. (2018) alapján, valamint a (B) ablak által lefedett terület (fekete téglalap). (B) Ablak: *V. graeca* potenciálisan alkalmas élőhelyeinek pufferezett poligonjai egy eloszlási modell alapján (Mizsei et al. 2021), valamint a jelen tanulmány mintavételi helyei (piros pontok), és egy, az adatgyűjtés során mintázott, reprezentatív nőstény *V. graeca* egyed képe. A térképeket a QGIS 3.14 szoftverben készítettük a QuickMapServices plugin használatával (QGIS.org (2024). QGIS Földrajzi Információs Rendszer. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>).

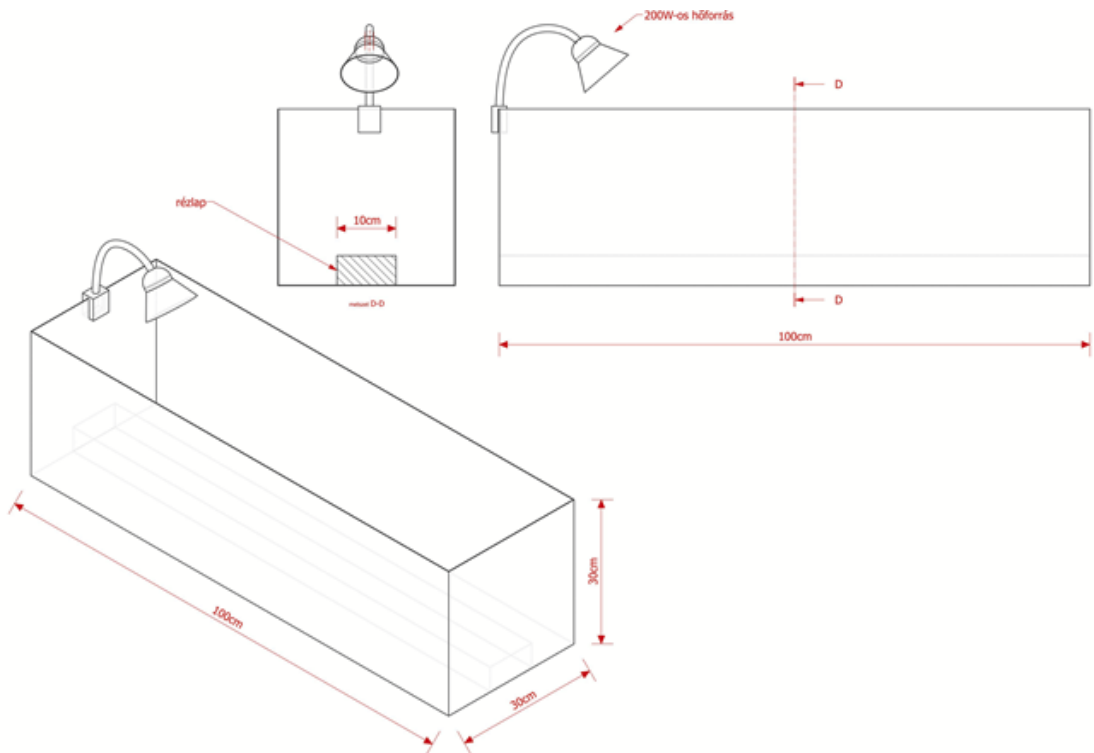
Az ektoterm állatok, mint amilyen a *V. graeca*, termoregulációs jellemzőinek értékeléséhez információkra van szükség az elérhető testhőmérséklet értékekről, amelyet egy nem hőszabályozó egyed elérhet vagy elérhetne pusztán a sugárzásból, hővezetésből és légáramlás útján történő hőközlésből származó energia hatására. Ennek megfelelően ehhez a tanulmányhoz háromféle hőmérsékleti adatot gyűjtöttünk: az operatív hőmérsékletet (T_e), a terepi testhőmérsékletet (T_b) és a preferált testhőmérsékletet termikus gradiensben (azaz a T_{set} beállított hőmérsékleti tartományban). Az operatív-, vagy környezeti hőmérséklet (T_e) a T_b egyensúlya, mivel

ez adja meg a T_b null eloszlását, amely a nem hőszabályozó egyedektől várható. A T_e értéket rézcsőből készült fizikai modell (operatív hőmérsékleti modell, OTM) segítségével mértük, mely a vizsgált faj méretéhez (18×350 mm), alakjához és hőelnyeléséhez hasonlóan lett elkészítve. A T_e méréséhez a modelleket hőmérsékleti adatrögzítővel (iButton DS1921G-F5#, Thermochron Ltd., Castle Hill, NSW, Australia; $0,5$ °C felbontás, $\pm 1,0$ °C pontosság) láttuk el, melyeket úgy állítottunk be, hogy 5 percenként rögzítsenek hőmérsékleti adatokat. A modelleket két különböző mikrokörnyezetben helyeztük el, a modellek egyik fele napfénynek kitett területen, a másik a növényzet árnyékában lett kihelyezve. A modelleket a *V. graeca* egyedek befogásának pontos helyéhez legközelebb eső mikrokörnyezetben helyeztük el.

Egy aktívan hőszabályozó állat testhőmérsékletének eloszlása várhatóan eltér a T_e -től. A terepi testhőmérséklet (T_b) mérésére a *V. graeca* egyedekből mintát vettünk spot mintavételezéssel, amelyet gyakran „grab and jab” mintavételnek neveznek. Intenzíven kerestük a viperákat az élőhelyükön és amikor egy viperát észleltünk, védőkesztyűvel befogtuk és kloáka hőmérővel azonnal megmértük az egyed maghőmérsékletét (Testo 103, Testo SE & Co. KGaA, Baden-Württemberg, Germany; $0,1$ °C felbontás, $\pm 0,5$ °C pontosság). Az észleléskor felvettük a GPS koordinátákat, majd a kígyót a táborunkba vittük, ahol további méréseket végeztünk. Minden egyedet vászonzsákokban, árnyékos helyen tároltunk, hogy az ideiglenes tartás során a lehető legkevesebb stressz érje az állatokat.

Az ektotermek hőszabályozásának jobb megértéséhez központi fontosságú az egyed által elérni kívánt testhőmérséklet célértékének meghatározása. A cél (vagy preferált, választott) testhőmérséklet (T_p) mesterséges termálgradiensben mérhető, amely független az ökológiai korlátoktól, amelyek befolyásolják a hőszabályozást a természetben. A T_{set} mérésére az egyedeket a táborban felállított termálgradiensben tartottuk reggel 6:00 és 18:00 óra között és óránként mértük a kloáka hőmérsékletét hőmérővel (Testo 826-T4, Testo SE & Co. KGaA, Baden- Württemberg, Germany $0,1$ °C felbontás, $\pm 0,5$ °C pontosság). A termálgradienst $100 \times 30 \times 30$ cm-es polikarbonát terráriumokban (méretek: $100 \times 30 \times 30$ cm; $n = 4$) alakítottuk ki, állandó árnyékolás alatt (**2.3.2 ábra.**). A kívánt termikus gradiens (max. 20 °C a hűvös és min. 40 °C a meleg oldalon) kialakításához a terrárium meleg oldalát 200 W-os kerámia hőszugárzóval (Exo Terra PT2046; Rolf C. Hagen, Inc. Montreal, QC H9X 0A2, Canada) melegítettük. Az optimális hőmérséklet-tartomány fenntartása érdekében, amikor a levegő hőmérséklete a gradiens hidegebb végén elérte a 20 °C-ot, pára hűtéssel temperáltuk a hűvös oldalt egy vízzel átitatott textil segítségével. A termoregulációs méréseket az ivarmeghatározás, a nőstények graviditásának

meghatározása és az egyedek testhosszának (SVL) mérése követte. A mérések után a kígyókat a pontos befogási helyükön engedték szabadon.



2.3.2 ábra. A termálgradiensben mért preferált testhőmérséklet (T_{set}) mérésekhez használt polikarbonát terrárium

2.3.2.3. Adatelemzés

A *Vipera graeca* hőszabályozásának leírására kiszámítottuk a vadon élő állatok termoregulációjának leírására általánosan használt indexeket és változókat. Minden művelet és statisztikai elemzés az R 4.1.3 statisztikai környezetben, teljesen reprodukálható módon történt.

Mivel úgy tűnik, hogy az ektotermek többsége egy felső és alsó hőmérsékleti határ között termoregulál, nem pedig egyetlen hőmérsékleti érték (T_p) körül, egyszerű a T_{set} meghatározása. Az preferált T_b felső és alsó határa úgy becsülhető meg, hogy kiszámítjuk a termikus gradiensben kiválasztott összes T_b -érték eloszlásának középső 50%-át. A T_p és a T_{set} kiszámításához egy közelítő függvényt használtunk a testhőmérséklet sűrűségeloszlására, termikus gradiensben mérve az egyes egyedeknél. Először a sűrűségfüggvényt illesztettük az adatokhoz, majd a valószínűségi értékeket

(y-tengely) 0 és 1 közé skálázzuk, végül az „approxfun” függvény segítségével megbecsültük a valószínűségi értékeket egy 15 és 45 °C közötti hőmérsékleti skálán 0,05 °C-os lépésekben. Végül leolvastuk a T_p és T_{set} értékeket: valószínűségnél = 1 mint T_p , min. valószínűségi érték = 0,5, mint T_{set} alacsonyabb értéket és max. valószínűségi érték = 0,5, mint T_{set} felső érték.

Az SVL T_p -re gyakorolt hatásának felmérésére lineáris modelleket (LM) illesztettünk az lm függvény használatával, külön nőstény és hím egyedekre. A graviditás a nőstények T_p értékeire gyakorolt hatásának felmérésére Wilcoxon tesztet használtunk a „wilcox.test” függvény segítségével és egy lineáris modellt illesztettünk az adatokra. Megvizsgáltuk a T_p különbségeit a populációk között egy lineáris modell illesztésével, majd többszörös összehasonlítást alkalmaztunk az lineáris modellen a multcomp csomag „glh” függvényével, hogy azonosítsuk a szignifikánsan ($P < 0,05$) különböző csoportokat. A földrajzi szélesség T_p -re és T_{set} -re gyakorolt hatásának felmérésére az egyedek szintjén is alkalmaztunk lineáris modelleket. Minden függő változóhoz (T_p , T_{set} alsó, T_{set} felső) külön-külön három lineáris modellt illesztettünk, mindhárom modellnél a földrajzi szélesség volt független változó.

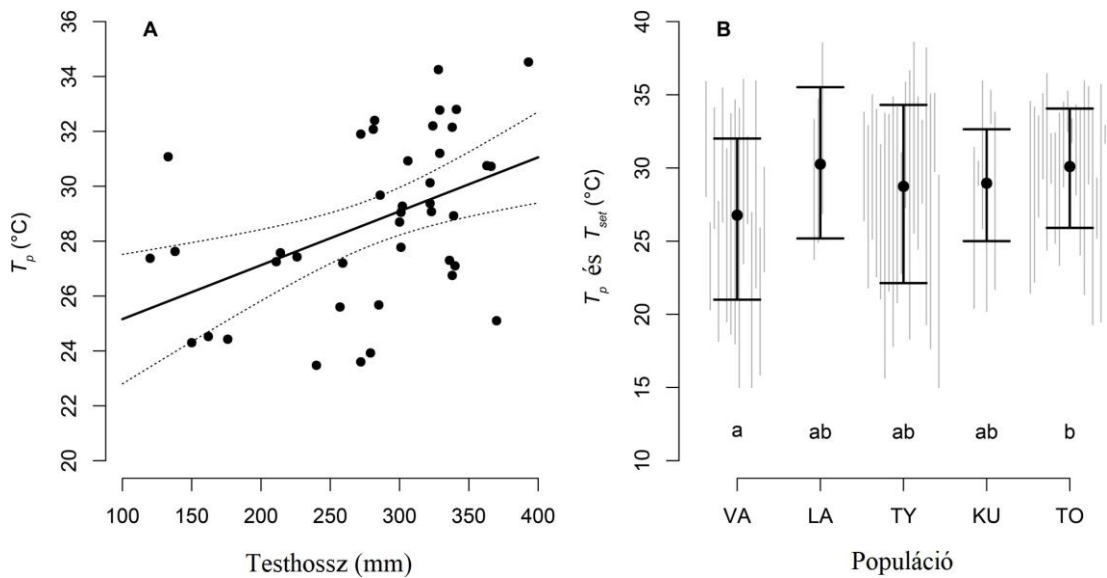
A filogenetikai szignál T_p értékekben való jelenlétének tesztelésére a RADseq adatokon alapuló filogenetikai fa rekonstrukciót alkalmaztunk. A filogenetikai fa rekonstrukció fájljának importálásához és az azt követő elemzéshez az ape és phytools csomagokat alkalmaztuk. Az ághosszak kiszámításához az ape csomag „compute.brLen” funkcióját használtuk. A filogenetikai szignál jelenlétét a T_p értékeken úgy teszteltük, hogy a Pagel-féle lambda64-et és a Bloomberg-féle K65-öt kiszámítottuk a phytools csomag „filosig” funkciójának segítségével.

A testhőmérséklet pontossági indexét (d_b) a T_b T_{set} -től való eltéréseinek átlagának kiszámításával állapítottuk meg. Az élőhelyek termikus minőségének (d_e) értékeléséhez a T_e T_{set} -től való eltéréseinek átlagát használtuk. Ehhez a számításához a T_e mérések egy részhalmazát használtuk a vizsgált fajok napi aktivitási idejének (6:00-20:00) lefedésére a lubridate csomag használatával. A d_b és a d_e értékeket 95%-os konfidencia intervallumokkal minden egyes mért populációra kiszámítottuk ($n = 4$, $n = 5$). A hőszabályozás hatékonyságát az E index ($E = 1 - (d_b/d_e)$)¹⁶ és az I index ($I = d_e - d_b$) kiszámításával értékeltük. Az élőhelyek termikus kihasználásának kiszámításához (Ex), olyan eseteket vettünk figyelembe, amikor a terepi T_b mérések a T_{set} tartományon belül voltak és elosztottuk azokkal a T_b mérések számával, amikor a T_e átfedésben volt T_{set} -tel.

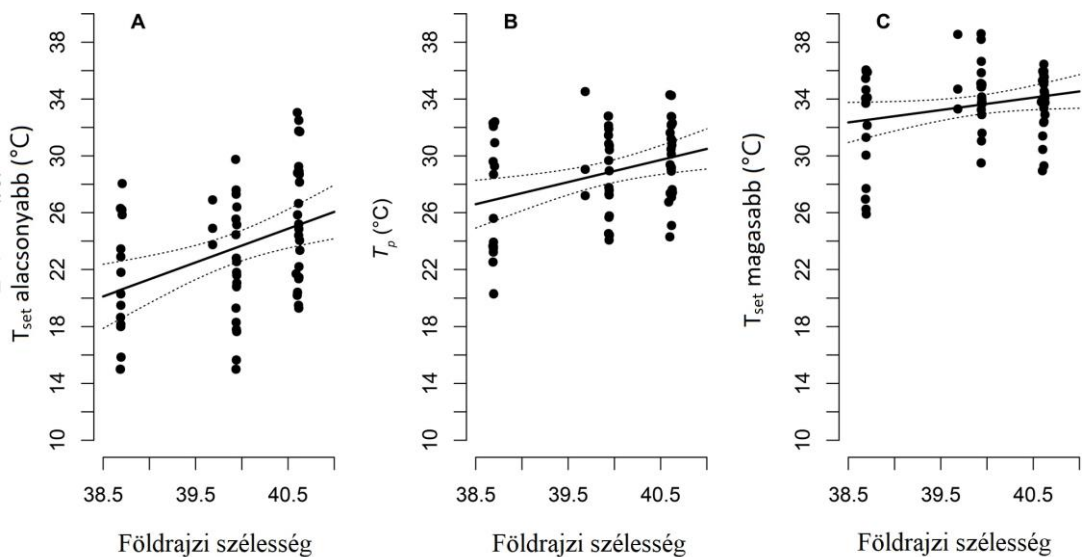
2.3.3. Eredmények

Összesen öt populációból gyűjtöttünk hőmérsékleti adatokat, $n = 74$ *Vipera graeca* egyedtől. Az általános preferált testhőmérséklet (T_p) $28,77 \pm 0,43$ °C (átlag \pm SE). Az egyedek ivara nem volt hatással a T_p -re (Wilcoxon $W = 425$, $P = 0,824$; Lineáris modell együttható meredeksége $b = 0,146$, $P = 0,873$). Megállapítottuk, hogy a hímeknél a testhossz (SVL) nem befolyásolta a T_p -t ($b = -0,009$, $P = 0,717$), viszont szignifikáns pozitív hatást gyakorolt a nőstény egyedeknél ($b = 0,02$, $P = 0,003$; **2.3.3. ábra/A**). Felnőtt nőstények gravid állapota nem befolyásolta a T_p -t ($W = 46$, $P = 0,23$; $b = 1,63$, $P = 0,22$). Megállapítottuk, hogy a legtöbb populáció nem tért el egymástól T_p -ben, kivéve a legdélibb és legészakibb élőhelyek, a Vardoussia és a Tomorr populációk közötti szignifikáns különbséget a T_p -ben ($b = 3,3$, $P = 0,004$; **2.3.3. ábra/B**). A földrajzi szélesség pozitívan befolyásolta a T_p -t ($b = 1,557$, $P = 0,006$), a termálgrádiensben felvett testhőmérséklet alsó határát (T_{set}) ($b = 2,375$, $P = 0,002$) és a T_{set} -et felső határát ($b = 0,872$, $P = 0,059$; **2.3.4. ábra**). A vizsgált *V. graeca* populációk filogenetikai helyzete nem volt hatással a T_p -re, mivel nem találtunk bizonyítékot szignifikáns filogenetikai szignál jelenlétére ($\kappa = 1,13$, $P = 0,185$; $\lambda = 1,276$, $P = 0,601$).

