



A görög karsztvipera (*Vipera graeca*) bizonyíték-alapú védelmét megalapozó multidiszciplináris kutatások

Mizsei Edvárd





1949

A görög karsztvipera (*Vipera graeca*) bizonyíték-alapú védelmét megalapozó multidiszciplináris kutatások

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Mizsei Edvárd

Témavezetők:
Dr. Lengyel Szabolcs
Dr. Tóthmérész Béla

Debreceni Egyetem
Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2022

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács a 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, 2022. március 16.

Mizsei Edvárd

Tanúsítom, hogy **Mizsei Edvárd** doktorjelölt 2017-2021 között a fent megnevezett Doktori Iskola Kvantitatív és teresztris ökológia programja keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenysége meghatározóan hozzájárult.

Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2022. március 16.

Dr. Lengyel Szabolcs

Tanúsítom, hogy **Mizsei Edvárd** doktorjelölt 2017-2021 között a fent megnevezett Doktori Iskola Kvantitatív és teresztris ökológia programja keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenysége meghatározóan hozzájárult.

Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2022. március 16.

Dr. Tóthmérész Béla

A görög karsztvipera (*Vipera graeca*) bizonyíték-alapú védelmét megalapozó multidiszciplináris kutatások

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a Környezettudomány tudományágában

Írta: **Mizsei Edvárd** okleveles biológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája
Kvantitatív és teresztis ökológia doktori programja keretében

Témavezetők: Dr. Lengyel Szabolcs,
Dr. Tóthmérész Béla

Az értekezés bírálói: Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:
elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.
Dr.
Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2022.

Tartalom

1. Bevezetés	6
1.1. Témafelvetés	6
1.2. Irodalmi áttekintés	7
1.2.1. Filogenetika és taxonómia	7
1.2.2. A <i>Vipera graeca</i> elterjedése és az elterjedésmodellezés	8
1.2.3. A klímaváltozás hatása az alpin élőhelyek élővilágára	9
1.2.4. A <i>Vipera ursinii-renardi</i> komplex atlasz léptékű elterjedése	10
1.2.5. Táplálkozásbiológia	10
1.2.6. Filogeográfia és konzervációgenomika	13
1.2.7. Fajok globális természetvédelmi helyzetének értékelése	15
1.2.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás	15
2. Célkitűzések	17
2.1. Filogenetika és taxonómia	17
2.2. Elterjedés feltárása	17
2.3. Jelenlegi és jövőbeli elterjedés	17
2.4. Atlasz léptékű elterjedés	17
2.5. Táplálkozásbiológia	18
2.6. Filogeográfia és konzervációgenomika	18
2.7. Globális természetvédelmi helyzet értékelése	18
2.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás	18
3. Anyag és módszer	19
3.1. Filogenetika és taxonómia	19
3.1.1. Mintavétel	19
3.1.2. DNS kivonás és szekvenálás	20
3.1.3. Filogenetikai elemzések	20
3.2. Elterjedés feltárása	23
3.2.1. Előfordulási adatok	23
3.2.2. Klimatikus változók	24
3.2.3. Elterjedésmodellezés	25
3.2.4. Elterjedési modell terepi tesztelése	26
3.2.5. Taxon azonosítás	26
3.3. Jelenlegi és jövőbeli elterjedés	28
3.3.1. Előfordulási adatok	28
3.3.2. Klimatikus változók	28
3.3.3. Elterjedésmodellezés	30
3.3.4. Az elterjedés időbeli változásának elemzése	31
3.4. Atlasz léptékű elterjedés	32
3.4.1. Vizsgálati terület	32
3.4.2. Előfordulások értékelése	33
3.5. Táplálkozásbiológiai vizsgálat	34
3.5.1. Mintavételi terület és ürülékmlinta gyűjtés	34
3.5.2. Prédakínálat és prédajellegek	35
3.5.3. Ürülékmlinták feldolgozása és meghatározása	37
3.5.4. Adatok feldolgozása és elemzése	38
3.6. Filogeográfia és konzervációgenomika	39
3.6.1. Mintavételi terület és mintagyűjtés	39
3.6.2. DNS kivonás, RADseq könyvtár készítés és szekvenálás	40
3.6.3. RADseq adatelőkészítés	41
3.6.4. Elemzés az összes SNP alapján	41
3.6.5. Elemzés random SNP alapján	42
3.7. Globális természetvédelmi helyzet értékelése	42
3.7.1. IUCN Vörös Lista besorolás	42
3.7.2. Veszélyeztető tényezők értékelése	43
3.7.3. Térinformatikai elemzés	43
3.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás	43

3.8.1. Megközelítés	43
3.8.2. Vizsgálati terület	44
3.8.3. Természetvédelmi értéesség változók	44
3.8.3.1. Klímaalkalmasság	45
3.8.3.2. Élőhelyfolt mérete	45
3.8.3.3. Élőhelyfoglaltság	45
3.8.3.4. Vegetáció alkalmasság	45
3.8.3.5. Klímaállandóság	46
3.8.3.6. Magassági elmozdulás lehetősége	46
3.8.3.7. Élőhelyvesztés	46
3.8.3.8. Élőhely-degradáció	47
3.8.3.9. Zavarás	47
3.8.4. Térbeli természetvédelmi prioritizálás	47
3.8.5. Jelenlegi és jövőbeli védelem értékelése	48
4. Eredmények	49
4.1. Filogenetika és taxonómia	49
4.1.1. Filogenetikai rekonstrukció és allél hálózatok	49
4.1.2. Rendszerezés	53
4.2. Elterjedés feltárása	54
4.2.1. Potenciális elterjedés	54
4.2.3. Taxon azonosítás	57
4.3. Jelenlegi és jövőbeli elterjedés	59
4.3.1. Elterjedési modellek és jelenlegi elterjedés	59
4.3.2. Jövőbeli elterjedés	61
4.3.3. Alkalmas élőhelyek időbeli változásai	61
4.4. Atlasz léptékű elterjedés	64
4.5. Táplálkozásbiológia	65
4.6. Filogeográfia és populációgenomika	70
4.6.1. SNP-hívás	70
4.6.2. Populációgenomika és filogeográfia	71
4.6.3. Konzervációgenomika	72
4.7. Globális természetvédelmi helyzet értékelése	74
4.7.1. Veszélyeztető tényezők	75
4.7.1.1. Kis populációméret	75
4.7.1.2. Élőhelydegradáció	75
4.7.1.3. Élőhelyvesztés táj átalakítás miatt	75
4.7.1.4. Élőhelyvesztés a klímaváltozás miatt	75
4.7.1.5. Egyedszám csökkenése szándékos pusztítás miatt	75
4.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás	76
4.8.1. Kulcsfontosságú élőhelyek	76
4.8.2. Jelenlegi és jövőbeli védelem	77
4.8.3. Természetvédelmi-értéesség változók	78
5. Következtetés és javaslatok	79
5.1. Filogenetika és taxonómia	79
5.2. Elterjedés feltárása	80
5.3. Jelenlegi és jövőbeli elterjedés	82
5.4. Atlasz léptékű elterjedés	83
5.5. Táplálkozásbiológia	85
5.6. Populációgenomika	88
5.7. Globális természetvédelmi helyzet értékelése	89
5.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás	90
5.9. Fajmegőrzési javaslatok	92
5.10. További kutatási irányok	93
6. Összefoglalás	94
7. Summary	96
9. Irodalomjegyzék	108
10. Köszönetnyilvánítás	127

1. Bevezetés

1.1. Témafelvetés

A 21. század legnagyobb környezeti problémája a biológiai sokféleség rendkívüli mértékű és sebességű fogyatkozása. A biodiverzitás-krízis (Soulé 1986) felismerése vezetett a konzervációbiológia tudományának kialakulásához, aminek célja a Föld biodiverzitásának megőrzése (Groom et al. 2006). A veszélyeztetett fajok populációinak, élőhelyeinek megőrzésére vagy helyreállítására irányuló természetvédelmi célú beavatkozások tervezése során a stratégiák meghatározása sokszor tapasztalatokon alapul, és csak az utóbbi évtizedekben kezdett egyre nagyobb teret nyerni a bizonyíték-alapú természetvédelem (evidence based conservation, Sutherland et al. 2004).

A ritka, veszélyeztetett fajok esetében sokszor nem állnak rendelkezésre azok az ismeretek, adatok vagy kutatási eredmények, amelyek a védelmi intézkedések tervezéséhez szükségesek (Karanth et al. 2003), vagy a rendelkezésre álló információ csak egy adott területre vonatkozik, és inkább tapasztalati úton, eseti megfigyelések alapján keletkezik (Bennett 2016). A stratégiák meghatározásához elengedhetetlenül fontos a veszélyeztető tényezők feltárása és a semlegesítő hatást kiváltani kívánt tevékenység elméleti megalapozottságának és gyakorlati hatékonyságának vizsgálata, mivel a nem kellő megalapozottsággal végzett beavatkozások hatása akár semleges vagy negatív is lehet, ami általánosságban véve csökkentheti a természetvédelem hatékonyságát (Segan et al. 2011). A bizonyíték-alapú konzervációbiológia a hatékony természetvédelmi beavatkozások egyik legfontosabb alappillére (Ockendon et al. 2020).