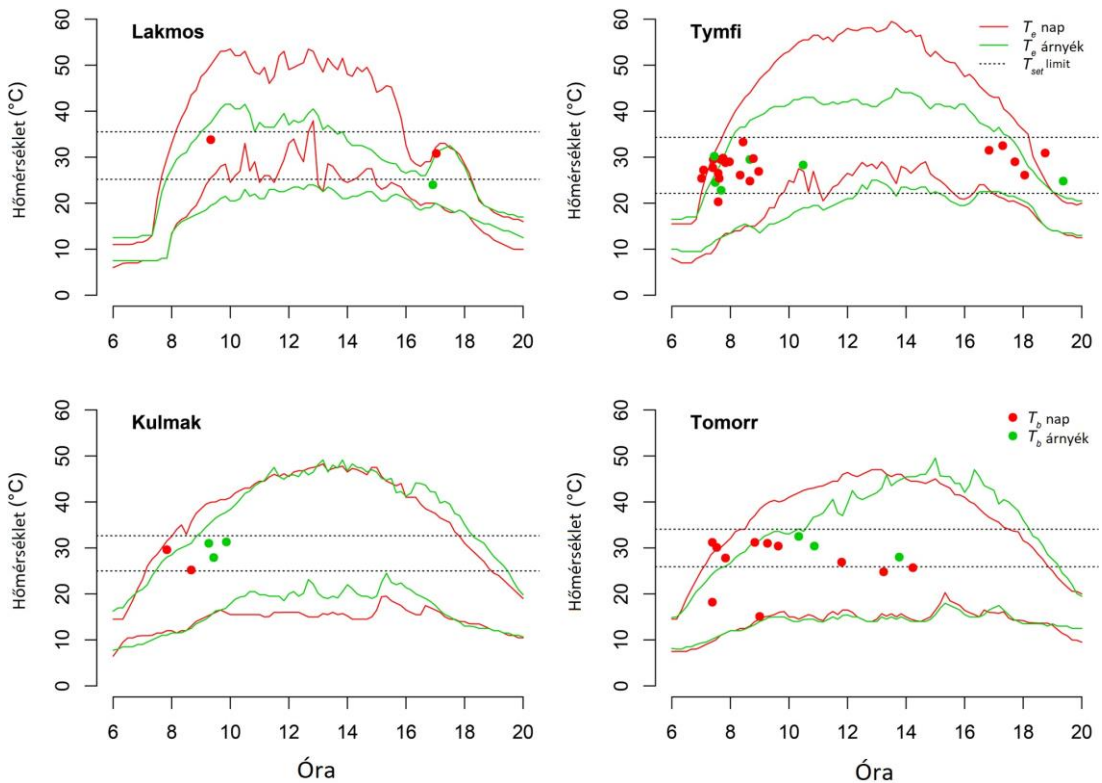
Azt találtuk, hogy a testhőmérséklet összesített átlagos pontossága (d_b) $0,45 \pm 0,26$ °C (átlag \pm SE), ami a termoreguláció nagy pontosságát jelenti. Nem találtunk különbséget a populációk között a d_b tekintetében a becslések átfedő 95% CI alapján. Az élőhely átlagos termikus minősége (d_e) $4,97 \pm 0,014$ (átlag \pm SE). Vardoussia és Tymfi élőhelyein szignifikánsan alacsonyabb d_e értéket találtunk a többi élőhelyhez képest, ami magasabb termikus minőséget jelez ezeken a helyeken. A termoreguláció hatékonyságának populációs átlaga (sensu Hertz (E)) $0,92 \pm 0,055$ (átlag \pm SE), a hőszabályozás hatékonyságának (sensu Boulin-Demers és Weatherhead (I)) pedig $4,9 \pm 0,3$ (átlag \pm SE) volt. A terepi T_b mérések eredményei soha nem lépték át a T_{set} felső határát és összességében átfedtek a T_{set} tartományával, kivéve néhány kora reggeli mérésből származó T_b adatot (**2.3.5. ábra**). A környezeti hőmérséklet teljes kiaknázása (Ex) $2,57$ volt.



2.3.3. ábra. A testhossz (SVL) hatása a T_p -re a *Vipera graeca* nőstények esetében. A folytonos vonalak az LM előrejelzéseit mutatják, míg a szaggatott vonalak a 95%-os konfidencia-intervallumot határolják (A panel). A *Vipera graeca* mért populációinak T_{set} (folytonos intervallumvonalak) és T_p (pontok) értékei (B panel). A szürke vonalak az egyedi T_{set} értékeket jelzik.



2.3.4. ábra. A földrajzi szélesség hatása a *Vipera graeca* T_{set} és T_p értékeire. A pontok az egyedi értékeket mutatják, a folytonos vonalak az LM előrejelzéseit, míg a szaggatott vonalak az 95%-os konfidencia-intervallumot határolják.



2.3.5. ábra. A *Vipera graeca* egyedek T_b mérései (pontok), amelyek napozás közben (piros pontok) vagy a növényzet árnyékában (zöld pontok) voltak megfigyelhetők, valamint az egyes populációk T_{set} (cél testhőmérséklet, szaggatott vonalak) határai. A folytonos vonalak az egyes populációk négy helyszínén, júliusban és augusztusban mért T_e 95%-os konfidencia-intervallumának tartományát jelzik, teljes napsütésben (piros vonalak) és a növényzet árnyékában (zöld vonalak).

2.3.4. Diskusszió

Eredményeink azt mutatják, hogy a *Vipera graeca* által preferált testhőmérsékletet (T_p) nem befolyásolja az egyedek ivara illetve a nőtények gravid állapota, bár a nőtények mérete pozitív hatást mutatott a T_p -re. Szignifikáns különbséget csak a legészakibb és a legdélibb vizsgált *V. graeca* populációk között figyeltünk meg a T_p -ben, azonban a földrajzi szélesség pozitívan befolyásolta a T_p -t, míg a filogenetikai helyzetnek nem volt hatása. A vizsgálat feltárta a *V. graeca* populációk hőszabályozásának nagy pontosságát és némi eltérést az élőhelyek termikus minőségében a vizsgált élőhelyek között. A hőszabályozás általános hatékonysága magas volt, ami azt jelzi, hogy a *V. graeca* sikeresen éri el a célhőmérsékletét, és azt is megállapítottuk, hogy ez a faj hatékonyan aknázza ki környezetének klimatikus adottságait.

A pusztai viperák termálökológiája, beleértve az olyan fajokat, mint a *Vipera ursinii*, *Vipera renardi* és rokonai, a kevés publikált tanulmány miatt nagyrészt feltáratlan. A hiányos ismeretek tükrében a *V. graeca*-val kapcsolatos eredményeinket nem tudtuk a meglévő irodalmakkal összevetve értékelni. A *V. ursinii rakosiensis*-ről rendelkezésre álló adatok azonban azt mutatják, hogy az optimális testhőmérséklet valamivel 35 °C alatt van, ahogy azt rádió telemetriás jeladóval ellátott egyedeknél megfigyelték. Ez az preferált testhőmérséklet lényegesen magasabb, mint a *V. graeca* esetében mért T_p és T_{set} . A *V. u. rakosiensis* esetén ez a hőmérséklet jobban igazodhat az önkéntes hőmérsékleti maximumokhoz (VTM), nem pedig a felső T_{set} értékekhez. A *V. ursinii moldavica*-val végzett további összehasonlítás, a terepen mért T_b adatok alapján némi átfedést mutat a *V. graeca*-ra vonatkozó megfigyeléseinkkel. A hűvösebb élőhelyekhez alkalmazkodó fajok közé sorolható *Vipera berus* vizsgálataival összehasonlítva azt tapasztaltuk, hogy a *V. graeca* alacsonyabb T_p -t és sokkal szélesebb T_{set} -tartományt mutat, mint a *V. berus*, ami arra utal, hogy a *V. graeca* szélesebb termál nichel rendelkezik.

Eredményeinkkel összhangban, hasonló mintákat figyeltek meg más viperafajoknál is, ami azt jelenti, hogy nincs szignifikáns különbség a T_b -ben a gravid és nem gravid nőstények között. Pontosabban, a *V. berus* esetében egy tanulmány nem talált szignifikáns különbséget a T_p -ben a reprodukciós állapotok között (Lorioux et al. 2013). Egy *V. ammodytes*-sel végzett párhuzamos vizsgálatban, a reprodukciós állapot tekintetében nem találtak jelentős különbséget a T_b -ben; a gravid nőstények azonban hajlamosak voltak melegebb mikroklímájú élőhelyeket választani, valószínűleg a pontosabb hőszabályozás érdekében (Lorioux et al. 2013). Ezzel szemben a *V. aspis* egy eltérő forgatókönyvet mutat be, ahol a gravid nőstények, különösen a vemhesség második felében, általában magasabb T_b -t tartanak fenn. Ez a fajok közötti változatosság kiemeli a viperák hőszabályozási viselkedésének összetettségét és a reprodukciós állapottal és a hőszabályozással kapcsolatos lehetséges fajspecifikus stratégiákra utal.

Tanulmányunk feltárta, hogy a magasabb szélességi fokokon élő *V. graeca* példányok – amelyek jellemzően hidegebb élőhelyek – előnyben részesítik a magasabb hőmérsékleteket, mind a T_p , mind a T_{set} tekintetében. Ez az eredmény összhangban áll azon tanulmányokkal, amelyek szerint a magasabb tengerszint feletti magasságokon és szélességi fokokon élő hüllők általában nagyobb hőtoleranciával rendelkeznek, például a biztonságos-hőmérséklet felső határa, a kritikus hőmérsékleti maximum (CT_{max}) és a VTM tekintetében. Ez a minta azzal magyarázható, hogy a hüllők hatékonyabb hőszabályozókká válnak szélsőséges termikus környezetekben. A

tanulmányunkban a T_p -re gyakorolt szignifikáns filogenetikai hatás hiánya arra utal, hogy a különböző *V. graeca* populációk közötti T_p eltérések helyi alkalmazkodás és/vagy fenotípusos plaszticitás eredményei lehetnek, nem pedig evolúciós sajátosság. Ezért a jövőbeni kutatások tervezése során a fenotípusos plaszticitást és a reverzibilis fenotípusos plaszticitás képességét kell alap komponensnek tekintenünk, hogy átfogó képet kaphassunk arról, hogyan alkalmazkodnak a hüllők a termális környezetükhöz.

Adataink azt mutatják, hogy a *V. graeca* általában a testhőmérsékletét (T_b) a preferált T_{set} tartományban tartja, kivéve három „hideg” egyed, amelyek valószínűleg a reggeli napozás kezdeti szakaszában voltak. Ez a pontos termoreguláció lehetővé teszi az egyedek számára, hogy aktív hőszabályozás révén magas fiziológiai teljesítményt tartsanak fenn egy kedvezőtlen környezetben. Érdekes módon ezek a kígyók nem használják ki az elérhető hőszabályozási időablakot teljes mértékben, annak ellenére, hogy a környezeti hőmérséklet megfelelő a T_b T_{set} tartományban tartásához. Ezt a viselkedést valószínűleg nem csupán a hőmérsékleti tényezők befolyásolják. Egy tanulmány szerint a *V. graeca* viselkedési alkalmazkodása magyarázható azzal, hogy a napi aktivitásának két csúcspontja eltolódik – a reggeli időszakban korábbra és délutánonként későbbre –, ami a ragadozók elkerülési stratégiáinak része lehet, különösen a vizuálisan kereső ragadozó madarak, például a kígyászölyv (*Circaetus gallicus*) elkerülése érdekében. Az évszakok változásával változások figyelhetők meg a termikusan megfelelő időszakok kihasználásában, ami az egyedek fiziológiai szükségleteinek és a környezeti feltételek változását tükrözheti. Olyan tényezők, mint a méret (vagy életkor), a táplálékszerzés és a reprodukció szintén jelentős szerepet játszhatnak ezen hőszabályozó tevékenységek alakításában.

Míg a legtöbb termálökológiai tanulmány, köztük ez is, rövid távú, intenzív adatgyűjtési időszakokra összpontosít, a jövőbeni kutatásoknak ki kell terjeszteniük ezeket a megfigyelési időszakokat. A hosszabb időszakok lefedésével átfogóbb képet kaphatunk arról, hogy az évszakai változások, az életmenet-jellemzők és az ökológiai kölcsönhatások, például a ragadozó-zsákmány dinamika, hogyan befolyásolják a *V. graeca* és más hüllőfajok termálökológiáját.

Összefoglalva, tanulmányunk kritikus betekintést nyújtott a *V. graeca* termálökológiájába. Megállapítottuk, hogy az egyedek által preferált testhőmérséklet jelentősen változik a földrajzi szélesség és a nőstények testmérete szerint, de nincs összefüggésben a ivarral vagy a reprodukciós státusszal. A faj pontos hőszabályozást mutat és jól kihasználja a termális környezetet.

2.4. A görög karsztvipera predátorai és aktivitása

2.4.1. Bevezetés

A predátorok és a prédák közötti kapcsolatok megértése alapvető fontosságú az ökológia és a természetvédelem számos területén. Ezen kölcsönhatások ismerete elengedhetetlen a trofikus hálózatok feltérképezéséhez, valamint az élőlényközösségek szerveződésének és szerkezetének megértéséhez, a demográfiai változások, a viselkedési stratégiák, az evolúciós folyamatok hátterének megismerése elengedhetetlen a veszélyeztetett fajok megőrzéséhez és a természetvédelmi tervezéshez (Christensen et al. 2014; Tylianakis et al. 2010; Yoshida et al. 2007). A predáció erős közvetlen és közvetett hatással van a préda fajok populációira (Apfelbach et al. 2005; Kats and Dill 1998; Kraus and Rödel 2004; Lima and Dill 1990) és a predációs nyomás, mint szelekciós erő fiziológiai, morfológiai és viselkedésbeli alkalmazkodást váltott ki a prédafajoknál (Nilsson et al. 1995; Teplitsky et al. 2005), mint például a rejtő színezet és testforma, rossz íz vagy méreganyagok, veszélyes fajok utánzása és számos egyéb ragadozó-elkerülő viselkedés, pl. menekülés vagy ellentámadás (Monclús et al. 2009).

A ragadozó-elkerülő viselkedés egyértelmű rövidtávú előnyökkel jár a túlélés szempontjából, de a fitnessre gyakorolt hosszútávú hatásai eltérőek. A préda aktivitási mintázatát gyakran befolyásolja a predátorok tevékenysége, ami a prédafajok napi aktivitásában megfigyelhető változásokhoz vezethet (Sunday et al. 2014). Az aktivitási időszak csökkentésével a prédafajok túlélési esélye nőhet, azonban ezzel egyidejűleg csökkenhet a táplálkozásra fordított időt, a táplálék keresés sikeressége, a növekedési ütem és a szaporodási siker. Az egyedek reprodukciós státusza is befolyásolhatja a predációs kockázatot, például az álelevenszülő kígyóknál a gravid nőstények mortalitása alacsonyabb vagy magasabb lehet, mint más egyedeknél, ami a populációkon belüli nemek arányának eltolódásához vezethet (Brito & Rebelo 2003; Wang et al. 2003). A predációs nyomás a napi és szezonális ciklusok időbeli mintázatát is mutatja, a környezettől és a predátor- és prédafajok aktivitásától függően (Lima & Bednekoff 2007). Továbbá a környezeti változások, a természetes folyamatok megváltozása vagy egy új predátorfaj érkezése a préda populáció csökkenéséhez, szélsőséges esetekben pedig a kihaláshoz vezethet (Wilmers 2007).

Az ektoterm élőlények viselkedési jellemzői a testhőmérsékletüktől függenek (Huey 1982), amely viszont az elérhető környezeti hőmérsékletektől és a termoregulációval kapcsolatos viselkedési döntésektől függ. Az olyan ektotermek, mint a hüllők, megpróbálják testhőmérsékletüket egy szűk, optimális tartományban tartani annak

érdekében, hogy optimalizálják fiziológiai folyamataikat (Huey 1982; Barber & Crawford 1977; Berk & Heath 1975; Van Berkum 1986). A testhőmérséklet szabályozásának és a hőmérsékleti tolerancia által meghatározott termikus ablakon belüli fenntartásának két fő viselkedési lehetősége az aktivitás időzítése (Angiletta 2009), valamint a termális táj mikroélőhelyeinek kiválasztása (Harvey & Weatherhead 2010).

Mérsékelt éghajlati övezetben a preferált testhőmérséklet főként napozással érhető el, amelynek költségei közé tartozik az ehhez szükséges idő és energia, valamint a predáció kockázata (Herczeg et al. 2008; Webb & Whiting 2005). Mivel a napozással töltött idő növeli a vizuális kereséssel vadászó ragadozók általi észlelés esélyét (Webb & Whiting 2005), a ragadozók elleni stratégia részeként az aktivitási idő csökkenthető azáltal, hogy a szervezet egy menedékben marad, minimalizálva ezzel a predáció kockázatát. Ez azonban azzal a költséggel jár, hogy az egyed elesik a táplálkozási, szaporodási és termoregulációs lehetőségektől (Lima & Dill 1990; Martin & López 1999). A madarak, mint ragadozók, általában nagyobb sikerrel vadásznak kígyókra, mint az emlősök, valószínűleg azért, mert a vizuális keresés révén jobban észlelik a zsákmányt, mint a szaglás alapú kereséssel, továbbá a kígyók rosszabb menekülési képességgel rendelkeznek távolról kereső ragadozók esetén (Schalk & Cove 2018).

A hüllők a leginkább veszélyeztetett gerincesek közé tartoznak és globálisan, valamint Európában is ismert a populációcsökkenésük (Cox et al. 2022; Gibbons et al. 2000). A pusztai és sztyeppi viperák (*Vipera ursinii* komplex) a leginkább veszélyeztetett hüllők közé tartoznak: a komplex alacsonyan fekvő populációi szinte minden élőhelyüket elveszítették a gyepterületek szántóföldekké alakítása miatt és korábbi elterjedési területük nagy részén kihaltak, míg az alpesi populációkat a túllegeltetés és az éghajlatváltozás fenyegeti (Mizsei et al. 2022). Emellett az alacsony sűrűségű pusztai vipera populációk fokozott predációs nyomásnak is ki vannak téve (Móré et al. 2022).

A tanulmány általános célja a görög karsztvipera (*Vipera graeca*) és vizuálisan vadászó madarak közötti ragadozó–zsákmány kapcsolatok vizsgálata volt. A *V. graeca* ritka, globálisan veszélyeztetett, hidegkedvelő, hegyvidéki élőhelyen élő mérgeeskígyó. Konkrét célunk volt meghatározni a *V. graeca* fő potenciális és megfigyelt ragadozóit, becsülni a predációs események gyakoriságát, valamint az érintett egyedek testhossz- és ivararányát a testükön található sérülések alapján, továbbá értékelni, hogy a *V. graeca* egyedeinek aktivitását hogyan befolyásolja a predációs nyomás. Ennek érdekében a *V. graeca* 17 ismert populációjából 14-ben felmértük a ragadozókat, megvizsgáltuk a *V. graeca* egyedeket predációval kapcsolatos sérülések jelei után és

megfigyelési adatokat gyűjtöttünk a két legnagyobb populáció ragadozóinak napi aktivitásáról.

A termobiológiai mérések (*V. graeca* preferált testhőmérséklete, környezeti hőmérséklet) segítségével becsültük meg a *V. graeca* termikus niche-ét és potenciális aktivitási ablakát és összehasonlítottuk a *V. graeca* potenciális és megfigyelt aktivitását a ragadozók aktivitásával.

2.4.2. Anyag és módszer

2.4.2.1. Adatgyűjtés

A *V. graeca* aktivitásának becsléséhez a 3. vizsgálatban (2.3. fejezet) bemutatott adatokat használtuk fel. A *V. graeca* 17 ismert populációjából 14-ből gyűjtöttünk adatokat. Az adatgyűjtést 2010-2019 között végeztük, minden populációban intenzíven kerestük a kígyókat a viperák áprilistól szeptemberig tartó éves aktivitási időszakában.

A kígyók keresése során a ragadozómadár-fajokat is felmértük a kígyók élőhelyein, a ragadozó madár észleléseket jegyzőkönyvben rögzítettük. A terepmunka során mintákat gyűjtöttünk az élőhelyen előforduló ragadozó emlősök ürülékeiből, valamint a ragadozó madarak köpeteiből. A madarak köpeteinek begyűjtése során ellenőriztük azokat a sziklákat, amelyeket kilátópontként vagy pihenőhelyként használtak, ha azok gyalogosan megközelíthetőek voltak. Továbbá áttekintettük az irodalmat az észlelt ragadozó fajok táplálkozási preferenciáiról. A ragadozók napi aktivitásáról részletes adatok gyűjtéséhez feljegyeztük a madarak aktivitását a Tymfi és Lakmos hegységekben, a viperák aktivitási időszakának csúcsán, 2017 júliusában és augusztusában, 10-10 napon keresztül. A ragadozó madarak aktivitásának rögzítése során két megfigyelő figyelte a lehetséges ragadozó madarakat az egyes vizsgált helyszínek hegycsúcsáról, így egyidejűleg körülbelül 100 hektárnyi vipera élőhelyet figyeltünk meg.

2.4.2.2. Elemzés

Az életkor és ivar szerinti sérüléseloszlás felméréséhez az testhossz (SVL) használtuk az egyedek életkorának helyettesítő mutatójaként. Lineáris kevert modelleket (GLMM) illesztettünk az SVL és az ivar hatásának elemzésére a sérülések jelenlétére vonatkozóan, az R „lme4” csomagjának segítségével. A bináris függő változó a sérülések jelenléte-hiánya volt, míg a magyarázó változók az egyedek ivara és SVL-e voltak. A térbeli torzítások elkerülése érdekében a populáció identitását véletlen

faktorként vettük figyelembe. “Hazard” függvény segítségével hasonlítottuk össze a sérülés valószínűségét hím és nőstény viperák esetében, az R „gss” csomagjának “snoothing spline” funkciójának segítségével.

Az aktivitási mintákat valószínűségi sűrűségfüggvények (probability density functions = PDF) segítségével becsültük meg, Kernel sűrűségbecsléssel vagy paraméteres trigonometrikus összegeloszlásokat illesztve a megfigyelési időkre. A megfigyelési időket véletlen változóként kezeltük, ahol az alapul szolgáló sűrűség várhatóan bimodális volt. Három különálló PDF-készletet hoztunk létre a Tymfi és Lakmos mintavételi területekre: (1) a ragadozómadarak napi aktivitását a megfigyelési idők alapján, az ismert *V. graeca*-t is zsákmányoló fajok adatait összevonva; (2) a *V. graeca* napi aktivitását a megfigyelési idők alapján; (3) a *V. graeca* potenciális napi aktivitását a termoregulációs mérések alapján. A *V. graeca* potenciális aktivitásának előrejelzéséhez először egy függvényt illesztettünk a viperák által a hőgradiensben választott T_b értékek gyakoriságára az R „PearsonDS” csomagjának „rpearson” függvényével, az adatok szórása, ferdesége és csúcossága alapján, amelyeket a „fitdistrplus” csomag „descdist” függvényével becsültünk meg. Az illesztett eloszlás becsléseit 0–1 közötti tartományra skáláztuk és aktivitási valószínűségként kezeltük. Másodszor, kiszámítottuk az átlagos T_o -t minden 5 perces intervallumra és ezeket az adatokat párosítottuk az aktivitási valószínűségi értékekkel. A *V. graeca* potenciális aktivitását reprezentáló időadatok gyűjtéséhez a „sample” alapfüggvény segítségével véletlenszerűen mintavételeztük az átlagos T_o időpontjait, az aktivitási valószínűsége súlyozva.

Két aktivitási minta átfedését a Δ átfedési együttható kiszámításával vizsgáltuk az R „overlap” csomagjának „overlapEst” függvényével, amely a két sűrűségfüggvény minden időpontban vett minimuma alatt lévő terület. A Δ értéke 0 (nincs átfedés) és 1 (teljes átfedés) között mozoghat, és azt jelzi, hogy az aktivitási minták hány százaléka tér el egymástól kevesebb mint $1-\Delta$ mértékben bármely időszakban. A Δ 95%-os konfidenciaintervallumait 1000 bootstrap mintából vett percentilis intervallumként számoltuk ki. Minden adatfeldolgozást és elemzést az R 4.0.2 statisztikai környezetben hajtottunk végre.

2.4.3. Eredmények

12 ragadozómadár-fajt figyeltünk meg a viperák élőhelyein, amelyek közül a *Falco tinnunculus*, a *Circaetus gallicus* és a *Buteo buteo* voltak a leggyakoribbak. Bizonyítékot gyűjtöttünk a *V. graeca* fogyasztásáról a *C. gallicus* (pelletek, n = 5), a *F. tinnunculus* (pelletek és közvetlen megfigyelés a zsákmányejtésről, n = 4) és a *Corvus cornix* (közvetlen megfigyelés, n = 1) esetében (2.4.1. ábra). Az irodalmi adatok áttekintése alapján öt ragadozómadár-faj, amelyeket rendszeresen megfigyeltünk a vizsgálati területeken (*Aquila chrysaetos*, *B. buteo*, *C. gallicus*, *F. tinnunculus*, *Hieraaetus pennatus*) (2.4.1. táblázat), étrendjének több mint 10%-át hüllők teszik ki.

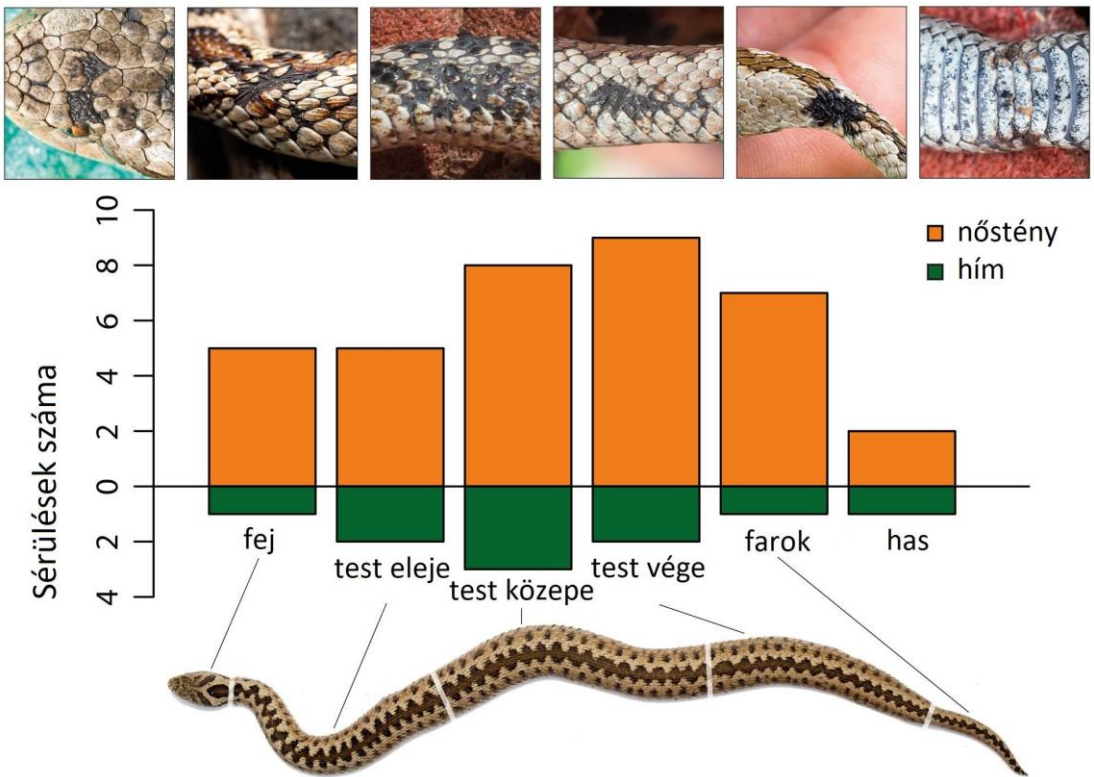


2.4.1. ábra. A: Kígyászölyv (*Circaetus gallicus*) által produkált köpetek, amelyek görög karsztvipera (*Vipera graeca*) maradványokat tartalmaznak. B: Frissen elpusztított *V. graeca*, amelyet egy táplálkozás közben megzavart vörös vércse (*Falco tinnunculus*) hagyott hátra.

2.4.1. táblázat. A *Vipera graeca* élőhelyein megfigyelt ragadozómadár fajok és azok hullófogyasztásának százalékos aránya

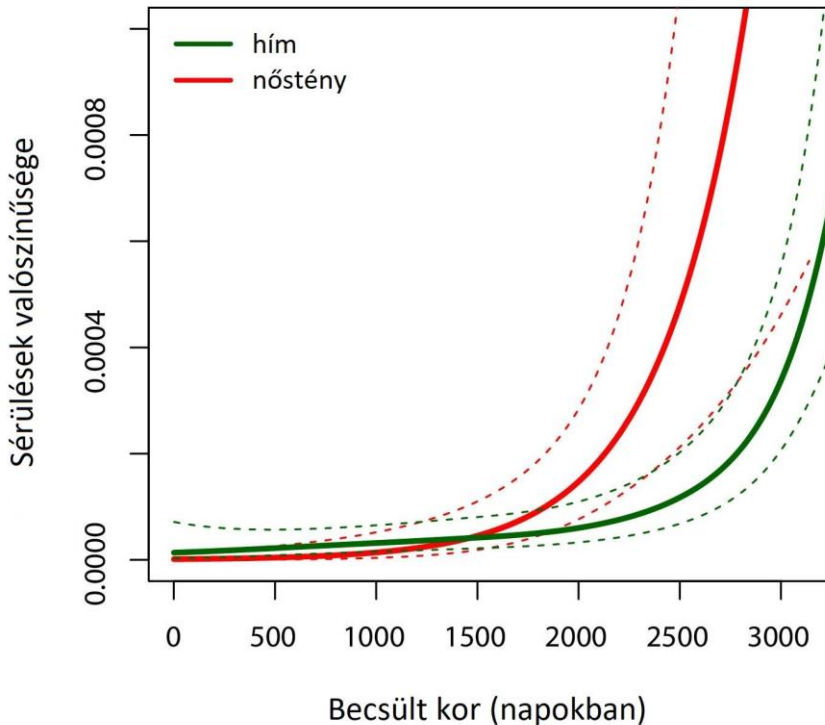
Ragadozó faj	Jelenlét a görög karsztvipera élőhelyeken													Hüllőfogyasztás %	
	Av	Dh	Gr	Ka	Ku	La	Ll	Lu	Ne	Sh	To	Tr	Ty		Va
<i>Accipiter brevipes</i>		+							+		+				-
<i>Accipiter gentilis</i>							+								0.1 %
<i>Accipiter nisus</i>						+									0.0 %
<i>Aquila chrysaetos</i>		+	+		+	+		+		+	+	+			11.1 %
<i>Hieraaetus pennatus</i>			+				+						+		12.0%
<i>Buteo buteo</i>	+				+	+			+		+	+	+	+	20.63 %
<i>Circaetus gallicus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	97.5 %
<i>Corvus cornix</i>		+			+	+					+	+		+	-
<i>Falco naumanni</i>			+				+								0.1 %
<i>Falco peregrinus</i>							+						+		0.12 %
<i>Falco subbuteo</i>				+											0.0 %
<i>Falco tinnunculus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	22.02 %

319 *V. graeca* egyedet vizsgáltunk meg 14 populációban (átlag \pm S.E. $22,8 \pm 5,27$) sérülések szempontjából. Az egyedek ivararánya 0,64:1 volt a hímek és nőstények között, és 0,51:1 a felnőttek esetében. A hímek átlagos testhossza (SVL) $244 \pm 4,87$ mm, a nőstényeké $301 \pm 5,11$ mm volt. A nőstények szignifikánsan nagyobbak voltak, mint a hímek ($W = 5341$, $P < 0,0001$). 40 egyednél (12,5%) találtunk sérüléseket és sebeket. Ezeknek a sérüléseknek a többsége a test középső és hátsó felén -beleértve a farkat- helyezkedett el (2.4.2. ábra).