A kétéltűek és hüllők állományai világszerte fogyatkoznak (Böhm et al. 2013). Ennek legfontosabb okai az élőhelyeik pusztítása, degradációja és fragmentációja, az invazív fajok térhódítása, a szennyezések, a patogének hatásai és a klímaváltozás, melyek következtében a kétéltűek és hüllők a gerincesek legveszélyeztetettebb csoportját képviselik (Stuart et al. 2008, Hof et al. 2011, Cox & Temple 2009). A parlagi vipera (*Vipera ursinii*) és a parlagi-sztyeppi vipera komplex (*Vipera ursinii-renardi* komplex) Európa egyik legveszélyeztetettebb gerinces faja és fajcsoportja, amelyek közül a görög karsztvipera (*Vipera [ursinii] graeca* Nilson & Andrén, 1988) a legkevésbé ismert. A *V. [u.] graeca* a *V. ursinii-renardi* komplex bazális filogenetikai helyzetű testvér leszármazási ága (Ferchaud et al. 2012), amely nagy eséllyel evolúciósan jelentős egységet képezhet (evolutionarily significant unit, Waples 1991), amelyek megőrzése kiemelt természetvédelmi feladat. A disszertációban bemutatott vizsgálatok célja a taxon védelmét eddig akadályozó ismerethiány minimalizálása, a hatékony védelmet megalapozó ismeretek összegyűjtésével.

1.2. Irodalmi áttekintés

1.2.1. Filogenetika és taxonómia

A parlagi viperák (*Vipera ursinii-renardi* komplex) kis testű mérgeskígyók, amelyek síkságok vagy hegységek füves élőhelyein fordulnak elő. Erősen fragmentált elterjedésük Kelet-Franciaországtól Nyugat-Kínáig húzódik (Nilson & Andrén 2001). A fajkomplex európai képviselői az európai herpetofauna legveszélyeztetettebb tagjai közé tartoznak, ennek ellenére rendszerezésük, evolúciójuk csak az utóbbi évtizedekben került fókuszba (Nilson & Andrén 2001, Tuniyev et al. 2010, Gvoždík et al. 2012, Ferchaud et al. 2012, Zinenko et al. 2015, Freitas et al. 2020). Nilson és Andrén (2001) széleskörű morfológiai vizsgálatával három csoportot azonosított a komplexen belül: *ursinii*-csoport (parlagi viperák, *V. ursinii* és alfajai: *ursinii*, *macrops*, *graeca*, *moldavica*, *rakosiensis*); transzkaukázusi-anatóliai csoport (*V. anatolica*, *V. ebneri*, *V. eriwanensis*, *V. lotievi*) és *renardi*-csoport (sztyeppi viperák, *V. renardi* és alfajai: *renardi*, *altaica*, *tienshanica*, *parursinii*). Az alfajok közül néhányat faji rangra emeltek morfológiai, alloenzim vagy immunológiai különbségek alapján (pl. *V. eriwanensis* Nilson et al. 1993; *V. renardi* Kotenko et al. 1999, Nilson & Andrén 2001; *V. anatolica* és *V. ebneri* Nilson & Andrén 2001).

A parlagi és sztyeppi viperák filogenetikáját nem sikerült teljesen feltárni bizonyos taxonokkal kapcsolatos ismerethiányok vagy mintavételi hiányosságok miatt, ám ennek ellenére jelentős előrelépéseket sikerült elérni a főbb evolúciós kapcsolatok feltárásában (Kalyabina-Hauf et al. 2004, Gvoždík et al. 2012, Ferchaud et al. 2012, Zinenko et al. 2015). A fajcsoport legfrissebb mitokondriális DNS szekvenciákon alapuló filogeográfiai elemzése alapján a legkésőbbi közös ős a pliocénben, a Kelet-Mediterráneumban, az egykori Paratethys térségében élhetett (Zinenko et al. 2015). A jelentősebb kládok radiációja feltehetőleg az anatóliai-transzkaukázusi régióban (*renardi* klád) és a Balkán-félszigeten (*ursinii* klád) zajlott, majd a későbbi kolonizációs események során eljutottak a füves élőhelyek nyugati és keleti határáig, kialakítva a jelenlegi elterjedési mintázatot (Ferchaud et al. 2012, Zinenko et al. 2015).

A fenti tanulmányok azonban a *V. ursinii* fajcsoportban több váratlan filogenetikai eredménnyel szolgáltak, melyek alapján szükségessé vált azon taxonok taxonómiai vizsgálata és újraértékelése, amelyek filogenetikai pozíciója nem tisztázott (Ferchaud et al. 2012, Zinenko et al. 2015). Mivel az eddigi vizsgálatok csak a mitokondriális DNS-t vizsgálták (mtDNS), ezért az evolúciós kapcsolatok mélyebb feltárása és taxonómiájuk tisztázása érdekében szükséges a sejtmagi DNS (nDNS) vizsgálata is (Ferchaud et al. 2012). A fajcsoport egyik tagja, amely meglepő filogenetikai helyzetet mutatott, a görög karsztvipera (*Vipera ursinii graeca* Nilson

& Andrén, 1988) volt, amelyet mindössze három évtizeddel ezelőtt fedeztek fel. Ezt az alfajt a Hellenidák hegységrendszer oromediterrán füvesélőhelyeiről írták le, ahol 1600-2300 m tengerszint feletti magasságban fordul elő (Dimitropoulos 1985, Nilson & Andrén 1988). Ferchaud et al. (2012) vizsgálatában a mtDNS szekvenciák alapján rekonstruált törzsfában a *V. u. graeca* önálló kládot alkot, amely az *ursinii* és *renardi* kládok testvérkládja, és a *V. ursinii-renardi* fajcsoport jól elkülönülő, bazálisan divergált kládja. (A kutatás egyik kitűzött célja volt a *graeca* taxon rendszertani helyzetének tisztázása, amelynek eredményeit 4.1.2 fejezetben ismertetem, amely alapján önálló fajt képez, ezért a továbbiakban a taxont *V. graeca*-ként, faji rangon említem.)

1.2.2. A *Vipera graeca* elterjedése és az elterjedésmodellezés

Vizsgálataink előtt a *Vipera graeca* a *V. ursinii-renardi* komplex legkevésbé ismert taxonja, a Pindosz hegységrendszer endemikus faja, ahol néhány hegység alpin gyepein figyelték meg példányait (Nilson & Andrén 2001). Vizsgálataink előtt mindössze nyolc görögországi és egy albániai hegyről jelezték előfordulását (Dimitropoulos 1985, Chondropoulos 1989, Nilson & Andrén 1988, 2001, Korsós et al. 2008). Albániából egészen a közelmúltig csak a *V. ursinii macrops* alfaj jelenlétét mutatták ki (Kopstein & Wettstein 1920, Bruno 1989, Haxhiu 1998), míg Korsós és munkatársai (2008) egy fényképpel dokumentált észlelés alapján közölték a *V. graeca* előfordulását a dél-albániai Nemerçké hegységből, ami alapján további hegységekből is várható volt az előfordulása.

Kevésbé ismert, ritka fajok esetében és a változó környezetünkben lezajló folyamatok megismerése miatt egyre nagyobb igény mutatkozik a fajok és az élőhelyek elterjedésben és az elterjedésében várható változások modellezésére, melyhez egyre megbízhatóbb módszereket fejlesztenek és alkalmaznak (Kissling et al. 2012, Fordham et al. 2013). Az elterjedés vagy élőhelyalkalmasság modellek (Species Distribution Models, SDM vagy Habitat Suitability Models, HSM) az adott faj előfordulását magyarázó vagy limitáló környezeti és élőhelyi faktorok, valamint az előfordulási pontok térbeli elhelyezkedése alapján becsülik a potenciális előfordulást (Thuiller et al. 2012). Az ilyen modellek független változói olyan környezeti tényezők, amelyek befolyásolják az adott terület alkalmasságát a vizsgált élőlény számára (pl. klímaváltozók, tengerszint feletti magasság, talajtípus, növényborítottság, búvóhely-elérhetőség stb.). Mivel az élőlények „válasza” ezekre a változókra elég komplex lehet, ezek a módszerek nem csak lineáris függvényeket alkalmaznak (Austin 2002).

A jelenlegi és jövőbeli elterjedés pontosabb modelljeiben a bizonytalanságnak több forrása lehet, így ezen korlátokat figyelembe kell venni a természetvédelmi

alkalmazás során (Wiens et al. 2009, Dawson et al. 2011). A különböző algoritmusok kombinálásával nagy mértékben csökkenthető a predikciók bizonytalansága (Dawson et al. 2011, Martínez-Freiría 2015). A különböző eljárások korlátait általában a szükséges biológiai ismeretek hiánya (pl. nem kellően ismert elterjedés, ökofiziológiai adottságok, adaptációs képesség, biotikus interakciók) és az adott faj niche-ét lehatároló térbeli és időbeli faktorok adatainak hiánya vagy túlságosan forrásigényes mérése jelenti (Rocchini et al. 2011). A limitációk ellenére az elterjedésmodellezés a leggyakrabban alkalmazott módszer a fajok elterjedésének a klímaváltozás miatt várható változásainak prediktálására.

1.2.3. A klímaváltozás hatása az alpin élőhelyek élővilágára

A modern ember által előidézett klímaváltozás az egyik legnagyobb fenyegetés a bolygó biodiverzitására napjainkban (Butchart et al. 2010). Számos kutatás bizonyítja, hogy a környezetben eddig bekövetkezett változások a szárazföldi ökoszisztémák minden szintjén hatnak (Macleán & Wilson 2011). A jövőbe mutató előrejelzések kivétel nélkül jelentős változásokat jósolnak az élőlények elterjedésében, ami alapjaiban fogja átalakítani a biodiverzitási mintázatokat (Malcolm et al. 2006). A fajok egy része feltehetőleg képes lesz evolúciósan vagy ökológiailag adaptálódni a változó környezethez, de zömük valószínűleg lokálisan kipusztul (Hoffmann & Sgró 2011). A diszperzió a fajok egy részének lehetővé teszi, hogy a környezetükkel együtt mozduljanak el, de azon fajok, amelyek diszperziója limitált, veszélyeztetettebbek a kihalási folyamatokkal szemben (Parmesan 2006, Hoffmann & Sgró 2011). A jövőben a fajok klímaváltozásainak megismerése ezért fontos szerepet fog játszani a hatékony természetvédelmi tevékenységek tervezésében (Carvalho et al. 2010).