2.4.2. ábra. A ragadozók által okozott sérülések gyakorisága a *Vipera graeca* különböző testtájain. A felső sorban lévő fényképek a sérülések példáit mutatják

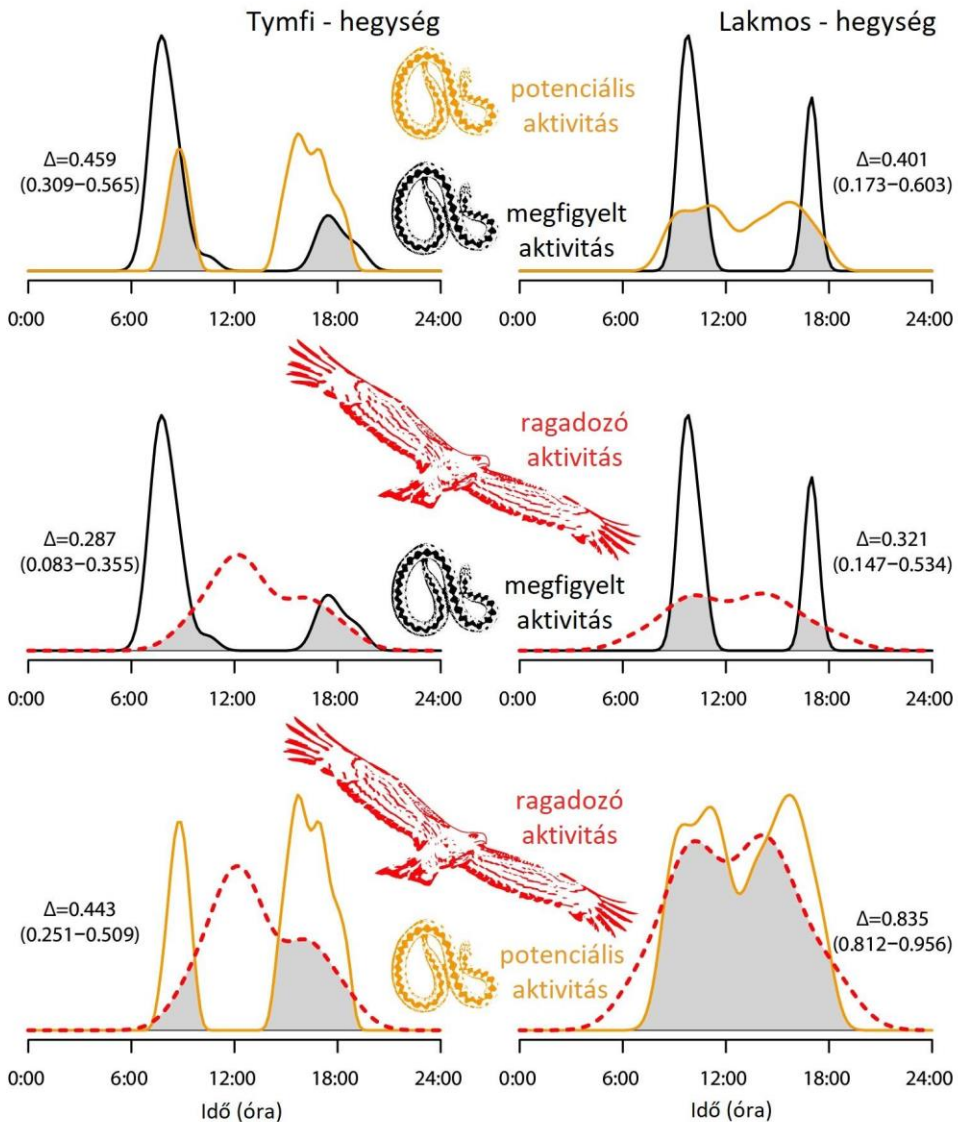
A sérülés jelenlétet/sérülés hiányt szignifikánsan pozitívan befolyásolta az egyedek SVL-je (becslés = $6,920 \pm 4,967$ SE, $Z = -8,403$, $P < 0,0001$), és a nőstényeknél gyakoribb volt, mint a hímeknél (becslés = $19,431 \pm 2,998$ SE, $Z = 6,481$, $P < 0,0001$). Az SVL és az ivar interakciója szignifikáns negatív hatást mutatott (becslés = $-3,365 \pm 0,533$ SE, $Z = -6,318$, $P < 0,0001$), ahogy várható volt, mivel a hímeknél ritkábban fordultak elő sérülések. A “hazard” függvények azt mutatták, hogy a hímek kisebb testhossz (SVL) mellett szerezték a sérüléseket, mint a nőstények (**2.4.3. ábra**).



2.4.3. ábra. Sérülések valószínűsége a *Vipera graeca* egyedeken (a szaggatott vonalak a 95%-os konfidencia-intervallumokat jelölik).

38 egyed megfigyelési ideje két populációban (Tymfi és Lakmos hegységek) azt mutatta, hogy a *V. graeca* nappali aktivitása bimodális volt, az egyik csúcs a kora reggeli órákban, a másik a késő délutáni órákban jelentkezett (**2.4.4. ábra**). Az észlelt viperák aktivitásának és a környezeti hőmérséklet és hőszabályozás alapján becsült potenciális aktivitás összehasonlítása azt mutatta, hogy az észlelt reggeli aktivitási csúcs korábban következett be, mint amit a környezeti hőmérséklet és a preferált testhőmérséklet alapján várni lehetett, míg a délutáni aktivitási csúcs később következett be a vártnál. Az észlelt és potenciális aktivitás mérsékelt átfedést mutatott (Δ Tymfi = 0,459, Δ Lakmos = 0,401; **2.4.4. ábra**).

A ragadozómadarak nappali aktivitásának adatgyűjtése során hat madárfajt figyeltünk meg: *F. tinnunculus* (53,1%-a a 98 észlelésadatnak), *C. gallicus* (22,4%), *B. buteo* (18,4%), *F. peregrinus* (3,1%), *A. chrysaetos* (2,0%) és *H. pennatus* (1,0%). A ragadozómadarak aktivitási mintája (fajonként összesítve) unimodális volt, a csúcspont a nap közepén jelentkezett (**2.4.4. ábra**). A ragadozók aktivitása szignifikánsan kisebb átfedést mutatott (WTymfi = 57,662, PTymfi < 0,0001; WLakmos = 2, PLakmos < 0,0001) a megfigyelt vipera aktivitásával (Δ Tymfi = 0,287, Δ Lakmos = 0,321), mint a potenciális vipera aktivitással (Δ Tymfi = 0,443, Δ Lakmos = 0,835).



2.4.4. ábra. A *Vipera graeca* és ragadozóinak megfigyelt és potenciális napi aktivitási mintázata. Az átfedési együttható (Δ) mellett a 95%-os konfidencia-határok zárójelben találhatóak.

2.4.4. Diskusszió

Tanulmányunk a *V. graeca* és madárragadozói közötti ragadozó–zsákmány kapcsolatáról négy fontos eredményt hozott. Először is, 12 madárragadozó fajt észleltünk a viperák élőhelyein, és 3 ragadozómadár-fajnál találtunk bizonyítékot (köpetek, közvetlen megfigyelések) a vipera fogyasztásra. Másodsor, viszonylag magas arányban (12,5%) találtunk sérült *V. graeca* egyedeket, amelyeknél több sérülés volt a test hátsó részén, mint az elülsőn. Harmadsor, a ragadozókkal kapcsolatos sérülések előfordulása növekedett az egyedek testhosszával (SVL), gyakoribbak voltak a nőstényeknél, mint a hímeknél, és a hímek kisebb testhosszal szenvedtek el sérüléseket, mint a nőstények. Végül, két eredmény arra utal, hogy a viperák ragadozók miatt módosíthatják nappali aktivitásukat, mivel (i) napi aktivitásuk bimodális volt, valószínűleg azért, hogy elkerüljék a ragadozók déli aktivitási csúcsát, és (ii) csak mérsékelt átfedést mutattak a becsült potenciális aktivitással, mivel a megfigyelt viperák aktivitása korábban kezdődött reggel, és később fejeződött be délután, mint amit csupán a hőmérsékleti feltételek alapján várni lehetett. Ezek az aktivitási különbségek két különálló hegyvonulaton élő nagy populációban is következetesek voltak.

Három ragadozómadár-fajnál közvetlenül is megfigyeltük a viperák fogyasztását (*Corvus cornix*, *Circaetus gallicus*, *Falco tinnunculus*). Az irodalom alapján ez az első dokumentált eset, hogy a *C. cornix* kígyókat ejt prédául, annak ellenére, hogy ez a faj egy generalista ragadozó, amelyet főleg városi környezetben tanulmányoztak. Ezen kívül öt másik, hüllőkre specializálódott ragadozót is rendszeresen megfigyeltünk a viperák élőhelyein, és két emlős fajnál is találtunk bizonyítékot a vipera fogyasztásra, mivel *V. graeca* maradványokat (pikkelyeket) találtunk az ürülékükben (európai borz, *Meles meles* és vörös róka, *Vulpes vulpes*).

Tekintettel a nagyszámú ragadozóra, nem meglepő, hogy viszonylag nagy arányban találtunk sérüléseket a viperákon, amelyek korábbi, sikertelen ragadozói támadások nyomaira utalnak. Az viszont meglepő, hogy ilyen sok vipera képes volt túlélni ezeket a támadásokat. A legtöbb sérülés a test hátsó részén volt, ami valószínűleg azt jelzi, hogy az egyedek aktívan menekültek a ragadozók elől. Az elülső testrészeken található sérülések hiánya pedig arra utalhat, hogy a ragadozók sikeresebbek, ha a vipera fejét vagy nyakát tudják megragadni. Nem találtunk sérüléseket fiatal viperákon és a sérülések előfordulása a testhossz növekedésével emelkedett, amit több, egymást nem kizáró tényező is magyarázhat. Egyszerűen fogalmazva, a felnőtt kígyóknak több

idejük volt megsérülni, mint a fiataloknak, vagy a fiatalokat könnyebb elkapni, így kevésbé valószínű, hogy túlélik a támadásokat. A fiatalok testhőmérséklet preferenciája alacsonyabb, mint a felnőtteké, ami egy ragadozó elkerülési stratégia lehet (Downes & Shine 1998). Emellett a fiatalok kevesebb időt töltenek napozással, szintén egy ragadozó elkerülési taktika részeként, amelyben a termoregulációt a biztonságra cserélik (Downes & Shine 1998). Egy másik lehetséges magyarázat, hogy a fiatal kígyók túl kicsik ahhoz, hogy a nagyobb ragadozó madarak számára vonzó zsákmányt jelentsenek, ahogy ezt egy gyurma-modellekkel végzett tanulmány is kimutatta (Brodie 1993). A nőstényeknél is nagyobb valószínűséggel fordultak elő sérülések, és ezek nagyobb testhossznál következtek be, mint a hímeknél. Két magyarázat lehetséges erre a különbségre: (i) a gravid nőstények több időt töltenek napozással, mint a hímek, és (ii) az utódokat hordozó nőstények (*V. graeca* elevenszülő) lassabban tudnak menekülni, ami növelheti predációnak való kitettségüket. Egy másik lehetséges magyarázat pedig az, hogy a hímek, amelyek általában kisebbek, mint a nőstények, gyakrabban esnek predátorok áldozatául.

A ragadozók elkerülésére az állatok különböző stratégiákat alkalmaznak és korábbi tanulmányok szerint a hőmérséklet-szabályozási időszakok megválasztása is része lehet a ragadozók elkerülési stratégiájának a hüllők esetében. Eredményeink arra utalnak, hogy a viperák napi aktivitási csúcsai a termoreguláció szempontjából nem optimális időszakok felé tolódnak el, hogy minimalizálják a ragadozók aktivitási csúcsával való átfedést, ami ragadozó elkerülési stratégiaként működhet. Nyáron a *V. graeca* általában 1–2 órát napozik napfelkeltét követően, ami a legjobb időszak arra, hogy az egyedeket megtaláljuk a nap folyamán. A meleg légáramlatok (termikek) 2–3 órával napfelkeltét követően érkeznek a völgyekből, amit a ragadozó madarak kihasználnak, hogy felrepüljenek a viperák élőhelyeire a hegyekben. A napozási időszak és a termikek megjelenése közötti átfedés a legkedvezőbb időszak a ragadozók számára a viperák zsákmányolására, mivel a *V. graeca* egyedek később húzódnak vissza a búvóhelyeikre a növekvő talaj- és levegőhőmérséklet, illetve a ragadozók megjelenése miatt. Kora délután, amikor a levegő ismét lehül, a viperáknak van egy második, kisebb aktivitási csúcsa napnyugta előtt, amikor kevesebb egyed jön ki a búvóhelyről napozni és/vagy táplálkozni, mint reggel. Bár mind a viperák, mind a ragadozók aktivitási csúcsai magyarázhatók a napi hőmérséklet nagy léptékű mintázataival, fontos hangsúlyozni, hogy bár a reggeli későbbi és a délutáni korábbi időszakok is hasonlóan megfelelőek lennének a *V. graeca* napozására, az aktivitási csúcsok reggel korábbra, délután pedig későbbre tolódnak el, mint ami a hőmérsékletváltozások alapján várható lenne. Ezek a minták azt jelzik, hogy a ragadozók elkerülése szerepet játszhat a nappali aktivitás bimodális jellegében és az

aktivitási csúcsok eltolódásában, valamint hogy a *V. graeca* nem használja ki teljes mértékben a hőszabályozásra fordítható teljes aktivitási ablakot, valószínűleg a predációs kockázat miatt.

Tanulmányunk több újdonsággal a predátor-préda kapcsolatok megértésében, különösen a kígyók mint zsákmány vonatkozásában. A kutatás egy részletes felmérést mutat be egy vipera faj potenciális és tényleges ragadozóiról, egy nagy adatbázis alapján, amely a *V. graeca* 17 ismert populációjából 14-et ölel fel, lefedve ezzel a faj földrajzi elterjedésének jelentős részét. Legfontosabb eredményeink, azaz a vipera bimodális aktivitási mintázata és az észlelt aktivitás eltolódása a hőszabályozás szempontjából megfelelő időszakból a kedvezőtlen időszakokba, valószínűleg a ragadozók aktivitásának hatását tükrözik és ilyen jellegű megfigyelést még nem jegyeztek fel kígyók esetében. Az általunk gyűjtött sérülésekkel kapcsolatos adatok nem biztos, hogy teljes körűek a predációs nyomás értékeléséhez, mivel nincs információnk azokról az egyedekről, amelyek sikeres támadások során elpusztultak. Például, ha a fiatalokra vagy kisebb hímekre irányuló predációs kísérletek többsége sikeres volt, az magyarázhatja a nőstényeken megfigyelt predációval kapcsolatos sérülések túlreprezentáltságát, míg valójában a nőstények talán jobban tudnak elmenekülni a ragadozóktól. Az általános predációs nyomás valószínűleg jelentősen alulbecsült a sérüléseken alapuló módszerrel és sok észlelt eltérés kétféleképpen magyarázható, ahogyan azt fentebb kifejtettük, mivel nem tudunk semmit a sikeres ragadozói támadásokkal szenvedő egyedekről. A ragadozók részletesebb megfigyelése és ha lehetséges, predációs események vagy predációs eseményekből származó bizonyítékok, például pikkelyek a köpetekben vagy az ürülékben, szükségesek a predációs nyomás és annak populációsintű következményeinek értékeléséhez. Kísérleti tanulmányok agyag- vagy gyurma modellek használatával további információkat nyújtanak a madár- és emlős ragadozók szerepéről, a predációs kísérletek térbeli és időbeli mintáiról, amelyek pontosabb értékelést nyújtanak a ragadozói aktivitásról és a predációs nyomásról.

2.5. A görög karsztvipera aktivitásának várható csökkenése a klímaváltozás függvényében

2.5.1. Bevezetés

A hüllők, mint ektoterm élőlények, rendkívül érzékenyek a környezetük termikus változásaira. A globális környezet általános melegedése felborítja az optimális hőmérsékleti preferenciák és a környezeti feltételek közötti összhangot, ami alapvető folyamatokat, például a táplálékszerzést és a szaporodást is hátrányosan érinti (Angilletta 2009). Kutatások igazolták, hogy az önkéntes hőmérsékleti maximumot túllépése csökkenti az aktivitási időszakok hosszát és ezáltal a fitneszt, végső soron befolyásolva a reprodukciós sikert és a populáció méretét (Hoffmann et al. 2013; Deutsch et al. 2008; Sunday et al. 2011). Bár a melegebb éghajlat meghosszabbíthatja a növekedési időszakot, ezzel párhuzamosan növeli a kritikus termikus határok feletti szélsőséges hőmérsékletek gyakoriságát is (Biber et al. 2023). Az ilyen változások gyakran kényszerítik a hüllőket szuboptimális mikroélőhelyekre, növelve a ragadozók jelentette kockázatot és tovább súlyosbítva a fitneszre gyakorolt negatív hatásokat. Ezek az egyedi szintű hatások skálázhatóak, populációdinamikai és földrajzi eloszlási változásokhoz vezetve.

Bár az éghajlatváltozás ektoterm élőlényekre gyakorolt hatásairól egyre több tudományos ismeret áll rendelkezésre, jelentős ismerethiányok maradtak a populációs és egyedi szintű következmények terén. A termikus határok túllépése által okozott aktivitási mintázat-változások közvetlenül csökkenthetik a táplálkozásra, a pázásra és más létfontosságú folyamatokra fordítható időt, ami végül a populációméretek csökkenéséhez vezethet (Deutsch et al. 2008; Sunday et al. 2011). Azonban a legtöbb tanulmány korrelációs megközelítéseket alkalmaz, előfordulási adatokat használva a fajok eloszlásában bekövetkező változások előrejelzésére. Ezek a módszerek azonban nem integrálják azokat a fiziológiai és viselkedési mechanizmusokat, amelyek a fajok válaszreakcióit vezérlik (Chevin et al. 2010; Pacifici et al. 2020). A fiziológiai alapú mechanisztikus modellek ritkák, ami korlátozza az éghajlatváltozás aktivitási időszakra gyakorolt hatásainak pontos előrejelzését. Ezek a kutatási területek nyitottak a további vizsgálatok előtt és alapvető fontosságúak a fenyegetések azonosítása, valamint az éghajlatváltozás hatásainak mérséklésére irányuló természetvédelmi stratégiák kidolgozása szempontjából.

Jelen tanulmány célja az operatív hőmérsékletek mechanisztikus modellezése révén előre jelezni a nyílt füves élőhelyeken élő puszta viperák aktivitási időkeretének

változásait a jelenlegi és jövőbeli klímamodellek alapján. A hőmérséklet tolerancia adatok és a klimatikus előrejelzések integrálásával azonosítjuk azokat a populációkat, amelyek a legnagyobb kockázatnak vannak kitéve az aktivitási időszak redukálódása szempontjából. Az eredmények gyakorlati iránymutatást nyújtanak a természetvédelmi stratégiák számára, elősegítve a klímaváltozásnak a veszélyeztetett fajok termális ökológiájára gyakorolt hatásainak mélyebb megértését.

2.5.2. Anyag és módszer

2.5.2.1. Adatok

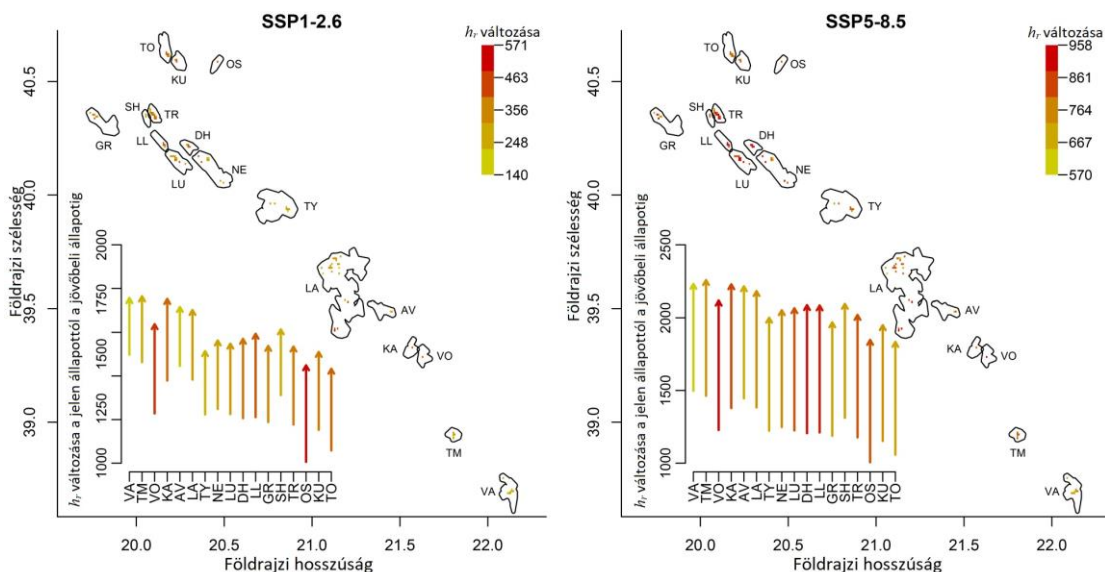
Az 5. vizsgálatban a környezeti hőmérséklet változásának a viperák aktivitási idejére gyakorolt hatásának felmérésére összeállítottunk egy adatbázist a korábbi vizsgálatainkból elérhető összes *V. graeca* előfordulási adatokból és a jelen tanulmányban rögzített észlelésekből (n = 378 észlelés adat az összes ismert populációból; 2.3. fejezet). Letöltöttük a havi levegő hőmérsékleti adatokat 30'' térbeli felbontással (~ 720 × 930 m rács) a Worldclim 2.1 adatbázisból (Fick & Hijmans 2017) a *V. graeca* teljes elterjedési területére vonatkozóan. A jövőbeli éghajlati viszonyok (2081–2100) jellemzésére három globális klímamodelt (GCM) választottunk ki: HadGEM3-GC31-LL, IPSL-CM6A-LR, MIROC6 és két Shared Socioeconomic Pathway (SSP) forgatókönyvet, egy optimista- (SSP1-2.6) és egy pesszimista (SSP5-8.5) forgatókönyvet. Az optimista SSP1-2.6 forgatókönyv egy olyan jövőbeli világot prediktál, amelyet alacsony népességnövekedés, fenntarthatóságra való törekvés és az üvegházhatású gázok kibocsátásának jelentős csökkenése jellemez, azaz olyan jövőt képvisel, amelyben ambiciózus lépéseket tesznek az éghajlatváltozás legrosszabb hatásainak enyhítésére. A pesszimista SSP5-8.5 forgatókönyv egy olyan jövőképet mutat, amelyben az üvegházhatású gázok kibocsátása a huszonegyedik század során tovább emelkedik, ami egy olyan világhoz vezet, ahol magas a szén-dioxid és más üvegházhatású gázok szintje.

2.5.2.2. Elemzés

Az aktivitási idő várható változásának becsléséhez az aktivitás idő korlátozását egy teljes év során azon órák számával számoltuk (24×365), amikor a T_e túllépte a T_{set} felső határát. Ahhoz, hogy egy teljes évre és a *V. graeca* teljes elterjedési területére ($n = 102$, 30" térbeli felbontás mellett) megkapjuk a T_e értéket, egy mikroklíma modellt használtunk a szimulált környezet létrehozására és egy ektoterm modellt a T_e előrejelzésére a NicheMapR csomag segítségével. Mivel a „micro_global” funkció alapértelmezett hőmérsékleti adatai alacsony térbeli felbontásúak (10×10 km-es rács), ezért a Worldclim 2.1 adatbázisból minden vipera előfordulási ráccsellára kinyert aktuális (1981–2010) havi átlagos levegőhőmérséklet adatokat használtuk. Minden raszterművelet a terra, raster és dismo csomagokkal történt. A “warm” paramétert az alapértelmezett havi hőmérsékleti értékek finom felbontása melletti átlagok különbségére állítottuk be, hogy mikroklíma modellt hozzunk létre az aktuális éghajlati viszonyokra. Ebben a szimulált környezetben ektoterm modellt illesztettünk alapbeállításokkal, kivéve az állat súlyát (az kifejlett *V. graeca* egyedek átlagsúlya 33,5 g, $n = 192$), az állat alakját (henger) és huszonnégy órás intervallumot. Az ektoterm modellt „halottnak” állítottuk be (az élő paraméter 0-ra van állítva), vagyis nem hőszabályozó, mivel T_e mérési adatok gyűjtése volt a célunk. Kivontuk a T_e becsléseket az ektoterm modell kimenetéből és megszámoztuk, hány óra volt, amikor a T_e túllépte a T_{set} -et (= restriktós idő, h_r). Hogy megkapjuk a jövőbeli klímára vonatkozó h_r -t, a meleg paramétert a fentiekhez hasonlóan használtuk, az $n = 6$ jövőbeli adatsorból (3 GCM \times 2 SSP) kivont, havi levegő hőmérséklet adatok felhasználásával. Ezt az eljárást minden helyen megismételtük, hogy feltérképezzük a h_r -t a *V. graeca* teljes elterjedési területén. Végül kiszámítottuk a jövőbeli és a klimatikus restriktós idők közötti különbséget és a h_r eredményeket ugyanolyan raszteres felbontásban ábrázoltuk, mint amit a mikroklíma modellezéshez használunk.

2.5.3. Eredmények

Jelenlegi éghajlati viszonyok között a *V. graeca* éves átlagos aktivitási idejének rövidülése (h_r) $h_r = 1278,4 \pm 9,7$ h (átlag \pm SE) volt minden lelőhelyen (**2.5.1. ábra**). A szélességi fok jelentősen csökkentette h_r -t ($b = -210,9$, $P < 0,0001$). A jövőbeli viszonyok tekintetében, az SSP1-2.6 forgatókönyv alapján várhatóan $h_r = 1606 \pm 9,0$ h-ra (átlag \pm SE) nő, míg az SSP5-8.5 forgatókönyv szerint $h_r = 2086 \pm 8,4$ h-ra (átlag \pm SE). Így a T_e , amikor a T_{set} felső határa felett van, várhatóan 328 vagy 806 órával fog növekedni az SSP1-2.6 és SSP5-8.5 forgatókönyvek esetében. A h_r jelentősen magasabb volt az SSP5-8.5 forgatókönyvben, mint az SSP1-2.6-ban ($W = 2519$, $P < 0,0001$).



2.5.1. ábra. A *Vipera graeca* aktivitási idejének (h_r) várható jövőbeli változása két forgatókönyv szerint az ismert élőhelyekre vonatkozóan. A kis ábrák az aktivitási idő (h_r) átlagos változását mutatják minden populációra. A nyilak színe a kis ábrán a h_r várható változásait a térképen.

2.5.4. Diskusszió

A jelenlegi éghajlati viszonyok között a *V. graeca* átlagos éves aktivitása átlagosan 1278 órával csökkenhet minden élőhelyen és ez a restriktív idő várhatóan jelentősen megnő a jövőbeli klímaváltozási forgatókönyvek szerint.

Egy korábbi, korrelatív fajeloszlási modellezést alkalmazó tanulmányunkban azt prediktáltuk, hogy a *V. graeca* jelenlegi élőhelyének mintegy 90%-a elvész a 21. század végére a klímaváltozás miatt (Mizsei et al. 2021). Ezek a korrelatív modellek, amelyeket egyszerűségük és számos faj esetében elérhető eloszlási és környezeti adatok alapján való alkalmazhatóságuk miatt gyakran használnak, ellentétben állnak a pontosabb, folyamat-alapú mechanisztikus modellekkel. Az utóbbiak részletes fiziológiai mechanisztikus modelleket tartalmaznak, amelyek az élőlény szükségleteinek és az erőforrások környezeti rendelkezésre állásának kapcsolatát vizsgálják. Jelen elemzésünk, bár nem vetít előre változásokat az eloszlásban, arra összpontosít, hogyan változhatnak a hőszabályozási időszakok. Jelentős növekedést figyeltünk meg a h_r -ben, amikor a környezeti hőmérséklet meghaladja a faj hőmérsékleti preferenciájának felső határát. Ez a h_r növekedés a hőszabályozásra, a táplálkozásra és a szaporodásra fordított idő csökkenésére utal, ami közvetlen hatást gyakorolhat az egyedek fitnessére és a populáció növekedési ütemére.

Eredményeinkből adódó fontos kérdés, hogy a füves élőhelyeken élő viperák miért nem használják ki a jelenleg elérhető, alacsonyabban fekvő, melegebb élőhelyeket, annak ellenére, hogy a melegedés növelheti az optimális termikus tartományukban (T_{set}) eltöltött órák számát. A versengés valószínűleg jelentős szerepet játszik ebben, mivel a füves élőhelyeken élő viperák sikerebbek olyan környezetekben, ahol más hüllők kevésbé alkalmazkodtak (Mizsei et al., 2018). Ez összhangban van Lucchini et al. (2023) eredményeivel, amelyek szerint a klimatikus niche-differenciálódás kulcsfontosságú tényező az európai viperák eloszlásában, amelyet mind evolúciós adaptációk, mind ökológiai interakciók alakítanak. Az alacsonyabban fekvő területeken elérhető termikus niche valószínűleg átfedésben van más hüllőfajokéval, ami fokozza a versengést és csökkenti a viperák számára az élőhelyek megfelelőségét. Ezen túlmenően, a füves élőhelyeken élő viperák specializált termikus és ökológiai igényei a hűvösebb, kevésbé versengő környezetek felé irányulnak, tükrözve azt az evolúciós stratégiájukat, hogy olyan élőhelyeket foglalnak el, ahol más hüllők kevésbé sikeresek. Annak megértése, hogy a jövőbeli klímaváltozás forgatókönyvek hogyan alakítják ezeket a dinamikákat, alapvető fontosságú a viperák eloszlásában bekövetkező változások előrejelzése és a természetvédelmi stratégiák kidolgozása szempontjából.

A jövőbeli kutatásoknak vizsgálniuk kell az aktivitási időszak korlátozottsága és a fitness változása közötti kapcsolatot, különösen a szaporodásra és a túlélésre gyakorolt hatásokat illetően. A múltbeli aktivitási időszakok változásainak a populáció demográfiájára gyakorolt hatásainak vizsgálata kontextust nyújthat a jelenlegi és jövőbeli kihívások megértéséhez. Azoknak a populációknak az azonosítása, amelyek szélesebb termikus nichekkel vagy termoregulációs adaptációkkal rendelkeznek, segíthet a leginkább veszélyeztetett taxonok természetvédelmi prioritásainak meghatározásában. Továbbá, a genomiális vizsgálatok integrálása mechanisztikus modellekkel és hosszú távú ökológiai monitorozással elősegíti az adaptációs képesség és a plaszticitás megértését az éghajlatváltozásra adott válaszokban. Ezek az erőfeszítések célzott beavatkozásokat támogathatnak a melegedő klímájú füves élőhelyeken élő viperákat és más veszélyeztetett ektoterm élőlényeket veszélyeztető hatások mérséklése érdekében.

A *V. graeca*, amely már eleve veszélyeztetett, és zsugorodó, degradálódó élőhelyekre szorul, a kulcsfontosságú demográfiai tényezők csökkenése tovább növelheti a lokális kihalások kockázatát. Eredményeink arra is utalnak, hogy a klímaváltozás előrehaladtával a *V. graeca* egyre korlátozottabb hőszabályozási lehetőségekkel néz szembe, ami jelentősen befolyásolhatja táplálkozási és szaporodási viselkedését,

ezáltal hatással lehet az általános fitneszére és populációnövekedésére. Lényeges, hogy a *V. graeca* védelmi stratégiáinak kidolgozásakor figyelembe vegyünk a lokális környezeti feltételeket és a klímaváltozás lehetséges hatásait, hogy mérsékeljük az élőhelyvesztés és a populációcsökkenés kockázatát.

3. Következtetések és javaslatok

A *Vipera ursinii* fajok különböző élőhelyeken (hegyvidéki vs. síkvidéki) eltérő hőmérséklet toleranciát (VT_{max}) mutatnak, ami a változatos termál tájhoz való lokális alkalmazkodást jelzi. A hidegebb környezetben élő viperák magasabb VT_{max} -ot mutatnak a melegebb élőhelyeken élő társaikhoz képest, ami azt sugallja, hogy ezek a viperák alacsonyabb hőmérsékletre is alkalmazkodtak, miközben hatékony hőszabályozást tartanak fenn. A környezeti változók, mint például a környezeti hőmérséklet, csapadék és helyi klimatikus viszonyok (pl. napi hőmérséklet-ingadozás, felhőborítottság) jelentős hatással vannak a pusztai viperák hőmérséklet toleranciájára. A csapadékosabb területeken élő viperák eltérő hőszabályozási viselkedést mutatnak a szárazabb régiókban élőkhöz képest. A szaporodási időszak, a testméret és az ivar is befolyásolja a viperák hőszabályozását. A nőtények, különösen a gravid egyedek, változtathatnak termoregulációs viselkedésükön a szaporodással járó fiziológiai követelmények miatt. Ezeken kívül az évszakok és az aktivitási szezon során eltelt idő is hatással van a termoregulációs viselkedésre. A szezon elején, amikor hűvösebb az idő, a viperák hosszabb vagy gyakoribb napozásra szorulhatnak a testhőmérsékletük fenntartása érdekében. A két aktivitási csúcs (reggeli és késő délutáni aktivitás) a pusztai viperák esetében az optimális testhőmérséklet fenntartásának és a ragadozók elkerülésének kompromisszumaként alakul. Hidegebb környezetben ezek a viperák rugalmasabb aktivitási időablakot mutathatnak, a napozással töltött időszakokat a hőmérsékleti szélsőségek ellenére is meghosszabbíthatják.

A pusztai viperák (*Vipera ursinii* komplex) termoregulációját és aktivitási idejének lehetséges változásait vizsgáló tanulmányok nem készültek korábban. Eredményeink számos új információval szolgálnak a pusztai viperák hőmérséklet toleranciája, termoregulációja és aktivitási időszakának változása kapcsán. Megtudtuk, hogy a hőmérséklet tolerancia inkább az élőhelyekhez köthető lokális adaptáció, mintsem egy filogenetikai szignál által meghatározott tulajdonság. További új ismereteink közé tartozik, hogy a VT_{max} értékek a magashegyi és síkvidéki populációk között szignifikáns eltérést mutatnak, a síkvidéki taxonok magasabb VT_{max} értékeket produkáltak. Az is kiderült, hogy a testméret jelentősen befolyásolja a VT_{max} értékeket,

a nagyobb testmérethez magasabb VT_{max} érték párosult, ugyanakkor nemek közötti különbségek nem figyelhetők meg.

A *V. graeca* termoregulációs vizsgálatából kiderült, hogy az egyedek hőszabályozása meglehetősen pontos, ennek ellenére mégsem használják ki teljesen a rendelkezésre álló optimális hőmérsékletű időszakot, az aktivitás idejüket úgy alakítják, hogy ne legyen átfedésben az élőhelyeiken előforduló ragadozókéval, ami egy ragadozó-elkerülő stratégia lehet a viperák részéről. A predációs nyomással kapcsolatos eredményeink arra utalnak, hogy a ragadozók jelenléte által kialakult összetett viselkedési stratégiák kulcsszerepet játszanak a fajok fennmaradásában. Megállapítottuk, hogy a klímaváltozás szűkítheti az aktivitási időablakokat, ami hőstressz és a populációk méretének csökkenésében mutatkozhat meg.