A klímaváltozásra a különböző élőlénycsoportok különféleképpen reagálhatnak és az érzékenyséjük is eltér (Carvalho et al. 2010). A hüllők mint ektoterm élőlények kifejezetten érzékenyek a környezeti hőmérséklet megváltozására és általában csekély diszperziós képességekkel rendelkeznek (Sinervo et al. 2010). A klímaváltozás hatásai várhatóan negatívan befolyásolják a hüllőket globális szinten, változást előidézve élőhelyeik fragmentációjában és eltűnésében, s így az abundanciájukban és aktivitási mintázataikban (Gibbons et al. 2000, Sinervo et al. 2010). Dél-Európában a prediktált klímaváltozás nagy mértékű lesz, ami a nyári átlaghőmérséklet akár 1,7-6,9 °C-os emelkedését eredményezheti a század végére, ami általános szárazodással fog együtt járni (IPCC 2013). Az eddigi vizsgálatok alapján Európában a Mediterráneumban előforduló, hideg klímához adaptálódott hüllők a legveszélyeztetettebbek a klímaváltozás hatásai által (Araújo et al. 2006, Carvalho et al. 2010, Martínez-Freiría 2015).

1.2.4. A *Vipera ursinii-renardi* komplex atlasz léptékű elterjedése

Az „Új Európai Kétéltű és Hüllő Atlasz” projekt (a továbbiakban NA2RE; Sillero et al. 2014a, 2014b, <http://na2re.ismai.pt>) célja, hogy pontos adatokat gyűjtsön, mutasson be és tegyen elérhetővé az európai kétéltűek és hüllők elterjedéséről. Ez az európai herpetofauna legátfogóbb és legfrissebb térinformatikai adatbázisa. Egyes fajcsoportok pontos elterjedése azonban továbbra sincs teljesen feltérképezve vagy a fajok elterjedési határai nem pontosan ismertek, ezért az atlasz egyes esetekben pontatlan lehet és folyamatos fejlesztés alatt áll (lásd Wielstra et al. 2014, Vamberger & Fritz 2018). Az ilyen fajcsoportok filogenetikai jellemzőit szinte folyamatosan vizsgálják átfogóbb mintavételekkel és új módszerekkel, amelynek eredményeként mindig történnek taxonómiai átrendezések is, de ezen erőfeszítések ellenére sok esetben az egyes leszármazási ágak elterjedése, az elterjedések határa, a taxonok közötti átfedések vagy hibrid zónák sok esetben máig ismeretlenek maradtak (pl. Gvoždík et al. 2010).

A NA2RE adatbázis 2014-es közzétételekor a *Vipera ursinii-renardi* komplex taxonjait összevonva „*Vipera ursinii/renardi*” taxonnévvel szerepeltették, mivel a *V. renardi* faji státuszát nem fogadta el a Societas Europaea Herpetologica (SEH) (Sillero et al. 2014a, 3. táblázat, 9. lábjegyzet), annak ellenére, hogy a *V. renardi* faji rangját több szerző is megerősítette és általánosan elfogadottá vált (Nilson & Andrén 2001, Gvoždík et al. 2012, Ferchaud et al. 2012). Ezt a NA2RE atlasz közzététele óta publikált filogenetikai vizsgálatok is alátámasztották (Zinenko et al. 2015, Mizsei et al. 2017, Freitas et al. 2020). Egy másik taxonómiai változás is idejétműlttá tette az új atlaszt: az egykori *V. ursinii* alfaj, a *V. graeca* faji rangra emelése (Mizsei et al. 2017). A taxonómiai változások és elterjedéshatárok azonosítása mellett, a *V. renardi* elterjedése a volt Szovjetunió területén hiányosan szerepelt a NA2RE adatbázisban, feltételezhetőleg azért, mert a publikált adatokat nehéz fellelni a regionális és általában orosz nyelvű folyóiratokban, ezek miatt az „új” atlasz revízióra szorul (Vamberger & Fritz 2018).

1.2.5. Táplálkozásbiológia

A predátor-préda táplálkozási kapcsolatok feltárásának kulcsfontosságú szerepe van az ökológia számos területén, így a táplálkozási hálózatok megismerésében (Christensen et al. 2014), a közösségek szerveződésének (Lavorel et al. 2013, Van der Putten et al. 2010), az ökoszisztémák működésének és stabilitásának megértésében (Gravel et al. 2016), valamint evolúcióbiológiai (Yoshida et al. 2007) és természetvédelmi kérdésekben is (Tylianakis et al. 2010). A predátor és a préda közötti kapcsolatokat leggyakrabban csak taxonómiai szempontból vizsgálják, tehát aszerint, hogy egy bizonyos faj milyen más fajokat predál.

A jelleg-alapú megközelítések térhódításával azonban az utóbbi időkben új lehetőségek merültek fel a ragadozó és a zsákmány jellegei közötti kapcsolatok elemzése. Ez az újszerű táplálkozás-ökológiai megközelítés egyre népszerűbb, mert ezáltal pontosabban megérthetőek a prédaállatok és a predátorok testjellegei közötti funkcionális összefüggések (Weigel & Bonsdorff 2018). A predátor és a préda jellegeinek megfeleltetése („trait matching”) (Brousseau et al. 2017) három fontos információval szolgál: (i) prediktálható, hogy milyen jellegekkel rendelkező fajokat fogyaszthat a ragadozó, így a természetes körülmények között nem kimutatható vagy nehezen észlelhető prédaállatok is azonosíthatóak, (ii) a funkcionális kapcsolatokról a kellő alapossággal gyűjtött, egyre bővülő tudásanyag hozzájárul a niche-elmélet fejlődéséhez, hiszen segít megérteni a predátorok specializáltságát morfológiai és viselkedésbeli jellemzőik alapján. Végül pedig (iii) a predátor és préda jellegeinek megfeleltetése alapján megjósolható, hogy milyen közösség-szintű változások következhetnek be a környezet megváltozása, pl. a klímaváltozás miatt (Brousseau et al. 2017).

A predátor és a prédaállatok jellegeinek kapcsolatát eddig is vizsgálták (pl. Sánchez-Hernández et al. 2013), a jellegek közül főként a testméret és a testtömeg szerepét vizsgálták a táplálkozási kapcsolatokban (Brose et al. 2005, Brose 2010, Gravel et al. 2013). Eitzinger et al. (2018) szerint azonban szükséges a kutatások kiterjesztése azokra a jellegekre, amelyek a ragadozók előli menekülésben töltenek be szerepet. Ezt a megközelítést vízi ökoszisztémák esetében már több tanulmányban alkalmazták (pl. Sánchez-Hernández & Cobo 2015, Kalinoski & DeLong 2016, Worischka et al. 2018). Szárazföldi életközösségekben Brousseau et al. (2017) futóbogarakkal és zsákmány-állataikkal folytatott etetési kísérletben tárta fel a funkció szerint megfeleltethető jellegeket a predátor és a prédája között.

A táplálékspecialista predátorok fontos szerepet töltenek be a jelleg-alapú megközelítések fejlesztésében, mivel feltételezhetően a jellegek megfeleltetése egyszerűbben elvégezhető és a jellegek kapcsolatának alacsonyabb a varianciája. A kígyók (Serpentes) kizárólag ragadozó hüllők, amelyek jelentős változatosságot mutatnak a prédaválasztásban és specializációban (Thomas & Pough 1979). Feltételezhetőleg a száj táthatóságának növekedése kulcsfontosságú innováció volt a Macrostromata leszármazási ág evolúciója során, amely lehetővé teszi a nagy méretű préda elfogyasztását, ellentétben a gyíkokkal vagy ősi, bazális kígyó csoportokkal (Vincent et al. 2006). Ennek eredményeként a predátor fejmérete meghatározza a préda maximális testméretét is (Glaudas et al. 2019). A kígyók zsákmányszerzési stratégiája a lesből történő vadásztól az aktív vadászig széles skálán változik, és több kígyófaj mérget fecskendez áldozatába a préda mozgásképtelenné tétele, megölése vagy az emésztés elősegítése céljából (Schwenk et al. 2000, Glaudas et al. 2019).

A kígyófajok túlnyomó része gerinceseket predál, de van példa extrém specializációkra is, mint pl. a rákevő vagy halikra fogyasztó kígyók (Voris 1966). A kígyók táplálékválasztása gyakran mutat szezonalitást, és általában a juvenilis egyedek táplálékválasztása is különbözik a kifejlett egyedekétől (Greene 1983, Shine 1994, Luiselli 1996, Brito 2004). Egyes kígyófajok juvenilis egyedei fogyasztanak gerincteleneket, de a kifejlettek főként gerinceseket zsákmányolnak. A jelenleg ismert kígyófajok (kb. 3700 faj) közül mindössze 1,5%-nál mutatták ki a szárazföldi ízeltlábúakra történt specializációt (1.1. táblázat). Az inszektívó kígyók esetében a préda a legtöbb esetben csak rend szintig van meghatározva, nincsenek részletes adatok az ilyen fajok táplálékválasztásáról, és ezen kígyófajok esetében nincsenek olyan vizsgálatok, amelyek a préda és predátor jellegeinek prédaválasztásra gyakorolt hatását vizsgálták volna (1.1. táblázat).

1.1. táblázat. Szárazföldi ízeltlábúakat zsákmányoló kígyófajok listája és az ízeltlábú préda aránya a táplálkozásban. *A cikkben a vizsgált zsákmány egyedek száma vagy a fogyasztott ízeltlábú % nincs megadva.