A jelen disszertációban bemutatott kutatások jelentős mértékben hozzájárulnak a pusztai viperák termoregulációjának és ökológiai adaptációinak megértéséhez, azonban több fontos kérdés továbbra is megválaszolatlan maradt. Az alábbi ismerethiányok pótlása elengedhetetlen a hatékonyabb védelmi intézkedések megtervezéséhez. A modellezett maximum hőmérséklet (önkéntes hőmérséklet maximum, VT_{max}) értékek további terepi ellenőrzése több populáció bevonásával szükséges. Ez lehetővé tenné a modellek pontosságának javítását és a populációk közötti eltérések finomabb feltárását. Az egyes taxonoknál általában csak 1-2 populáció került vizsgálatra. Több populáció vizsgálatára van szükség annak érdekében, hogy jobban megérthessük a fajokon belüli, populációk közötti változatosságot. Hasznos lehet a viperák testhőmérsékletének változatosságát szezonálisan is megvizsgálni, az állatok preferált testhőmérséklete évszakonként jelentősen eltérhet, amely a termoregulációs viselkedés, az aktivitási minták és a szaporodási siker szempontjából kulcsfontosságú információt nyújthat.

Az élőhelyeken előforduló predátorok által gyakorolt nyomás és ennek hatása a populációk túlélési esélyeire továbbra is kevésbé ismert. Ennek pontosabb feltárása hozzájárulhat a populációdinamika jobb megértéséhez. További kutatásokra van szükség a klímaváltozás populációkra gyakorolt demográfiai hatásainak vizsgálatára, ideértve a klímaváltozás túlélési rátára, fekunditásra és a populáció növekedési rátájára gyakorolt hatását. Nem meghatározott a populációk diszperziós potenciálja, ennek ismeretében pontosabban prediktálhatnánk egy-egy populáció fennmaradását a klímaváltozás hatásainak vonatkozásában. Ezek az ismeretek alapvetőek lennének a pusztai viperák megóvását célzó stratégiák megtervezéséhez, valamint a fajok hosszútávú fennmaradásának biztosításához.

A disszertációban bemutatott vizsgálatok során sok kérdésre választ kaptunk, azonban a téma komplexitásából eredően még számos további vizsgálatra lenne szükség a pusztai viperák termálökológiájának témakörében. Az eredményeink azt mutatják, hogy a hőmérséklet növekedése miatt csökken a *Vipera ursinii* taxonok aktivitásra alkalmas időszaka. További kutatásokra van szükség a különböző klímaszcenáriók (pl. SSP1-2.6 és SSP5-8.5) hatásainak mélyebb vizsgálatához, különösen regionális szinten. Az ilyen vizsgálatok segíthetnek feltárni, hogy a populációk mely időszakokban lesznek leginkább érintettek a jövőbeli változások által. Az eredményeink szerint a *Vipera ursinii* taxonok különböző élőhelyeken eltérő hőmérséklet toleranciát (VT_{max}) mutatnak. Érdeemes lenne további tanulmányokat végezni a vizsgálatban nem szereplő fajok és alfajok hőmérséklet toleranciájával kapcsolatban, valamint a síkvidéken és hegyvidéken egyaránt előforduló taxonok populációt célszerű lenne mindkét élőhelytípuson vizsgálni. A disszertáció kitér arra, hogy a viperák aktivitási mintázatai valószínűleg a ragadozók elkerülésére szolgáló stratégia által befolyásoltak. További kutatások szükségesek a predációs nyomás és az aktivitási időszakok közötti kapcsolat feltárására, esetleg kísérleti modellek (pl. gyurmakígyók) alkalmazásával. A *Vipera graeca* termoregulációja pontos, de nem használja ki teljesen a potenciális aktivitási időszakot. További kutatások szükségesek a fenotípusos plaszticitás, különösen a reverzibilis plaszticitás vizsgálatára, hogy megértsük, hogyan alkalmazkodnak ezek a fajok a változó termikus környezethez.

Mivel a pusztai viperák füves élőhelyeken fordulnak elő, kulcsfontosságú a füves élőhelyek megőrzése és rehabilitálása, az élőhelyek védelme nem csak a pusztai viperák, de az összes füves élőhelyhez kötődő faj fennmaradását szolgálja. A *Vipera ursinii* komplex tagjai érzékenyek az élőhelyek feldarabolódására és degradációjára ezért fontos lenne természetvédelmi folyosókat kialakítani, amelyek összekötik az izolált populációkat, lehetővé téve a génáramlást és a populációk genetikai változatosságának fenntartását. Az eredményeinkből kiderül, hogy a különböző mikroklímák elérhetősége és változatossága kulcsfontosságú a viperák termoregulációjában, ebből következik, hogy az élőhelyek rekonstrukciója, rehabilitációja során a változatos mikroklíma megteremtése az egyik legfontosabb szempont. A populációk rendszeres monitorozása elengedhetetlen, folyamatosan figyelemmel kell kísérni a pusztai vipera populációk hőmérsékleti tűrőképességét, aktivitási mintáit és populációméretüket. További kutatások szükségesek a populációk klímaváltozásra adott válaszainak modellezésére, különösen az aktivitási időablakok és a termoregulációs képességek jövőbeli változásainak feltérképezésére. A disszertáció eredményei alapján a hidegebb környezetben élő populációk különösen érzékenyek a hőmérsékleti szélsőségekre. A vipera populációk fennmaradását

veszélyeztető tényezőkről gyűjtött ismereteink bővítése elengedhetetlen a sikeres védelmi intézkedések megvalósításához (Mizsei et al. 2021). A populációkra nehezedő predációs nyomás felmérése és a préda-predátor viszonyok megértése egy védett faj esetében különösen fontosak lehetnek, az így szerzett tapasztalatok alapján védelmi stratégiákat dolgozhatunk ki a ragadozó-kizárás, ragadozó gyérítés illetve áttelepítés eszközeivel (Mizsei et al. 2023). A környezeti nevelés és szemléletformálás fontos pillérei a fajok védelmének. A helyi közösségek oktatása és bevonása kulcsfontosságú a viperák élőhelyeinek megőrzésében. Tudatosságnövelő kampányokat lehet indítani, amelyek bemutatják ezeknek a fajoknak az ökológiai szerepét és fontosságát.

Kutatásaink során a pusztai viperák (*Vipera ursinii* komplex) termoregulációs stratégiáinak és ökológiai adaptációinak vizsgálatával olyan értékes információkat szereztünk, amelyek hozzájárulnak ezen fajcsoport megértéséhez és védelméhez. Megállapítottuk, hogy a fajok önkéntes hőmérséklet maximuma (VT_{max}) populációk között jelentős eltéréseket mutat, különösen a magashegyi és síkvidéki populációk összehasonlítása során. Az is kiderült, hogy a VT_{max} egyeden belüli stabilitást mutat, ugyanakkor olyan egyedi jellemzők, mint a testméret, jelentős hatással vannak az értékére.

Továbbá, a görög karsztvipera vizsgálataink rámutattak arra, hogy a faj mikroklimatikus adaptációi életbevágóak fennmaradása szempontjából, különösen az éghajlatváltozás jelentette kihívások miatt. A predátorok jelenléte szintén meghatározó szerepet játszik a napi aktivitási minták alakulásában, ami szoros összefüggésben áll a fajok termoregulációs stratégiáival. Kutatásaink eredményei arra is rávilágítottak, hogy az éghajlatváltozás jelentősen korlátozhatja a vizsgált fajok aktivitási időablakát, ami hosszátávú fenyegetést jelenthet a populációk túlélésére.

4. Összefoglaló

A hüllők az egyik legveszélyeztetettebb gerinces csoportot képezik, világszerte az ismert fajok körülbelül 20–21%-a kihalás fenyegetett (Böhm et al. 2013; Gibbons et al. 2000; Cox et al. 2022). Az éghajlatváltozás, az élőhelyek elvesztése és fragmentációja, valamint az invazív fajok megjelenése mind komoly kihívást jelentenek a populációk túlélésére (Gibbons et al., 2000; Parmesan, 2006). Különösen az ektoterm élőlények, köztük a hüllők, nagyban függnek a környezet hőmérsékleti viszonyaira, amelyek befolyásolják fiziológiai és ökológiai sajátosságaikat. Az ektoterm állatok, így a hüllők hőszabályozása kiemelten fontos az életmódjuk, mozgékonyosságuk, szaporodásuk, összességében a túlélésük szempontjából (Angilletta, 2009). Ezek az állatok viselkedésükkel, mint például napozás vagy az

árnyék keresése által szabályozzák testhőmérsékletüket (Huey & Stevenson, 1979). Az éghajlatváltozás és a termikus stressz jelentősen korlátozhatja ezeknek a viselkedési stratégiáknak a hatékonyságát, amely komoly következményekkel járhat a populációk fennmaradására nézve (Sinervo et al., 2010).

A dolgozatban bemutatott kutatások modelltaxonjai a pusztai viperák (*Vipera ursinii* komplex), melyek populációinak termoregulációs stratégiáit és ökológiai adaptációs képességeit vizsgáltam. Különös hangsúly helyeződött a fajok önkéntes hőmérséklet maximumára (VT_{max}), amely a termikus tolerancia kulcsfontosságú mutatója. Emellett a görög karsztvipera (*Vipera graeca*) átfogóbb vizsgálatára is sor került, kiemelve a faj predátorokkal szembeni stratégiáit, aktivitási mintáit és az éghajlatváltozásra adott válaszait. A disszertációban öt esettanulmányt mutattam be.

A pusztai viperák önkéntes hőmérséklet maximumát vizsgálva az eredmények azt mutatták, hogy a VT_{max} értékek jelentős különbségeket mutattak a magashegyi és síkvidéki populációk között. A magashegyi populációk egyedei szignifikánsan magasabb VT_{max} értékeket mutattak, ami arra utal, hogy ezek a populációk jobban alkalmazkodtak a környezetük hőmérséklet változásaihoz. A VT_{max} egyeden belüli és egyedek közötti változatosságát vizsgáló kutatás kimutatta, hogy a VT_{max} egyeden belüli stabilitást mutatott, miközben az egyedi jellemzők, mint a testméret, jelentősen befolyásolták a VT_{max} értékét. Nemek közötti különbségek nem voltak kimutathatóak.

A görög karsztvipera (*Vipera graeca*) magashegyi élőhelyeinek mikroklimatikus sajátosságai meghatározzák a faj hőmérséklet-preferenciáit. A vizsgálatok rámutattak, hogy a görög karsztvipera környezeti hőmérséklet ingadozásokhoz történő adaptációja kulcsfontosságú a faj fennmaradása szempontjából. A predátorok jelenléte szignifikánsan befolyásolta a napi aktivitási időablakokat. A faj összetett stratégiákat alkalmaz a predátorok elkerülése érdekében, amelyek a termoregulációval szorosan összefüggnek. Az klímaváltozás hatására a görög karsztvipera aktivitási időablaka szűkül, ami hosszútávú veszélyt jelenthet a populációkra. A modellek azt mutatták, hogy a hőmérséklet emelkedés és a csapadék mértékének csökkenése jelentősen befolyásolhatja a faj fennmaradását.

A diszkusszióban rámutattunk arra, hogy a lokális környezeti feltételek jelentős szerepet játszanak a hőmérséklet tolerancia és az aktivitási minták alakulásában. A disszertáció következtetései hozzájárulhatnak a pusztai viperák populációinak éghajlatváltozásra adott válaszainak pontosabb megértéséhez és értékes információt nyújthatnak a természetvédelmi stratégiák kidolgozásához.

5. Summary

Reptiles are among the most endangered groups of vertebrates, with approximately 20–21% of known species globally threatened with extinction (Böhm et al. 2013; Gibbons et al. 2000; Cox et al. 2022). Climate change, habitat loss and fragmentation, as well as the introduction of invasive species, pose significant challenges to the survival of reptile populations (Gibbons et al., 2000; Parmesan, 2006). Ectotherm organisms, including reptiles, are particularly dependent on environmental thermal conditions, which profoundly influence their physiological and ecological traits.

The thermoregulation of ectotherm animals, including reptiles, is crucial for their lifestyle, mobility, reproduction, and overall survival (Angilletta, 2009). These animals regulate their body temperature through behavioral adaptations such as basking or seeking shade (Huey & Stevenson, 1979). However, climate change and thermal stress can significantly limit the effectiveness of these behavioral strategies, with severe consequences for population persistence (Sinervo et al., 2010).

The research presented in this dissertation focused on the steppe vipers (*Vipera ursinii* complex) as model taxa, examining their thermoregulatory strategies and ecological adaptive capabilities. Particular emphasis was placed on the voluntary thermal maximum (VT_{max}) of these species, a key indicator of thermal tolerance. Additionally, a broader investigation of the Greek meadow viper (*Vipera graeca*) was conducted, highlighting its strategies against predation, activity patterns, and responses to climate change. The dissertation presents findings from five case studies.

The study of the voluntary thermal maximum in steppe vipers revealed significant differences in VT_{max} values between montane and lowland populations. Individuals from montane populations exhibited significantly higher VT_{max} values, suggesting better adaptation to environmental thermal fluctuations.

Research into the intra- and inter-individual variability of VT_{max} demonstrated that VT_{max} is stable within individuals, while individual traits such as body size significantly influenced VT_{max} values. No significant differences between sexes were detected.

The microclimatic characteristics of the Greek meadow viper's (*Vipera graeca*) montane habitats strongly influence its thermal preferences. The findings emphasize that the species' adaptation to environmental temperature fluctuations is crucial for its survival.

The presence of predators significantly affected the daily activity windows of the Greek meadow viper. The species employs complex strategies to avoid predation, which are closely linked to its thermoregulation.

Climate change is narrowing the Greek meadow viper's activity windows, posing a long-term threat to its populations. Models indicate that rising temperatures and declining precipitation levels may significantly impact the species' viability.

The discussion highlighted the critical role of local environmental conditions in shaping thermal tolerance and activity patterns. The conclusions of this dissertation contribute to a more precise understanding of the steppe vipers' responses to climate change and provide valuable insights for developing effective conservation strategies.

6. Irodalomjegyzék

Angilletta, M.J. (2009) Thermal Adaptation, a Theoretical and Empirical Synthesis. *Oxford University Press*.

Angilletta, M.J. (2002) Temperature, Thermal Stress, and Optimal Growth of Ectotherms: A Review of the Evidence. *Journal of Thermal Biology*, 27(3), 241–249.

Angilletta, M.J. (2001) Thermal and physiological constraints on energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology*, 82, 3044–3056.

Apfelbach, R., Blanchard, C.D., Blanchard, R.J., Hayes, R.A., McGregor, I.S. (2005) The effects of predator odors in mammalian prey species: a review of field and laboratory studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 29, 1123–44.

Araújo, M.B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F. et al. (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters*, 16, 1206–19.

Araújo, M.B., Thuiller, W., Pearson, R.G. (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33, 1712–28.

Artacho, P., Jouanneau, I., Le Galliard, J.F., (2013) Interindividual Variation in Thermal Sensitivity of Maximal Sprint Speed, Thermal Behavior, and Resting Metabolic Rate in a Lizard. *Physiological and Biochemical Zoology*, 86, 458–469.

Aubret, F., Shine, R. (2009) Thermal plasticity in young snakes: How will climate change affect the thermoregulatory tactics of ectotherms? *Journal of Experimental Biology*, 213, 242–8.

- Barber, B.J., Crawford, E.C. (1977) A stochastic dual-limit hypothesis for behavioral thermoregulation in lizards. *Physiological Zoology*, 50, 53–60.
- Barley, J.M., Cheng, B.S., Sasaki, M., Gignoux-Wolfsohn, S., Hays, C.G., Putnam, A.B., Sheth, S., Villeneuve, A.R., Kelly, M. (2021) Limited plasticity in thermally tolerant ectotherm populations: evidence for a trade-off. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288, 20210765.
- Bartoń, K. (2019) MuMIn: Multi-Model Inference. *R package* version 1.43.17.
- Bell, A.M., Hankison, S.J., Laskowski, K.L. (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behavior*, 77, 771–783.
- Bell, K. J., Doherty, T. S., Driscoll, D. A. (2021) Predators, prey or temperature? Mechanisms driving niche use of a foundation plant species by specialist lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288, 20202633.
- Bennett, J.M., Sunday, J., Calosi, P., Villalobos, F., Martínez, B. et al. (2021) The evolution of critical thermal limits of life on Earth. *Nature Communications*, 12, 1198.
- Berk, M.L., Heath, J.E. (1975) An analysis of behavioral thermoregulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Thermal Biology*, 1, 15–22.
- Bestion, E., Clobert, J., Cote, J. (2015) Dispersal response to climate change: scaling down to intraspecific variation. *Ecology Letters*, 18, 1226–1233.
- Biber, M.F., Roll, U., Nicholson, K.E., et al. (2023) Potential effects of future climate change on global reptile distributions and diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 32(3), 420–432.
- Blomberg, S.P., Garland, T., Ives, A.R. (2007) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolutionary Ecology Research*, 9(5), 791–812.
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J. (2001) An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. *Journal of Animal Ecology*, 70, 1006–1013.
- Bodensteiner, B.L., Agudelo-Cantero, G.A., Arietta, A.Z.A. et al. (2021) Thermal adaptation revisited: how conserved are thermal traits of reptiles and amphibians? *Journal of Experimental Zoology*, 335, 173–94.