Család	Faj	Vizsgált préda szám	Ízeltlábú %	Fő ízeltlábú préda	Hivatkozás
Anomalepididae	<i>Liotyphlops ternetzii</i>	*	*	Isoptera	Franca et al. 2008
Colubridae	<i>Gyalopion canum</i>	34	100,0	Araneae	Parga 2018
	<i>Opheodrys a. aestivus</i>	14	100,0	Lepidoptera lárvák	Baldwin 2007
	<i>Opheodrys aestivus</i>	*	100,0	Orthoptera	Thomas 2014
	<i>Opheodrys vernalis</i>	21	100,0	Lepidoptera lárvák	Baldwin 2007
	<i>Symphimus mayae</i>	84	100,0	Orthoptera	Stafford 2005
	<i>Tantilla coronata</i>	222	100,0	Chilopoda	Todd et al. 2008
	<i>Tantilla hobartsmithi</i>	19	100,0	Araneae	Parga 2018
	<i>Tantilla melanocephala</i>	129	100,0	Chilopoda	Marques & Puerto 1998
	<i>Sonora semiannulata</i>	49	97,9	Araneae	Parga 2018
	<i>Eirenis modestus</i>	41	97,6	Coleoptera	Cicek & Mermer 2007
	<i>Opheodrys aestivus</i>	443	97,5	Lepidoptera lárvák	Plummer 1981
	<i>Tantilla nigriceps</i>	23	95,6	Araneae	Parga 2018
	<i>Coluber constrictor</i>	267	91,4	Orthoptera	Shewchuk & Austin 2001
	<i>Tantilla gracilis</i>	152	85,5	„Lárvák”	Cobb 2004
	<i>Coluber constrictor</i>	96	60,0	Orthoptera	Thomas 2014
	<i>Coronella girondica</i>	65	26,2	Chilopoda	Luiselli et al. 2001
	<i>Natriciteres variegata</i>	35	17,1	„Ízeltlábúak”	Akani & Luiselli 2000
	<i>Thelotornis capensi</i>	56	8,9	„Rovar maradványok”	Shine et al. 1996
	<i>Hierophis viridiflavus</i>	52	7,7	Orthoptera	Rugiero & Luiselli 1995
	<i>Natriciteres fuliginoides</i>	28	7,1	Chilopoda/Arachnida	Akani & Luiselli 2000
	<i>Philodryas patagoniensis</i>	92	4,3	Orthoptera	Soledad Lopez & Giraudo 2008
	<i>Heterodon simus</i>	27	3,7	Hemiptera	Beane et al. 2013
	<i>Psammophis phillipsii</i>	174	1,7	Mantodea	Luiselli et al. 2004
	<i>Dendrelaphis punctulata</i>	75	1,3	Gryllidae	Shine 1991

Család	Faj	Vizsgált préda szám	ízeltlábú %	Fő ízeltlábú préda	Hivatkozás
Colubridae	<i>Coluber constrictor</i>	*	*	"Gerinctelenek"	Lennon 2013
	<i>Eirenis coronella</i>	5	*	Araneae	Shwayat et al. 2009
	<i>Eirenis decemlineata</i>	6	*	Orthoptera	Shwayat et al. 2009
	<i>Eirenis lineomaculata</i>	1	*	Araneae	Shwayat et al. 2009
	<i>Eirenis rothi</i>	2	*	Chilopoda	Shwayat et al. 2009
	<i>Oligodon cinereus</i>	*	*	Orthoptera	Meggitt 1931
Dipsadidae	<i>Pseudablades agassizii</i>	25	96,0	Araneae	Marques et al. 2006
Elapidae	<i>Drysdalia coronoides</i>	32	3,1	Cicadoidea	Shine 1981
	<i>Echiopsis curta</i>	54	1,9	Blattodea	Shine 1982
Lamprophiidae	<i>Psammophis schokari</i>	29	6,9	Coleoptera	Cottone & Bauer 2009
	<i>Psammophis phillipsi</i>	120	1,7	Mantodea	Godfrey et al. 2003
Leptotyphlopidae	<i>Leptotyphlops fuliginosus</i>	*	*	„Inszektivór"	Franca et al. 2008
Viperidae	<i>Vipera graeca</i>	356	100,0	Orthoptera	this study
	<i>Vipera ursinii ursinii</i>	104	88,5	Orthoptera	Agrimi & Luiselli 1992
	<i>Echis carinatus</i>	17	64,7	Scorpiones	Barlow et al. 2009
	<i>Echis pyramidum</i>	60	56,7	Scorpiones	Barlow et al. 2009
	<i>Echis ocellatus</i>	35	42,9	Chilopoda	Barlow et al. 2009
	<i>Agkistrodon contortrix</i>	101	34,6	Lepidoptera lárvák	Garton & Dimmick 1969
	<i>Macrovipera schweizeri</i>	12	33,3	Coleoptera	Adamopoulo et al. 1997
	<i>Sistrurus miliarius</i>	20	20,0	Centipedes	Hamilton et al. 1955
	<i>Agkistrodon piscivorus</i>	81	14,8	Coleoptera	Vincent, Herrel & Irschick 2004
	<i>Bothrops neuwiedi</i>	69	14,5	Chilopoda	Valdujo, Nogueira & Tartins 2002
	<i>Echis coloratus</i>	40	7,5	Scorpiones	Barlow et al. 2009
	<i>Crotalus enyo</i>	63	6,3	Scolopendridae	Taylor 2001
	<i>Vipera ammodytes</i>	64	6,3	„Rovarok"	Dilian 2009
	<i>Vipera latastei</i>	179	4,5	Scolopendridae	Santos et al. 2007
	<i>Bothrops pubescens</i>	80	2,5	Chilopoda	Hartmann et al. 2005
	<i>Trimeresurus stejnegeri</i>	105	1,9	Orthoptera	Creer et al. 2002
	<i>Calloselasma rhodostoma</i>	177	1,7	„Ízeltlábúak"	Daltry, Wolfgang & Thorpe 1998
	<i>Bothrops moojeni</i>	144	0,7	Chilopoda	Nogueira, Sawaya & Martins 2003
	<i>Cerrophidion tzotzilorum</i>	*	*	„Ízeltlábúak"	Jadin 2007
	<i>Gloydus rubromaculatus</i>	*	*	Noctuidae	Shi et al. 2017

1.2.6. Filogeográfia és konzervációgenomika

Minden ötödik hullófajt a kihalás kockázata fenyeget, mialatt a lokális kipusztulás egyre általánosabbá válik (Böhm et al. 2013). A természetes táj megváltozása az élőhelyek eltűnését és azok szétagolódását okozza, ami elszigetelt élőhelyeket és elszigetelt populációkat eredményez alacsony diszperziós képességű fajok esetében. Az alacsony diszperziós képességű és szűk földrajzi elterjedésű fajok a leginkább kitettek az élőhelyek elvesztésének és a populációkra nézve

kedvezőtlen környezeti változásoknak (Reinhardt et al. 2005). A zsugorodó élőhelyeken előforduló izolált populációknál megjelenhetnek az alacsony genetikai változatosság negatív következményei, amelyeket a szaporodó egyedek számának csökkenése és a limitált génáramlás okoz (Welsh 2018). A legjelentősebb negatív következmény az alacsony genetikai változatosság és a beltenyésztettség, amelyek a populációt kihalási örvénybe sodorhatják (Soulé 1986, Amos & Balmford 2001).

A populációk genetikai struktúrájában bekövetkező változások hatással vannak a populációk perzisztenciájára és viabilitására, rövid és hosszú távon egyaránt (Frankham 2009). A beltenyésztettséget és a rátermettség (fitnesz) csökkenését gyakran a genetikai változatosság elvesztése okozza (Reed & Frankham 2001, Reed et al. 2003), ezért alapvető azok monitorozása, ami azonban a jelentős ráfordítási igények miatt ritka (Beebee & Rowe 2001). Korábbi, mtDNS és mikroszatellit markerekre alapuló vizsgálatok rendkívül alacsony, alacsony és mérsékelt genetikai változatosságot mutattak ki a *Vipera ursinii rakosiensis*, a *V. u. ursinii* és a *V. renardi* esetében (Újvári et al. 2002, 2005, Ferchaud et al. 2010). A konzervációgenetikai kutatások eredményei alapján a genetikai változatosság elvesztésének közvetlen negatív hatása van az átlagos rátermettségre és a populáció életképességére, ami egyes állományok rövid távú kihalását okozhatja a *V. u. rakosiensis* és a *V. berus* esetében (Madsen et al. 1999, Újvári et al. 2002, Madsen et al. 2004).

A konzervációgenetika hagyományosan főként a mitokondriális DNS haplotípusos varianciájára és a mikroszatellitek allélvariabilitására támaszkodott (Avisé 2010, Allendorf 2017), azonban az újgenerációs molekuláris módszerek megjelenése lehetővé tette az olyan genomi eljárások megvalósítását, amelyek forradalmasították a nem-modell szervezetek konzervációgenetikai kutatását (Allendorf et al. 2010). A genomi megközelítések különösen hatékony eszközei a konzervációbiológiának (Hohenlohe et al. 2021), mivel ezek a módszerek nagyságrendekkel több információt szolgáltatnak, mint a klasszikus szekvenálás (Single Sequence Repeats, SSR; Davey et al. 2011, Narum et al. 2013), amely valaha a konzervációgenetika „arany szabványa” volt (Allendorf et al. 2013). Bár az SSR-lókuszt egyedi információtartalma magasabb, a genomi adathalmazok összehasonlíthatatlanul nagyobb terjedelme (általában néhány ezer lókuszt) felülmúlja az SSR-ek információtartalmát mind mennyiségben, mind minőségben (Hohenlohe et al. 2019). A Restriction-Site Associated DNS-szekvenálás (RADseq) az egyik legfontosabb a korszerű genomi módszerek között a nem-modell élőlények populációgenomikájában (Andrews et al. 2016), ami a teljes genom csökkentett reprezentációján alapul (Baird et al. 2008), és mind a neutrális, mind az adaptív genetikai varianciát jól reprezentálja (Catchen et al. 2017, McKinney et al. 2017).

1.2.7. Fajok globális természetvédelmi helyzetének értékelése

A Természetvédelmi Világszövetség (IUCN) által kiadott Vörös Lista a veszélyeztetett fajok legátfogóbb, folyamatosan frissülő globális nyilvántartása (Rodrigues et al. 2006). A fajok listázása a kihalási kockázat alapján, egy szigorú, tudományosan megalapozott keretrendszerben történik, ami a fajok megőrzése szempontjából elengedhetetlenül fontos a források minél hatékonyabb allokációja érdekében (IUCN 2013). A fajokat veszélyeztető tényezők értékelése azonban sok esetben szakértői véleményeken alapul, ritkák a kvantitatív értékelések és egyes esetekben az elérhető információk megbízhatatlanok is lehetnek (Hayward 2009, Gurevitch & Padilla 2004). Ezek miatt, az IUCN Vörös Lista értékelésekhez faj-specifikus információkra van szükség, hogy az adott populáció csökkenéséért felelős faktorok azonosíthatók legyenek, amelyek ismeretében hatékonyabb természetvédelmi stratégiákat lehet kidolgozni (Dueñas et al. 2021).

A kihalás kockázatát az IUCN Vörös Listájának kategóriái és kritériumai alapján lehet értékelni (IUCN 2001). Az IUCN Vörös Lista kategóriái a fajok kihalási kockázatát osztályozzák az alábbiak szerint: kihalt (EX), vadon kihalt (EW), kihalással súlyosan veszélyeztetett (CR), veszélyeztetett (EN), sebezhető (VU), mérsékelten fenyegetett (NT) és nem fenyegetett (LC), valamint adott faj lehet adathiányos (DD), ha nem áll rendelkezésre elegendő adat a természetvédelmi értékelés elvégzéséhez. A Vörös Lista kategóriái objektív módon kerültek meghatározásra számos kritérium alapján, amelyek jelzik a kihalási kockázat szintjét. Az értékelési rendszer kritériumai: populáció csökkenésének üteme (A kritérium), a földrajzi elterjedés kiterjedése és csökkenése (B kritérium), a populáció mérete (C és D kritérium), és kvantitatív, demográfiai vagy populáció-életképességi elemzések (E kritérium) (IUCN 2001). Mivel sok faj esetében nem állnak rendelkezésre adatok a populációk nagyságáról, az állományváltozás trendjéről vagy a várható demográfiai változásokról, viabilitásról, ezért sokszor az elterjedési terület és az azon belül tapasztalt változások alapján, a B kritérium alapján történik az értékelés (Breiner et al. 2017).

1.2.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás

A térbeli természetvédelmi prioritizálás (Spatial Conservation Prioritization, SCP) a természetvédelmi értékek területi védelmét objektív módon megalapozó döntéstámogató rendszer. Eszköztárát különböző forrás-allokációs problémák megoldására dolgozták ki, legfőképpen annak vizsgálatára, hogy hogyan lehet optimálisan, adott költségvetési keretek között minél több faj védelmét szolgáló új védett területeket kijelölni (Lehtomäki & Moilanen 2013). A prioritás-területeket általában fajok vagy élőhelyek egy csoportjának előfordulási adatai és veszélyeztetettsége alapján különböző optimalizációs algoritmusokkal azonosítják,

főként a komplementaritás elve alapján (Beger et al. 2010). Az SCP elemzések főként a előfordulási adatok alapján készülnek, de beépíthetők a konnektivitást, az élőhelyminőséget, a veszélyeztető tényezőket vagy a védelem költségét leíró egyéb térbeli adatok is.

Az SCP módszerek különböző természetvédelmi kérdések megválaszolására alkalmasak, de leggyakrabban a következő feladatokban alkalmazzák: (i) védett területek kiválasztása (a tervezési terület „legjobb” részének/részeinek azonosítása, ahol a természetvédelmi célú befektetés, pl. védetté nyilvánítás a legjobb és kiegyensúlyozott eredményt hozhatja a biodiverzitás védelmében), (ii) védett területek bővítése (egy korábban kijelölt védett-terület-hálózat bővítésére optimális terület/területek azonosítása, akár az élőhelykonnektivitás figyelembevételével), (iii) meglévő és javasolt védett-terület-hálózatok értékelése (a kijelölés értékelése, azzal, hogy mennyire jól fedi vagy fedhetné le a terület természeti értékeit), (iv) hatásvizsgálat (azon területek kiválasztása, ahol a gazdasági fejlesztés a legkisebb ökológiai veszteséget okozhatja), (v) alternatív tájhasznosítási módok térbeli kiegyensúlyozása (a biodiverzitást alkotó élőhelyek/közösségek/fajok igényei és a földhasználati igények optimális teljesülését szolgáló térbeli elrendezés kiválasztása), (vi) cél-alapú tervezés (megoldás arra, hogyan érhető el az előzetesen meghatározott természetvédelmi cél a legkisebb területi igénybevétellel/ráfordítással/védelemmel), (vii) biodiverzitás kompenzáció (azon területek azonosítása, amellyel egy várható ökológiai károsító hatás optimális módon ellensúlyozható pl. védett-terület-hálózat bővítéssel), (viii) tervezés a klímaváltozás figyelembevételével (védett-terület-hálózat tervezése a fajok jelenlegi és jövőben várható (modellezett) elterjedése alapján, a konnektivitás és diszperzió figyelembevételével.), (ix) élőhelyrekonstrukció és kezelés tervezése (természetvédelmi célú beavatkozások várható hatásának területi becslése) (Knight et al. 2006, Moilanen et al. 2009).

Az SCP módszereket ritkán alkalmazzák „egy faj” (single species) prioritizálás készítésére, pedig a két leggyakrabban alkalmazott applikáció (Marxan, Zonation) mindegyike alkalmas térbeli prioritások meghatározására egy faj esetén is, ha a bemeneti változók az élőhely alkalmasságával szorosan korrelálnak (Sirkia et al. 2012, Wan et al. 2014). Ez azért fordulhat elő, mert a térbeli prioritásokat főként olyan esetekben szokták vizsgálni, ahol nagy fajgazdagságú területeken kell megtalálni a lehető legtöbb faj előfordulását lefedő területeket (Moilanen et al. 2009), amelyek esetében a védelem allokálásával a legnagyobb természetvédelmi hasznosulást lehet elérni (Burgess et al. 2019). Ezzel szemben, a legtöbb természetvédelmi intézkedést adott faj megőrzése érdekében végzik, amelyek esetében nagyon ritkán alkalmaznak SCP módszereket a beavatkozások döntéselőkészítési folyamatában (Burgess et al. 2019).

2. Célkitűzések

2.1. Filogenetika és taxonómia

A hüllők esetében a taxonómiai egységek és az mtDNS kládok között erős konszenzus mutatkozik (Joger et al. 2007), ezért Ferchaud et al. (2012) mtDNS szekvenciák alapján a *Vipera urisinii graeca* Nilson & Andrén, 1988 alfaj esetében felvetette a taxon teljes faji státuszra emelésének szükségességét. A filogenetikai és taxonómiai vizsgálatom célja (i) a *graeca* taxon filogenetikai helyzetének vizsgálata sejtmagi és mitokondriális DNS markerek szekvenálásával és (ii) az eredmények alapján a faj/alfaj taxonómiai helyzetének újraértékelése.

2.2. Elterjedés feltárása

Vizsgálataink megkezdése előtt a *Vipera graeca* elterjedéséről rendkívül kevés információ állt rendelkezésre, valamint a dél-albániai *Vipera ursinii-renardi* komplexbe sorolható vipera populációk határozása is bizonytalan volt, ezért a *V. graeca* elterjedését feltáró vizsgálatnak három célja volt: (i) a *V. graeca* potenciális elterjedésének modellezése, (ii) az elterjedési modell terepi tesztelése a modell által prediktált potenciálisan alkalmas élőhelyeken, (iii) a terepi tesztelés során megfigyelt vipera egyedek taxon azonosítása morfológiai és molekuláris adatok alapján.

2.3. Jelenlegi és jövőbeli elterjedés

A jelenlegi elterjedés pontosabb meghatározását és az elterjedésben várható jövőbeli változások becslését nagy felbontású ökológiai niche modellekkel végzem, amely célja (i) az elterjedés feltárása során gyűjtött új előfordulási adatok alapján a jelenlegi potenciális elterjedés minél pontosabb lehatárolása, (ii) a pontosabb elterjedési modell jövőbe mutató projekciója, az élőhelyek alkalmasságában várható változások becslése, és (iii) a várhatóan stabil klímájú mikro-refúgiumok azonosítása, ahol a faj populációinak fennmaradása biztosítottnak tűnik.

2.4. Atlasz léptékű elterjedés

A 2014-ben közölt Új Európai Kétéltű és Hüllő Atlasz (NA2RE, Sillero et al. 2014a, 2014b) több faj esetében is pontatlannak bizonyult, valamint a *Vipera graeca* még nem szerepelt benne külön fajként, mivel ekkor még nem volt faji rangra emelve, de meglepő módon a *V. ursinii* és a *V. renardi* is összevonva volt feltüntetve. A NA2RE atlasz revíziójának az volt a célja, hogy elkészítse az újabb taxonómiai ismeretek alapján a *V. graeca*, *V. renardi* és *V. ursinii* taxonok 50×50 km-es léptékű frissített elterjedési térképeit.

2.5. Táplálkozásbiológia

A táplálkozásbiológiai vizsgálatok célja a *Vipera graeca* táplálkozásának és predátor-préda kapcsolatainak feltárása volt, a predátor zsákmányszerzését és a préda menekülési képességét befolyásoló jellegek figyelembevételével. Az adatgyűjtés és az elemzések célja az alábbi kérdések megválaszolása volt: (i) Van-e szezonális a *V. graeca* táplálkozási aktivitásában? (ii) Van-e térbeli mintázat a táplálékösszetételben, elkülönülnek-e az egyes populációk? (iii) Mely prédajellegek befolyásolják a prédaválasztást? (iv) Mi a *V. graeca* preferált prédája?