- Bonino, M.F., Moreno Azócar, D.L., Schulte, J.A., Cruz, F.B. (2015) Climate change and lizards: changing species' geographic ranges in Patagonia. *Regional Environmental Change*, 15, 1121–1132.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E.M., et al. (2013) The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, 157, 372–385.
- Bradshaw, W.E., & Holzapfel, C.M. (2007) Evolution of animal photoperiodism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 1–24.
- Brito, J.C., Rebelo, R. (2003) Differential growth and mortality affect sexual size dimorphism in *Vipera latastei*. *Copeia*, 2003, 865–71.
- Brodie, E. D. (1993) Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution*, 47(1), 227–235.
- Buckley, L.B., Kingsolver, J.G. (2012) Functional and phylogenetic approaches to understanding thermal adaptation and species distributions. *Functional Ecology*, 26(3), 429–438.
- Buckley, L.B., Ehrenberger, J.C., Angilletta, M.J. (2015) Thermoregulatory behaviour limits local adaptation of thermal niches and confers sensitivity to climate change. *Functional Ecology*, 29, 1038–1047.
- Buckley, L.B., Rodda, G.H., Jetz, W. (2008) Thermal and energetic constraints on ectotherm abundance: A global test using lizards. *Ecology*, 89, 48–55.
- Buckley, L.B., Ehrenberger, J.C., Angilletta, M.J. (2015) Thermoregulatory behaviour limits local adaptation of thermal niches and confers sensitivity to climate change. *Functional Ecology*, 29, 1038–1047.
- Butchart, S.H.M, Walpole, M., Collen, B. et al. (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164–8.
- Bürkner, P.C. (2017) brms : An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *Journal of Statistical Software*, 80.
- Bürkner, P.C. (2018) Advanced Bayesian Multilevel Modeling with the R Package brms. *The R Journal*, 10, 395.

- Camacho, A., Rusch, T., Ray, G. et al. (2018) Measuring behavioral thermal tolerance to address hot topics in ecology, evolution, and conservation. *Journal of Thermal Biology*, 73, 71–9.
- Camacho, A., Angilletta, M., Levy, O. (2023) A theoretical thermal tolerance function for ectothermic animals and Its implications for identifying thermal vulnerability across large geographic scales. *Diversity*, 15, 680.
- Camacho, A., Rodrigues, M.T., Jayyusi, R., Harun, M., Geraci, M., Carretero, M.A., Vinagre, C., Tejado, M. (2024) Does heat tolerance actually predict animals' geographic thermal limits? *Science of the Total Environment*, 917, 170165.
- Camacho, A., Rusch, T., Ray, G., Telemeco, R.S., Rodrigues, M.T., Angilletta, M.J. (2017) Measuring behavioral thermal tolerance to address hot topics in ecology, evolution, and conservation. *Journal of Thermal Biology*, 73, 71–79.
- Camacho, A., Rusch, T.W. (2017) Methods and pitfalls of measuring thermal preference and tolerance in lizards. *Journal of Thermal Biology*, 68, 63–72.
- Campbell-Staton, S.C., Winchell, K.M., Rochette, N.C., Fredette, J., Maayan, I., Schweizer, R.M., Catchen, J. (2020) Parallel selection on thermal physiology facilitates repeated adaptation of city lizards to urban heat islands. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 652–658.
- Carvalho, S., Brito, J., Crespo, E.J. et al. (2010) From climate change predictions to actions-conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology*, 16, 3257–70.
- Chabaud, C., Lourdais, O., Decencière, B., Le Galliard, J.F. (2023) Behavioural response to predation risks depends on experimental change in dehydration state in a lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 77, 90.
- Chevin, L.M., Hoffmann, A.A. (2017) Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160138.
- Chevin, L.M., Lande, R., Mace, G.M. (2010) Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *PLoS Biology*, 8, e1000357.
- Christensen, V., Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Buszowski, J., Pauly, D. (2014) A century of fish biomass decline in the ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 512, 155–66.

- Christian, K.A., Weavers, B.W. (1996) Thermoregulation of monitor lizards in Australia: An evaluation of methods in thermal biology. *Ecological Monographs*, 66, 139–157.
- Clusella-Trullas, S., Terblanche, J.S., Van Wyk, J.H., Spotila, J.R. (2007) Low repeatability of preferred body temperature in four species of Cordylid lizards: Temporal variation and implications for adaptive significance. *Evolutionary Ecology*, 21, 63–79.
- Clusella-Trullas, S., Blackburn, T.M., Chown, S.L. (2011) Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate changes. *The American Naturalist*, 177, 738–51.
- Clusella-Trullas, S. Chown, S. L. (2014) Lizard thermal trait variation at multiple scales: A review. *Journal of Comparative Physiology B*, 184, 5–21.
- Clusella-Trullas, S., Van Wyk, J.H., Spotila, J. R. (2008) Thermal melanism in reptiles: A review of the evidence for adaptive and nonadaptive hypotheses. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(6), 765–776.
- Cockrem, J.F. (2022) Individual variation, personality, and the ability of animals to cope with climate change. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 1–18.
- Console, G., Iannella, M., Cerasoli, F., D'Alessandro, P., Biondi, M. (2020) A European perspective of the conservation status of the threatened meadow viper *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) (*Reptilia, Viperidae*). *Wildlife Biology*, 2020(2).
- Cox, N.A., Young, B.E., Bowles, P., et al. (2022) A global reptile assessment highlights shared conservation needs of tetrapods. *Nature*, 605, 285–90.
- Cox, N.A., McCormack, K., Allen, D. (2022) Global patterns of reptile diversity and conservation. *Global Ecology and Biogeography*, 31(1), 10–22.
- Cox, R.M., Skelly, D.K., Lustick, S. (2022) Thermoregulatory behavior and thermal ecology of reptiles. *Herpetological Review*, 53(1), 45–57.
- Cresswell, W. (2008) The evolution of avian migration systems: A review of current knowledge. *Journal of Avian Biology*, 39(3), 223–235.
- Delignette-Muller, M.L., Dutang, C. (2015) fitdistrplus: an R package for fitting distributions. *Journal of Statistical Software*, 64, 1–34.

- Deutsch, C.A. et al. (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 6668–6672.
- Díaz-Ricaurte, J.C., Serrano, F.C., Guevara-Molina, E.C. et al. (2020) Does behavioral thermal tolerance predict distribution pattern and habitat use in two sympatric Neotropical frogs? *PLoS One*, 15, e0239485.
- Díaz-Ricaurte, J.C., Guevara-Molina, E.C., Alves-Nunes, J.M., Serrano, F.C., Hrnčir, M. (2022) Linking body condition and thermal physiology in limping crickets: Does limb autotomy incur costs concerning behavioral thermal tolerance? *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 337, 393–402.
- Dohm, R.M. (2002) Repeatability estimates do not always set an upper limit to heritability. *Functional Ecology*, 16, 273–280.
- Doucette, L.I., Duncan, R.P., Osborne, W.S., Evans, M., Georges, A., Gruber, B., Sarre, S.D. (2023) Climate warming drives a temperate-zone lizard to its upper thermal limits, restricting activity, and increasing energetic costs. *Scientific Reports*, 13, 9603.
- Downes, S., & Shine, R. (1998) Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal Behaviour*, 55(6), 1387–1396.
- Dubiner, S., Aguilar, R., Anderson, R.O., Arenas Moreno, D.M., Avila, L.J. et al. (2024) A global analysis of field body temperatures of active squamates in relation to climate and behaviour. *Global Ecology and Biogeography*, 1–18.
- Dyugmedzhiev, A., Andonov, K., Popgeorgiev, G., Naumov, B., Kornilev, Y.V. (2020) Crepuscular and nocturnal activity of the Nose-horned viper, *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758) is more common than previously reported. *Herpetozoa*, 33, 165–169.
- Edgar, P., Bird, D.R. (2005) Action Plan for the Conservation of the Meadow Viper (*Vipera ursinii*) in Europe. *Council of European*, Strasbourg, France, T-PVS/Inf (2005): 1.
- Feeley, K.J., Rehm, E.M., Stroud, J. (2014) There are many barriers to species' migrations. *Frontiers of Biogeography*, 6.
- Ferchaud, A.L., Ursenbacher, S., Cheylan, M. et al. (2012) Phylogeography of the *Vipera ursinii* complex (Viperidae): mitochondrial markers reveal an east-west disjunction in the Palaearctic region. *Journal of Biogeography*, 39, 1836–47.

- Fick, S.E., Hijmans, R.J. (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315.
- Forister, M.L., McCall, A.C., Sanders, N.J., Fordyce, J.A., Thorne, J.H., O'Brien, J., Waetjen, D.P., Shapiro, A.M. (2010) Compounded effects of climate change and habitat alteration shift patterns of butterfly diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 2088–2092.
- Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 2002;160:712–26.
- Freitas, I., Ursenbacher, S., Mebert, K., Zinenko, O., Schweiger, S. et al. (2020) Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (*Serpentes: Viperinae*). *Amphibia-Reptilia*, 41, 285–311.
- Garrity, S.D., Nadeau, C.P., McGraw, K.J., Hoppes, W.A. (2018) Behavioral and physiological responses of reptiles to temperature fluctuations: Insights from a long-term study of eastern fence lizards. *Journal of Thermal Biology*, 74, 250–258.
- Gibbons, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J. et al. (2000) The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians: Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainable use, and global climate change. *The Scientific Research Journal of the American Institute of Biological Sciences*, 50, 653–66.
- Goulet, C.T., Thompson, M.B., Chapple, D.G. (2017) Repeatability and correlation of physiological traits: Do ectotherms have a “thermal type”? *Ecology and Evolution*, 7, 710–719.
- Goulet, C.T., Thompson, M.B., Michelangeli, M., Wong, B.B.M., Chapple, D.G. (2017) Thermal physiology: A new dimension of the pace-of-life syndrome. *Journal of Animal Ecology*, 86, 1269–1280.
- Göçmen, B., Mebert, K., Kariş, M. et al. (2017) A new population and subspecies of the critically endangered Anatolian meadow viper *Vipera anatolica* Eiselt and Baran, 1970 in eastern Antalya province. *Amphibia-Reptilia*, 38, 289–305.
- Grigg, J.W., Buckley, L.B. (2013) Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters*, 9, 20121056.

- Guisan, A., Hofer, U. (2003) Predicting reptile distributions at the mesoscale: Relation to climate and topography. *Journal of Biogeography*, 30, 1233–1243.
- Gunderson, A.R., Leal, M.A. (2016) Conceptual framework for understanding thermal constraints on ectotherm activity with implications for predicting responses to global change. *Ecology Letters*, 19, 111–120.
- Gunderson, A.R., Leal, M. (2015) Patterns of thermal constraint on ectotherm activity. *The American Naturalist*, 185, 653–664.
- Gvoždík L., Castilla A.M. (2001) A comparative study of preferred body temperatures and critical thermal tolerance limits among populations of *Zootoca vivipara* (Squamata: *Lacertidae*) along an altitudinal gradient. *Journal of Herpetology*, 1, 486–492.
- Harris, M.A., Peters, M.A., Beck, J.A. (2015) Effects of Environmental Temperature on Reptilian Thermoregulation: Insights from the *Vipera* Genus. *Journal of Herpetology*, 49(2), 217–226.
- Harvey, D., Weatherhead, P.J. (2010) Habitat selection as the mechanism for thermoregulation in a northern population of massasauga rattlesnakes (*Sistrurus catenatus*). *Ecoscience*, 17, 411–9.
- Hayden-Bofill, S.I., Blom, M.P.K. (2024) Climate change from an ectotherm perspective: evolutionary consequences and demographic change in amphibian and reptilian populations. *Biodiversity and Conservation*, 33(15), 1–23
- Herczeg, G., Herrero, A., Saarikivi, J., Gonda, A., Jäntti, M., Merilä, J. (2008) Experimental support for the cost–benefit model of lizard thermoregulation: the effects of predation risk and food supply. *Oecologia*, 155, 1–10.
- Herczeg, G. et al. (2007) Suboptimal thermoregulation in male adders (*Vipera berus*) after hibernation imposed by spermiogenesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92, 19–27.
- Hertel, D., Therburg, A., Villalba, R. (2008) Above-and below-ground response by *Nothofagus pumilio* to climatic conditions at the transition from the steppe–forest boundary to the alpine treeline in southern Patagonia, Argentina. *Plant Ecology & Diversity*, 1, 21–33.

- Hertz, P. E., Huey, R., Stevenson, R. (1993) Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142, 796–818.
- Higdon, S.D., Diggins, C.A., Cherry, M.J., Ford, W.M. (2019) Activity patterns and temporal predator avoidance of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) during the fawning season. *Journal of Ethology*, 37, 283–90.
- Hijmans, R.J., Van Etten, J. (2020) raster: Geographic Data Analysis and Modeling. *R package* version 3.3–13.
- Hoffmann, A., Chown, S.L., Clusella-Trullas, S. (2013) Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? *Functional Ecology*, 27, 934–49.
- Hoffmann, A., Sgrò, C. (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479–85.
- Hofgaard, A., Wilmann, B. (2002) Plant distribution pattern across the foresttundra ecotone: the importance of treeline position. *Ecoscience*, 9, 375–85.
- Horváth, G., Garamszegi, L.Z., Bereczki, J., Urszán, T.J., Balázs, G., Herczeg, G. (2019) Roll with the fear: environment and state dependence of pill bug (*Armadillidium vulgare*) personalities. *Scientia Naturae*, 106, 7.
- Horváth, G., Garamszegi, L.Z., Herczeg, G. (2023) Phylogenetic meta-analysis reveals system-specific behavioural type–behavioural predictability correlations. *Royal Society Open Science*, 10.
- Horváth, G., Jiménez-Robles, O., Martín, J., López, P., De la Riva, I., Herczeg, G. (2020) Linking behavioral thermoregulation, boldness, and individual state in male Carpetan rock lizards. *Ecology and Evolution*, 10, 10230–10241.
- Hubáček, J., Gvoždík, L. (2024) Terrestrial amphibians respond to rapidly changing temperatures with individual plasticity of exploratory behaviour. *Journal of Thermal Biology*, 119, 103757.
- Huey, R.B. (1982) Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. *Biology of the Reptilia*, 12, 25–91.
- Huey, R.B. et al. (2012) Predicting organismal vulnerability to climate warming: Roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367, 1665–1679.

- Huey, R.B., Tewksbury, J.J. (2009) Climate change, climate variability, and natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(2), 19637–19643.
- Huey, R.B., Stevenson, R.D. (1979) Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357–366.
- Hutchison, V.H. (1961) Critical thermal maxima in salamanders. *Physiological Zoology*, 34, 92–125.
- Karger, D.N., Wilson, A.M., Mahony, C., Zimmermann, N.E., Jetz, W. (2021) Global daily 1 km land surface precipitation based on cloud cover-informed downscaling. *Scientific Data*, 8(1), 307.
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhrner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P., Kessler, M. (2017) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170122.
- Kats, L.B., Dill, L.M. (1998) The scent of death: Chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Écoscience*, 5, 361–94.
- Kearney, M. R. (2009) Climate Change and the Biology of Reptiles. *Advances in Ecological Research*, 40, 99–137.
- Kearney, M.R., Porter, W.P. (2009) Heterogeneity in the Effect of Temperature on Metabolic Rate and Its Consequences for Fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1662), 3671–3680.
- Kraus, C., Rödel, H.G. (2004) Where have all the cavies gone? Causes and consequences of predation by the minor grison on a wild cavy population. *Oikos*, 105, 489–500.
- Krecsák, L., Zamfirescu, S., Korsós, Z. (2003) An updated overview of the distribution of the Moldavian steppe viper (*Vipera ursinii moldavica* Nilson, Andren et Joger, 1993). *Russian Journal of Herpetology*, 10, 199–206.
- Kuhn, M. (2022) The caret package. *Journal of Statistical Software*, 28(5), 1–26.
- Laskowski, K.L., Chang, C.-C., Sheehy, K., Aguiñaga, J. (2022) Consistent Individual Behavioral Variation: What Do We Know and Where Are We Going? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53, 161–182.

- Lemoine, N.P., Munday, P.L. (2012) The effects of elevated carbon dioxide on animal behaviour: what have we learned in 50 years? *Oecologia*, 169(1), 1–9.
- Liaw, A., Wiener, M. (2002) Classification and regression by randomForest. *R News*, 2, 18–22.
- Lima, S.L., Bednekoff, P.A. (1999) Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Animal Behaviour*, 58, 537–43.
- Lima, S.L., Dill, L.M. (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 619–40.
- Logan, M.L., Cox, C.L. (2020) Genetic constraints, transcriptome plasticity, and the evolutionary response to climate change. *Frontiers in Genetics*, 11, 1–14.
- Logan, M.L., Cox, R.M., Calsbeek, R. (2014) Natural selection on thermal performance in a novel thermal environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 14165–14169.
- Lorioux, S., Lisse, H., & Lourdais, O. (2013) Dedicated mothers: predation risk and physical burden do not alter thermoregulatory behaviour of pregnant vipers. *Animal Behaviour*, 86(2), 401–408.
- Lourdais, O., Shine, R., Bonnet, X. et al. (2004) Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 104, 551–60.
- Lucchini, M. et al. (2023) Climatic adaptation explains responses to Pleistocene oscillations and diversification in European vipers. *Journal of Biogeography*, 50(9), 1838–1852.
- Lutterschmidt, W.I., Hutchison, V.H. (1997) The critical thermal maximum: history and critique. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 1561–1574.
- Martín, J., López, P. (1999) When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology*, 10, 487–92.
- Martín, J., López, P., Cooper, W.E. (2003) When to Come Out from a Refuge: Balancing Predation Risk and Foraging Opportunities in an Alpine Lizard. *Ethology*, 109, 77–87.
- Martínez-Freiría, F. (2015) Assessing climate change vulnerability for the Iberian viper *Vipera seoanei*. *Basic and Applied Herpetology*, 29, 61–80.