2.6. Filogeográfia és konzervációgenomika

A *Vipera graeca* filogenetikai, populáció- és konzervációgenetikai szempontú, újgenerációs szekvenálási eljárással történő vizsgálatának célja a következő kérdések megválaszolása volt: (i) Milyen filogenetikai kapcsolatok vannak a populációk között? (ii) Hol volt(ak) a refúgium terület(ek) az utolsó glaciális maximum alatt? (iii) Van-e populációk közötti génáramlás, és ha igen, akkor mely populációk között tapasztalható? (iv) Van-e beltenyésztettség a populációkban?

2.7. Globális természetvédelmi helyzet értékelése

A *Vipera graeca* a vizsgálatainkat megelőzően nem szerepelt az IUCN Vörös Listáján, de szűk elterjedése alapján várható volt, hogy nagyobb kihalási kockázatú kategóriába tartozhat. A természetvédelmi helyzet értékelésének célja volt (i) a *V. graeca* IUCN Vörös Lista szerinti fenyegetettségi kategóriájának meghatározása a rendelkezésre álló adatok alapján és a (ii) a bizonyítható és potenciális veszélyeztető tényezők feltárása.

2.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás

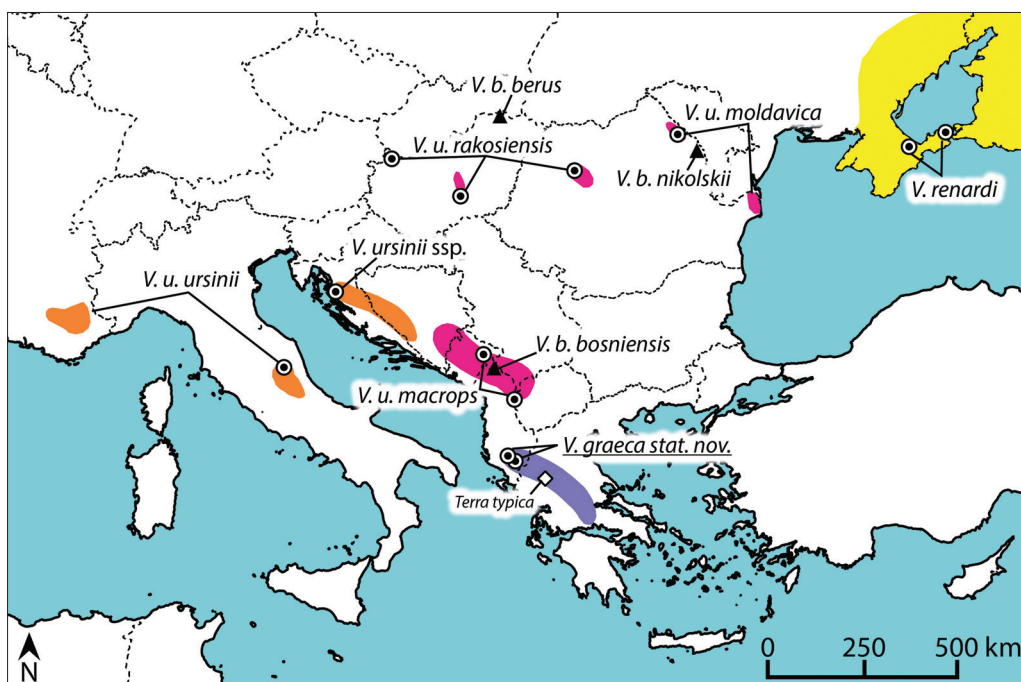
A nagy felbontású ökológiai niche modellek használatának és a természetvédelmi helyzetet meghatározó veszélyeztető tényezők térbeli mintázatainak elemzésének céljai voltak (i) a *Vipera graeca* hosszú távú megőrzése szempontjából kulcsfontosságú területek azonosítása, (ii) a prioritás területek jelenlegi védett területekkel való lefedettségének meghatározása és (iii) a prioritást befolyásoló természetvédelmi értékesség változók közötti kapcsolatok feltárása.

3. Anyag és módszer

3.1. Filogenetika és taxonómia

3.1.1. Mintavétel

A filogenetikai és molekuláris taxonómiai vizsgálatban két albániai *Vipera [ursinii] graeca* mintát elemeztünk, amelyek mtDNS ND4 haplotípusa megegyezik a legdélebbre eső görög populációéval, ezért alkalmasak a *terra typica* lokalitáson található populáció reprezentálására (CYT B, ND4; Ferchaud et al. 2012; Mizsei et al. 2016). További mintákat használtunk fel az alábbi hegyvidéki vipera populációkból: *V. ursinii macrops* (Albánia, Montenegró), *V. u. ursinii* (Olaszország), *V. ursinii* ssp. (leíratlan taxon Horvátországból); és az alábbi síkvidéki populációkból: *V. u. moldavica* (Románia), *V. u. rakosiensis* (Magyarország, Románia), *V. renardi* (Krim). Külcsoportnak a keresztes vipera három alfaját vontuk be: *V. berus berus* (Magyarország), *V. b. bosniensis* (Albánia) és *V. b. nikolskii* (Románia). A minták gyűjtési helyeit és a taxonok hozzávetőleges elterjedését az 3.1. ábra mutatja be.



3.1. ábra. A vizsgálatban mintázott populációk elhelyezkedése, és a különböző taxonok hozzávetőleges elterjedési területe. Körökkel a *Vipera ursinii-renardi* fajcsoport taxonjai, háromszöggel a külcsoportot jelöltem. A színek megegyeznek a mitokondriális kládok 4.1. fejezet ábráin alkalmazott színekkel.

3.1.2. DNS kivonás és szekvenálás

Két mitokondriális (CYT B, ND4) és három sejtmagi (BDNF, NT3, PRLR) DNS markert választottunk ki, amelyek alkalmasnak mutatkoztak több hüllőfaj esetében a divergencia szintjeinek elkülönítésére (Townsend et al. 2008, Ferchaud et al. 2012). A mintákból DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen) vagy NucleoSpin Tissue kit (Macherey-Nagel) segítségével kivontam a teljes genomi DNS-t. A polimeráz lánc reakciók (PCR) elvégzése a CYT B és az ND4 mitokondriális markerek amplifikálása Ferchaud et al. (2012) protokollja alapján zajlott. A PRLR és a BDNF sejtmagi DNS markerek esetében a PCR kondíciók a következők voltak: 180 mp 94 °C-on, amelyet követett 40 ismétlésben 94 °C (40 mp), 50 °C (30 mp) és 72 °C (60 mp), végül pedig egy 7 perces elongációs lépés volt 72 °C-on. Az NT3 sejtmagi DNS marker esetében a PCR kondíciók: 180 mp 94 °C-on, amelyet követett 40 ismétlésben 94 °C (40 mp), 48 °C (30 mp) és 72 °C (60 mp), végül pedig egy 7 perces elongációs lépés volt 72 °C-on. A PCR reakciókban alkalmazott primerek a 3.1. táblázatban szerepelnek.

3.1. táblázat. A vizsgálatban alkalmazott primerek.

Primer	Gén	Hivatkozás	Szekvencia
L14724Vb	CYT B	Ursenbacher et al. 2006	5'-GATCTGAAAAACACCGTTG-3'
H15914Vb	CYT B	Ursenbacher et al. 2006	5'-AAATAGAAAGTATCATTCTGGTTTAAT-3'
ND4	ND4	Arevalo et al. 1994	5'-CACCTATGACTACCAAAAGCTCATGTAGAAGC-3'
H12763V	ND4	Arevalo et al. 1994	5'-TTCTATCACTTGGATTGACCA-3'
BDNF_f	BDNF	Townsend et al. 2008	5'-GACCATCCTTTTCCTKACTATGGTTATTTTCATACTT-3'
BDNF_r	BDNF	Townsend et al. 2008	5'-CTATCTTCCCCTTTTAATGGTCAGGTACAAAC-3'
NT3-F3	NT3	Noonan & Chippindale 2006	5'-ATATTCTGGCTTTTCTCTGTGGC-3'
NT3-R4	NT3	Noonan & Chippindale 2006	5'-GCGTTTCATAAAAATATTGTTTGACC-3'
PRLR_f1	PRLR	Townsend et al. 2008	5'-GACARYGARGACCAGCAACTRATGCC-3'
PRLR_r3	PRLR	Townsend et al. 2008	5'-GACYTTGTGRACCTTCYACRTAATCCAT-3'

A PCR termékek tisztítása High Pure PCR Product Purification Kit (Roche) alkalmazásával vagy NucleoFast 96 PCR pléten (Macherey-Nagel) vákuum filterezéssel történt. A ciklus szekvenálás BigDye v1.1 (Applied Biosystems) alkalmazásával történt, a DNS szekvenálás pedig egy ABI 3130cl kapilláris szekvenátoron (Life Technologies) zajlott a Joint Experimental Molecular Unit laborban (Royal Belgian Institute of Natural Sciences).

3.1.3. Filogenetikai elemzések

A reverz és forward szekvenciákat a CodonCode Aligner v5 (CodonCode Corp.) szoftverben állítottuk össze és javítottuk, a bizonytalan pozíciók esetében a

kromatogramokat vizuálisan ellenőriztük a Chromas 2.1.10 (Technelysium) szoftver alkalmazásával. A sejtmagi markerek esetében a kromatogramokon megfigyelt kettős csúcsokat (heterozigóta pozíciók) az IUPAC kódok szerint kódoltuk. A szekvenciák kódoló szakaszain a nukleotid sorrend alapján meghatároztuk az aminosav sorrendet, abból a célból, hogy ellenőrizni lehessen, hogy nincsenek-e benne stop kodonok. A vizsgálatban komplett adathalmazunk keletkezett a két mitokondriális és három sejtmagi DNS markerekből minden taxon és lokalitás esetében, kivéve a külsoportba tartozó *Vipera berus nikolskii* taxont, ahol a CYT B szekvencia hiányzott. A szekvenciákat a GenBank adatbázisban helyeztük el (3.2. táblázat).

3.2. táblázat. A vizsgálatban felhasznált minták listája és a szekvenciák GenBank azonosítója.

Taxon	Populáció	Mitokondriális DNS		Sejtmagi DNS		
		CytB	ND4	PRLP	BDNF	NT3
<i>V. b. berus</i>	Zemplén	JN204721†**	LT220998•	LT221007•	LT220962•	LT220980•
<i>V. b. bosniensis</i>	Prokletije	LT220959•	LT220999•	LT221008•	LT220963•	LT220981•
<i>V. b. nikolskii</i>	Iasi	-	LT221005•	LT221018•	LT220973•	LT220991•
<i>V. u. ursinii</i>	Camerino	FR727041†*	LT221006•	LT221024•	LT220979•	LT220997•
<i>V. ursinii ssp.</i>	Velebit	FR727052†	FR726984†	LT221009•	LT220964•	LT220982•
<i>V. ursinii ssp.</i>		FR727053†	FR726985†	LT221010•	LT220965•	LT220983•
<i>V. u. macrops</i>	Korab	LT220961•	LT221000•	LT221013•	LT220968•	LT220986•
<i>V. u. macrops</i>	Bjelasica	FR727058†*	LT221001•	LT221014•	LT220969•	LT220987•
<i>V. u. macrops</i>		FR727059†*	LT221002•	LT221015•	LT220970•	LT220988•
<i>V. u. rakosiensis</i>	Bugac	FR745956†	FR745905†	LT221019•	LT220974•	LT220992•
<i>V. u. rakosiensis</i>	Cicard	FR745989†	FR745901†	LT221020•	LT220975•	LT220993•
<i>V. u. rakosiensis</i>	Hanság	FR745959†	FR745900†*	LT221021•	LT220976•	LT220994•
<i>V. u. moldavica</i>	Iasi	JN204699†*	LT221003•	LT221016•	LT220971•	LT220989•
<i>V. u. moldavica</i>		JN204700†*	LT221004•	LT221017•	LT220972•	LT220990•
<i>V. renardi</i>	Krim	FR745991†*	FR745893†*	LT221022•	LT220977•	LT220995•
<i>V. renardi</i>		FR745992†*	FR745894†*	LT221023•	LT220978•	LT220996•
<i>V. graeca</i>	Dhëmbel	LT220960•	LN835177•	LT221011•	LT220966•	LT220984•
<i>V. graeca</i>	Trebeshinë	HG940677•*	HG940672•	LT221012•	LT220967•	LT220985•

†Gvoždík et al. 2012; ‡Ferchaud et al. 2012; •Mizsei et al. 2016, 2017

* nem azonos egyed a nDNS szekvenálással, de azonos populáció,

** nem azonos egyed a nDNS szekvenálással, de azonos taxon; - hiányzó szekvencia.

Az allél hálózatok létrehozásához azok a szekvenciák, ahol több, mint egy heterozigóta pozíció volt (BDNF, NT3, PRLR markerek), a PHASE 2.1.1 (Stephens et al. 2001) szoftverrel kerültek feloldásra, amelyhez a szekvenciák előkészítése a SeqPHASE (Flot 2010) szoftverrel történt. A PHASE 2.1.1 szoftver futtatása az alapbeállításokkal történt, kivéve a valószínűségi küszöbértéket, amelyet 0,7-re állítottunk. A sejtmagi markerek haplotípus hálózatait statisztikus parszimónia módszerrel, 95% kapcsolódási küszöb mellett rekonstruáltuk a TCS 1.21 (Clement et al 2000) szoftver alkalmazásával.

A filogenetikai elemzés a teljes adathalmazon egyidejűleg zajlott a PartitionFinder v.1.1.0 (Lanfear et al. 2012) szoftverrel azonosított gén partíciókra. A PartitonFinder elemzés külön-külön lett futtatva a következő paraméterek szerint, beleértve a gén partíciók modell becsléseit: Bayes-féle megközelítés (BA); összes modell; BIC modell szelekció, „greedy scheme” keresés; adat blokkok kodonok szerint markereként. A legjobb particionálás és szubsztitúciós modellek: CYT B 1. pozíciója (TrN), CYT B 2. pozíciója (HKY +I), CYT B harmadik pozíciója (HKY), ND4 1.+3. pozíciója (HKY +I), ND4 2. pozíciója (HKY +G), BDNF (K80), NT3 (K80), PRLR (TrN). A maximum likelihood (ML) elemzést az előbbiek szerint végeztük, ahol egy partíció esetében a legjobb modell a GTR+G+I volt. A változók száma (V) és a parszimónia informatív helyek (Pi) számítása a DnaSP 5.10 szoftverrel történt (Librado & Rozas 2009).

A vizsgált populációk filogenetikai kapcsolatainak feltárásához elemeztük az összesen 1788 bp hosszú mitokondriális és 1715 bp hosszú sejtmagi szekvencia adatainkat. A vizsgált populációk filogenetikai pozíciójának meghatározásához a saját CYT B adatainkkal együtt Ferchaud et al. (2012) adatait újraelmeztük, amelyet kiegészítettünk a korábbi vizsgálatból hiányzó *V. anatolica* szekvenciával is (Zinenko et al. 2015). A mitokondriális filogenetikai fákat BA és ML elemzéssel hoztuk létre MrBayes 3.2.1 (Ronquist et al. 2012) és RAxML 8.0 (Stamatakis 2014) szoftverekben. A BA elemzést a következőképpen állítottuk be: két külön futtatás, négy láncsal minden futtatáshoz, 10 millió generációval, minden 100. generációt mintázva. A fák első 20%-át figyelmen kívül hagytuk (burn-in) a log-likelihood értékek alapján (minden paraméternek 200 < effektív mintanagysága volt), a Tracer 1.6 szoftver segítségével (Rambaut et al. 2013). A többség-szabály alapú konszenzus fa a burn-in utáni minták alapján készült és a poszterior valószínűségeket a bármely kládot azonosító minták gyakorisága alapján számítottuk. Ugyanezt az eljárást alkalmaztuk az összes gént tartalmazó összefűzött (concatenated) 3503 bp hosszú adatsoron. Azokat az elágazási pontoknak tekintettük erősen támogatottnak, amelyek poszterior valószínűség (pp) támogatási értéke ≥ 0.95 . Az ML kládok támogatottságát 1000 bootstrap pszeudoreplikátum alapján számítottuk.

A heterozigóta pozíciók alapján feloldott adatsorral készített filogenetikai hálózatot a NeighborNet algoritmust (Bryant & Moulton 2004) alkalmazva hoztuk létre a SplitsTree 4.10 (Huson & Bryant 2006) szoftverben. A hálózat struktúrájának támogatottságát 1000 bootstrap pszeudoreplikátum alapján számítottuk. Azokat a csomópontokat tekintettük támogatottnak, amelyek bootstrap értéke $> 70\%$ volt. Ez a fajta filogenetikai hálózat kifejezetten alkalmas a konzisztens vagy ellentmondó információk megjelenítésére az adatsorokban (Huson & Bryant 2006).

Koaleszcencia-alapú faj-fa becslést (Species Tree Estimation, STE) is végeztünk a filogenetikai hálózathoz használt adatsoron a *BEAST v.1.8.0 (Drummond et al. 2012) szoftverrel. Mivel a *BEAST nem feltételez rekombinációt a lókuszon belül (Heled & Drummond 2010), ezért teszteltük a rekombináció jelenlétét az összes sejtmagi lókuszon az RDP4 (Martin et al. 2010) szoftverrel. A mitokondriális és sejtmagi DNS markerek illesztéseit külön-külön importáltuk a BEAUTI 1.7.5 (Drummond et al. 2012) szoftverbe. Az elemzést megelőzően a heterozigóta sejtmagi markeret feloldottuk a fentebb leírtak szerint. Három egyedi futtatást végeztünk 5×10^7 generációval, 5000 generációnkénti mintavétellel. A megfelelő szubsztitúciós modellek a fentebbiek szerint voltak meghatározva, a priorok pedig az alábbiak szerint vagy az alapbeállítás szerint voltak beállítva: Koaleszcencia-Yule speciációs folyamat; random kezdő fa, szubsztitúciós ráta = 1; „strict clock”; alap szubsztitúció Uniform (0, 100); alfa Uniform (0, 100); kezdő szubsztitúciós ráta = 0,5; evolúciós órák ráta Uniform (0, 1). A szubsztitúciós modellek és evolúciós órák paraméter értékei függetlenek voltak a partíciók között, míg a mitokondriális partíciók fái kapcsolva voltak. Minden STE futtatás vizsgálva volt a Tracer 1.6 szoftverrel, amely alapján a log-likelihood állandósága, a konvergencia és az effektív mintanagyság megfelelő minden paraméter esetében (poszterior effektív mintanagyság > 300). Az ultrametrikus fa létrehozásához a *BEAST csomag LogCombiner és TreeAnnotator funkcióit alkalmaztuk minden futtatás mintáinak 10%-ának eldobásával és a kronogram létrehozásával. A maximális klád megbízhatósági fa (maximum clade credibility tree) létrehozása is a TreeAnnotator-ral történt a mintázott fák alapján. A maximális klád megbízhatósági fa mellett, a minden futtatás összes burn-in után mintázott fát (27 000 fa) megjelenítettünk a DensiTree 2.1.11 (Bouckaert 2010) szoftverrel, ahol azokat az elágazási pontoknak tekintettük erősen támogatottnak, amelyek pp támogatási értéke $\geq 0,95$.