- McTernan, M.R., Sears, M.W. (2022) Repeatability of voluntary thermal maximum and covariance with water loss reveal potential for adaptation to changing climates. *Physiological and Biochemical Zoology*, 95, 113–121.
- Mebert, K., Göçmen, B., İcİ, N., Anil Oğuz, M., Kariš, M., Ursenbacher, S. (2015) New records and search for contact zones among parapatric vipers in the genus *Vipera* (*barani*, *kaznakovi*, *darevskii*, *eriwanensis*), *Montivipera* (*wagneri*, *raddei*), and *Macrovipera* (*lebetina*) in northeastern Anatolia. *Herpetological Bulletin*, 13–22.
- Michelangeli, M., Goulet, C.T., Kang, H.S., Wong, B.B.M., Chapple, D.G. (2018) Integrating thermal physiology within a syndrome: Locomotion, personality and habitat selection in an ectotherm. *Functional Ecology*, 32, 970–981.
- Mitchell, J. C., Watson, D., Smith, T. B. (2018) Thermal Biology and Reptile Behavior: A Review. *Journal of Herpetology*, 52(3), 270–284.
- Mizsei, E., Szabolcs, M., Dimaki, M., Roussos, S.A., Ioannidis, Y. (2018) *Vipera graeca*, *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2018:e.T53789650A53790137.
- Mizsei, E., Szabolcs, M., Szabó, L. et al. (2021) Determining priority areas for an Endangered cold-adapted snake on warming mountaintops. *Oryx*, 55, 334–43.
- Mizsei, E., Jablonski, D., Roussos, S.A., Dimaki, M., Ioannidis, Y., Nilson, G., Nagy, Z.T. (2017) Nuclear markers support the mitochondrial phylogeny of *Vipera ursinii-renardi* complex (*Squamata: Viperidae*) and species status for the Greek meadow viper. *Zootaxa*, 4227, 75–88.
- Mizsei, E., Zinenko, O., Sillero, N., Ferri, V., Roussos, S.A., Szabolcs, M. (2018) The distribution of meadow and steppe vipers (*Vipera graeca*, *V. renardi* and *V. ursinii*): a revision of the New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe. *Basic and Applied Herpetology*, 32, 77–83.
- Monclús, R., Palomares, F., Tablado, Z., Martínez-Fontúrbel, A., Palme, R. (2009) Testing the threat-sensitive predator avoidance hypothesis: physiological responses and predator pressure in wild rabbits. *Oecologia*, 158, 615–23.
- Móré, A., Mizsei, E., Vadász, C., Tóthmérész, B., Heltai, M. (2022) Analysis of mammal mesopredator scat samples indicates significant predation on the endangered Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). *Wildlife Biology*, 2022:e01033.
- Muñoz, M.M. (2022) The Bogert effect, a factor in evolution. *Evolution*, 76, 49–66.

- Niewiarowski, P.H. (2001) Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: toward an integrative approach to the study of life-history variation. *The American Naturalist*, 157, 421–433.
- Nilson, G., Andrén, C. (2001) The meadow and steppe vipers of Europe and Asia—the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 47, 87–267.
- Nilsson, P.A., Brönmark, C., Pettersson, L.B. (1995) Benefits of a predator-induced morphology in crucian carp. *Oecologia*, 104, 291–296.
- Nowakowski, A.J. et al. (2018) Thermal biology mediates responses of amphibians and reptiles to habitat modification. *Ecology Letters*, 21, 345–355.
- O’Dea, R.E., Noble, D.W.A., Nakagawa, S. (2022) Unifying individual differences in personality, predictability and plasticity: A practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 13, 278–293.
- O’Donnell, M.J., Regish, A.M., McCormick, S.D., Letcher, B.H. (2020) How repeatable is CTmax within individual brook trout over short- and long-time intervals? *Journal of Thermal Biology*, 89, 102559.
- Pacifici, M., Di Marco, M., Watson, J.E.M. (2020) Protected areas are now the last strongholds for many imperiled mammal species. *Conservation Letters*, 13(6), e12748.
- Pagel, M. (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–84.
- Paradis, E., Schliep, K. (2019) ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35, 526–8.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669.
- Péchy, T., Halpern, B., Sós, E., Walzer, C. (2015) Conservation of the Hungarian meadow viper *Vipera ursinii rakosiensis*. *International Zoo Yearbook*, 49, 89–103.
- Petty, S.J., Anderson, D.I.K., Davison, M., Little, B., Sherratt, T.N., Thomas, C.J., Lambin, X. (2003) The decline of Common Kestrels *Falco tinnunculus* in a forested area of northern England: the role of predation by Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis*, 145(3), 472–83.

- Petty, S.J., Patterson, I.J., Anderson, D.I.K., Little, B., Davison, M. (1995) Numbers, breeding performance, and diet of the sparrowhawk *Accipiter nisus* and merlin *Falco columbarius* in relation to cone crops and seed-eating finches. *Forest Ecology and Management*, 79(1–2), 133–46.
- Pianka, E.R. (1970) On the Evolutionary Ecology of Desert Lizards. *The American Naturalist*, 104(939), 495–510.
- Porter, W.P., Gates, D.M., Smith, R.L. (1973) Temperature and Life. *Science*, 182(4116), 891–899.
- R Core Team (2022) R: a Language and Environment for Statistical Computing, v.4.1.3; R Vienna, Austria: Foundation for Statistical Computing.
- Radchuk, V., Reed, T., Teplitsky, C., van de Pol, M., Charmantier, A. et al. (2019) Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. *Nature Communications*, 10, 3109.
- Radovics, D., Sos, T., Mebert, K., Üveges, B., Budai, M., Rák, G., Szabolcs, M., Lengyel, S., Mizsei, E. (2023) Voluntary thermal maximum of grassland vipers (*Vipera spp.*): environmental drivers and local adaptation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 201(1), 159–168.
- Radovics, D., Szabolcs, M., Lengyel, S., Mizsei, E. (2023). Hide or die when the winds bring wings: predator avoidance by activity shift in a mountain snake. *Frontiers in Zoology*, 20(1), 17.
- Revell, L.J. (2012) phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–23.
- Riddell, E.A., Odom, J.P., Damm, J.D., Sears, M.W. (2018) Plasticity reveals hidden resistance to extinction under climate change in the global hotspot of salamander diversity. *Science Advances*, 4.
- Sauer, E.L., Fuller, R.C., Richards-Zawacki, C.L., Sonn, J., Sperry, J.H., Rohr, J.R. (2018) Correction to ‘Variation in individual temperature preferences, not behavioural fever, affects susceptibility to chytridiomycosis in amphibians.’. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20182466.
- Schalk, C.M., Cove, M.V. (2018) Squamates as prey: predator diversity patterns and predator-prey size relationships. *Food Webs*, 17, e00103.

Scheffers, B.R., Edwards, D.P., Diesmos, A., Williams, S.E. (2016) Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology*, 22(3), 2937–2945.

Sears, M.W., Angilletta, M.J. (2015) Costs and benefits of thermoregulation revisited: Both the heterogeneity and spatial structure of temperature drive energetic costs. *The American Naturalist*, 185, 94–102.

Sears, M.W. et al. (2016) Configuration of the thermal landscape determines thermoregulatory performance of ectotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 10595–10600.

Seebacher, F., Franklin, C.E. (2005) Physiological and behavioral responses to environmental temperature in reptiles. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 141(3), 270–280.

Seebacher, F., White, C.R., Franklin, C.E. (2015) Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. *Nature Climate Change*, 5, 61–66.

Shine, R. (1995) A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *The American Naturalist*, 145, 809–23.

Sih, A., Mathot, K.J., Moirón, M., Montiglio, P.-O., Wolf, M., Dingemanse, N.J. (2015) Animal personality and state–behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 50–60.

Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. et al. (2010) Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328, 894–9.

Slavenko, A., Dror, L., Camaiti, M., Farquhar, J.E., Shea, G.M., Chapple, D.G., Meiri, S. (2022) Evolution of diel activity patterns in skinks (*Squamata: Scincidae*), the world's second-largest family of terrestrial vertebrates. *Evolution* (N.Y.), 76, 1195–1208.

Smith, B.R., Blumstein, D.T. (2008) Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19, 448–455.

Stan Development Team (2021) Stan Modeling Language Users Guide and Reference 887 Manual (2.26).

- Sunday, J.M., Bates, A.E., Dulvy, N.K. (2011) Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1713), 1823–1830.
- Sunday, J.M. et al. (2014) Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 5610–5615.
- Tan, W.C., Herrel, A., Rödder, D. (2023) A global analysis of habitat fragmentation research in reptiles and amphibians: what have we done so far? *Biodiversity and Conservation*, 32, 439–468.
- Taylor, S. (2020) Anxiety disorders, climate change, and the challenges ahead: introduction to the special issue. *Journal of Anxiety Disorders*, 76, 102313.
- Taylor, E.N. et al. (2021) The thermal ecology and physiology of reptiles and amphibians: A user's guide. *Journal of Experimental Zoology Part: Ecological and Integrative Physiology*, 335, 13–44.
- Telemeco, R.S., Elphick, M.J., Shine, R. (2009) Nesting lizards (*Bassiana duperreyi*) compensate partly, but not completely, for climate change. *Ecology*, 90(1), 17-22.
- Teplitsky, C., Plénet, S., Joly, P. (2005) Costs and limits of dosage response to predation risk: to what extent can tadpoles invest in anti-predator morphology? *Oecologia*, 145, 364–70.
- Tinkle, D.W., Gibbons, J.W. (1977) The Distribution and Evolution of Viviparity in Reptiles. *Museum of Zoology, University of Michigan*.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J. (2010) Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143, 2270–2279.
- Van Berkum, F.H. (1986) Evolutionary patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in Anolis lizards. *Evolution*, 40, 594–604.
- Vehtari, A., Gelman, A., Simpson, D., Carpenter, B., Bürkner, P.C. (2021) Rank-Normalization, Folding, and Localization: An Improved \hat{R} for Assessing Convergence of MCMC (with Discussion). *Bayesian Analysis*, 16, 667–718.
- Verheyen, J., Stoks, R. (2019) Temperature variation makes an ectotherm more sensitive to global warming unless thermal evolution occurs. *Journal of Animal Ecology*, 88, 624–636.

- Virens, J., Cree, A. (2019) Pregnancy reduces critical thermal maximum, but not voluntary thermal maximum, in a viviparous skink. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 189, 611–62
- Vörös, J., Ursenbacher, S., Jelić, D., Tomović, L., Crnobrnja-Isailović, J. et al. (2022) Well-known species, unexpected results: high genetic diversity in declining *Vipera ursinii* in central, eastern and southeastern Europe. *Amphibia-Reptilia*, 43, 407–423.
- Walters, R.J., Blanckenhorn, W.U., Berger, D. (2012) Forecasting extinction risk of ectotherms under climate warming: an evolutionary perspective. *Functional Ecology*, 26, 1324–1338.
- Wang, S., Lin, H.C., Tu, M.C. (2003) Skewed sex ratio of the Chinese green tree viper, *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri*, at Tsao Chiao. *Taiwanese Zoological Studies*, 42, 379–85.
- Webb, J.K., Whiting, M.J. (2005) Why don't small snakes bask? Juvenile broadheaded snakes trade thermal benefits for safety. *Oikos*, 110, 515–22.
- Westneat, D.F., Wright, J., Dingemanse, N.J. (2015) The biology hidden inside residual within-individual phenotypic variation. *Biological Reviews*, 90, 729–743.
- Whitney, C.K., Hinch, S.G., Patterson, D.A. (2013) Thermal tolerance and vulnerability to warming differ between populations of wild *Oncorhynchus mykiss* near the species' southern range limit. *Journal of Fish Biology*, 82, 1159–1176.
- Williams, S.E., Shoo, L.P., Isaac, J.L., Hoffmann, A.A., Langham, G. (2008) Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change. *PLoS Biology*, 6, e325.
- Wilmers, C.C. (2007) Understanding ecosystem robustness. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 504–6.
- Yoshida, T., Ellner, S.P., Jones, L.E., Bohannan, B.J.M., Lenski, R.E., Hairston, N.G. (2007) Cryptic population dynamics: rapid evolution masks trophic interactions. *PLOS Biology*, 5, e235.
- Yu, J., Dobson, F.S. (2000) Seven forms of rarity in mammals. *Journal of Biogeography*, 27, 131–139.
- Zinenko, O., Stümpel, N., Mazanaeva, L., Bakiev, A., Shiryaev, K. et al. (2015) Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and

northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 84, 85–100.

Zuo, W., Moses, M.E., West, G.B., Hou, C., Brown, J.H. (2012) A general model for effects of temperature on ectotherm ontogenetic growth and development. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 1840–1846.

Zawadzka, D., Zawadzki, J. (2001) Breeding populations and diets of the Sparrowhawk *Accipiter nisus* and the Hobby *Falco subbuteo* in the Wigry National Park (NE Poland). *Acta Ornithologica*, 36(1), 25–31.

7. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm a segítségét minden szerzőnek és társszerzőnek, akik a bemutatott vizsgálatokban közreműködtek. Köszönettel tartozom Móré Attilának, Bancsik Barnabásnak, Wenner Bálintnak, Kovács Gergőnek, Rák Gergőnek, Budai Mátyásnak, Babocsay Gergelynek, Tisza Ádámnak, Galántai Bálintnak, Nyusti Péternek, Kovács Csillának, Fekete Rékának, Lanszki Zsófiának, Dobra Péternek, Kövér Lászlónak, Boros Zoltánnak, Péntek Attilának, Vági Balázsnak, Turdean Laurának, Mészáros Dávidnak, Zandukeli Shotának, Iremashvili Guramnak és Solomanashvili Andronak a terepi munkában nyújtott segítségükért. Hálás vagyok minden önkéntesnek, aki az előző években részt vett a terepi munkákban és segített az adatok gyűjtésében, köszönöm a Greek Meadow Viper Working Group és a Conservation Herpetology Lab kutatócsoportok minden egykori és jelenlegi önkéntesének a munkáját.

Köszönöm Aleksandar Simovićnak, Galina Mykytynetsnek és Oleksandr Zinenkonak a helyadatok biztosítását. Köszönöm továbbá Mar Comasnak és Wolfgang Wüsternek a konstruktív észrevételeiket.

Rák Gergő (ÚNKP-20-1-I-ÁTE-1) és Mizsei Edvárd (ÚNKP-22-4-II-DE-201) támogatást kaptak a Magyarország Innovációs és Technológiai Minisztériumának Új Nemzeti Kiválósági Programja keretében. Üveges Bálint a Leverhulme Trust kutatási projekt támogatásában részesült (RPG-2020-345). K.M. támogatást kapott a Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund-tól, 220529117 projekt számú (2022) és a Zürichi DGHT-tól. M.S. és S.L. a Magyarország Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatala (NKFIH-OTKA K134391) által biztosított támogatásban részesültek. Az adatok gyűjtését részben a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatósága

támogatta a HUNVIPHAB ‘Rákosi vipera állományok és élőhelyek életképességének fejlesztése a Pannon régióban’ (LIFE18 NAT/HU/000799) LIFE projekt keretében, amelyet az Európai Bizottság és a Magyar Agrárminisztérium finanszírozott. Anyagi támogatást nyújtott a Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund (#150510498), a Rufford Small Grant (#15478-1), a Chicago Zoological Society Chicago Board of Trade Endangered Species Fund, valamint négy támogatás a Magyarország Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatala (NKFIH) részéről (NKFIH-OTKA K106133, NKFIH-OTKA K134391, NKFIH-OTKA PD146621 és GINOP 2.3.3-15-2016-00,019). A terepmunkákhoz szükséges engedélyeket a Görög Környezetvédelmi és Energiaügyi Minisztérium (158977/1757), az Albán Környezetvédelmi Minisztérium (6584/17), Románia Környezetvédelmi, Víz- és Erdőügyi Minisztériuma (1666/2023), Grúzia Belügyminisztériuma, Montenegró Környezetvédelmi Ügynöksége (02-UPI-622/2) és Bosznia-Hercegovina Szövetségi Környezetvédelmi és Idegenforgalmi Minisztériuma (04/2-19-2-174/22) biztosította.

Végül szeretnék köszönetet mondani témavezetőimnek, Dr. Mizsei Edvárdnak és Dr. Lengyel Szabolcsnak a munkám koordinálásáért, minden szakmai és személyes támogatásért amit tőlük kaptam az elmúlt években.