3.2. Elterjedés feltárása

3.2.1. Előfordulási adatok

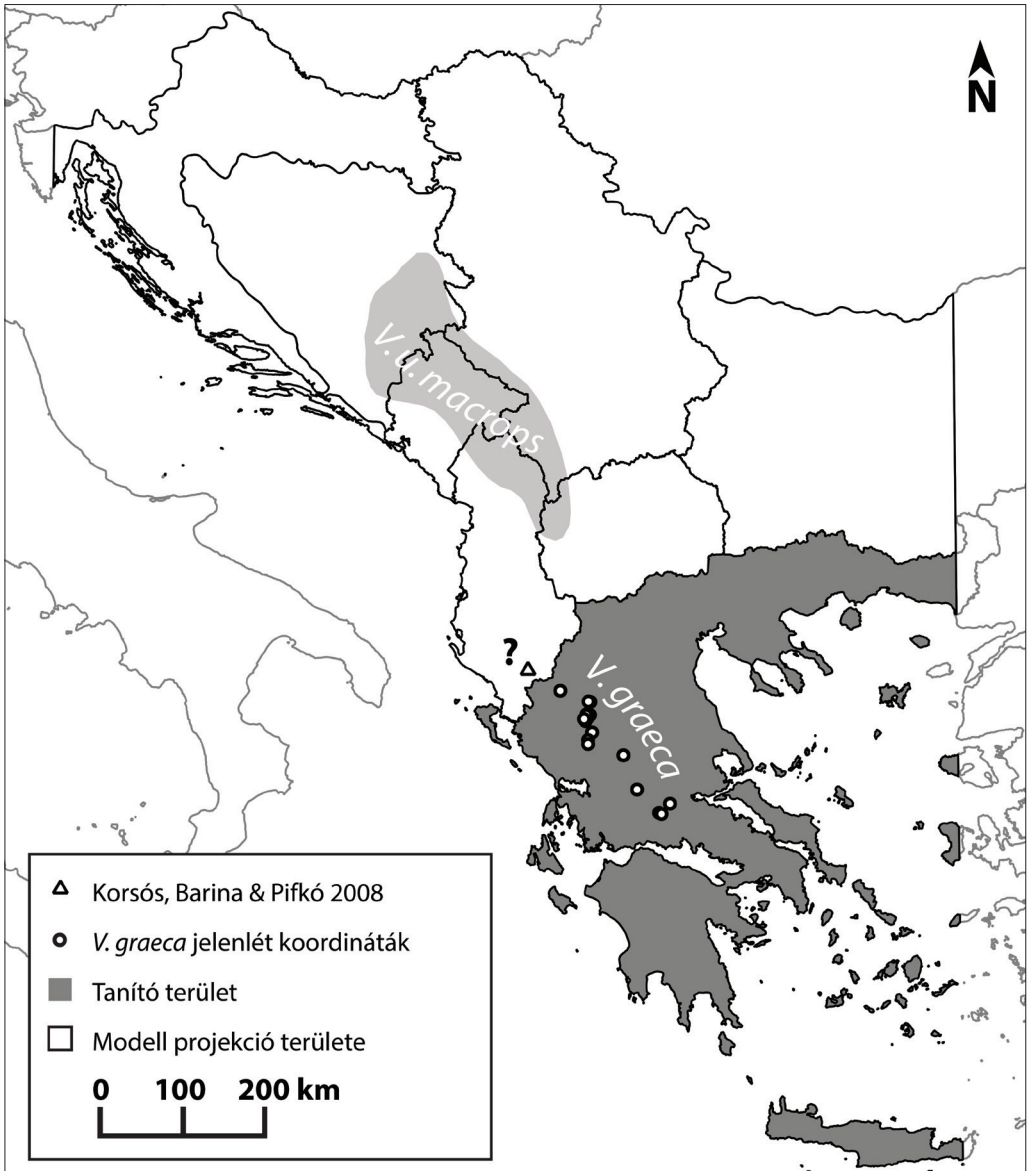
A saját terepi adatgyűjtéseket megalapozó elterjedési modellhez irodalmi (Dimitropoulos 1985, Chondropoulos 1989, Nilson & Andrén 1988, 2001) és személyes közlésekből (M. Schweiger és J. Speybroeck) származó előfordulási adatokat használtunk fel. Ennek az elterjedési modellnek a létrehozásakor (2010) az egyetlen Albániában (Nemerçké hegység) rögzített előfordulást (Korsós, Barina & Pifkó 2008) kizártuk a felhasznált előfordulási adatok közül, a megfigyelt vipera egyed részletes morfológiai leírásának hiánya, az egyed különösen nagy testhossza és azon ellentmondás miatt, hogy a

korábbi irodalmak a *Vipera ursinii macrops* taxont említik ebből az országból (Kopstein & Wettstein 1920, Bruno 1989, Haxhiu 1998). Az irodalmi adatok esetében nem álltak rendelkezésre koordináták, ezért a lelőhelyek leírása alapján műholdfelvételeken (Google Earth, Google Inc.) azonosítottuk a valószínűsíthető élőhelyeket, amelyen belül adatonként egy-egy random koordinátát választottunk ki. Ez a georeferálási módszer alkalmasnak bizonyult olyan esetekben, ahol koordináták nem állnak rendelkezésre (Boakes et al. 2010). A georeferálás eredményeként nyolc görögországi hegységből sikerült előfordulási adatokat gyűjteni: Koziakas (n = 1), Lakmosz (n = 8), Metsovon (n = 3), Oeti (n = 1), Tsouka Karali (n = 1), Tzoumerka (n = 3), Tymfristos (n = 1), Vardoussia (n = 2) (3.2. ábra)

3.2.2. Klimatikus változók

A bioklimatikus változókat (BIOCLIM1-BIOCLIM19, n = 19) minimum hőmérséklet, a maximum hőmérséklet és a csapadékösszeg havi bontású értékeiből számítjuk, hogy biológiailag értelmezhetőbb változókat hozhassunk létre (Busby 1991). A bioklimatikus változókat széles körben alkalmazzák az ökológiai niche modellezése során (Araújo et al. 2006), és ezen predikciók megalapozottságát több európai viperafaj esetében is bizonyították (Martínez-Freiría et al. 2008, Scali et al. 2011, Martínez-Freiría 2015).

Az elterjedési modellben alkalmazott klimatikus magyarázó változókat a WorldClim 1.4 adatbázisból töltöttük le (<http://www.worldclim.org>, Hijmans et al. 2005) 30' felbontásban (raszter méret ~ 0,7×0,7 km a vizsgálati területen). A klimatikus változók kiválasztása az alpin hüllőkkel kapcsolatos ökológiai ismeretek alapján történt (Monasterio et al. 2009) és a változók közötti korreláció alapján. A multikollinearitás elkerülése érdekében az erősen korreláló változókat ($r > 0,75$) kizártuk a modellezésből (Stohlgren et al., 2010, Elith et al. 2011), amelynek eredményeként négy változót alkalmaztunk a modellezésben: évi átlaghőmérséklet (BIO1), hőmérséklet szezonális (BIO4), évi átlag csapadékmennyiség (BIO12) és csapadék szezonális (BIO15). A hőmérséklet fontos limitáló faktora az éves aktivitási periódusnak az ektoterm élőlények esetében, míg a csapadék mennyisége és eloszlása meghatározó szerepű a vegetáció típus és szerkezet kialakításában. A *Vipera graeca* előfordulásai a fahatár fölött találhatók, ezért a tengerszint feletti magasság fontos magyarázó változónak tűnt a modellezéshez, azonban a BIO1 változóval való erős korrelációja miatt kizártuk.



3.2. ábra. A modellezéshez felhasznált előfordulási adatok és a vizsgálati terület lehatárolása. A halványszürke poligon a *Vipera ursinii macrops* hozzávetőleges elterjedési területét mutatja, amit az előfordulása földrajzi közelsége miatt tüntettünk fel.

3.2.3. Elterjedésmodellezés

Az elterjedési modell létrehozásához a MaxEnt 3.3.3e (Phillips et al. 2006) szoftvert használtuk. Mivel a modellezéshez használt minden előfordulási adat Görögországban

helyezkedik el, ezért Görögország szárazföldi területének nagy része volt a modell tanító területe, ahol a random pszeudo-abszencia pontok kijelölésre kerültek a modellezés során. A modell illesztés során pedig a modell a Balkán-félsziget területére lett projektálva (Horvátország, Bosznia-Hercegovina, Montenegró, Szerbia, Koszovó, Albánia, Bulgária, Görögország, 3.2. ábra). A modell jelenlét/hiány közötti diszkriminatív képességét az Area Under Curve (AUC) számítással teszteltük. Az AUC 0-1 közötti értékeket vehet fel, ahol 1 a tökéletesen illeszkedő predikciót, 0,5 és az alatt pedig a randomnál nem jobb predikciót jelent (Fielding & Bell 1997, Franklin 2009). A magyarázó változók fontosságának meghatározása a MaxEnt „jackknife” funkciójával történt. A modell futtatása a MaxEnt alapbeállításával történt, kivéve a „clamping” funkciót, amely a tanító és projekciós területek közötti eltérés miatt volt szükséges. Az elterjedési modell térbeli predikciójához logisztikus kimenetet használtunk, amely 0-1 között értékeken adja meg a klíma alkalmasság becslését.

3.2.4. Elterjedési modell terepi tesztelése

Az elterjedési modell (lásd 4.2. fejezet) terepi tesztelésére a modell predikciója alapján kiválasztottunk 10 különálló hegységet Dél-Albániában, ahol korábban még nem volt ismert a *Vipera graeca* vagy más *Vipera ursinii-renardi* komplexbe tartozó taxon előfordulása. Továbbá, a modell terepi tesztelésébe bevontuk a Nemerçké hegységet, ahonnan Korsós et al. (2008) jelezték a faj előfordulását. A potenciális élőhelyek felmérésére 2010-2014 között több terepi expedíció során került sor.

Mivel a viperák észlelhetősége általában meglehetősen alacsony, ezért becsültük az észlelési valószínűséget, hogy milyen hosszúnak kell lennie egy terepi felmérésnek annak érdekében, hogy megbizonyosodhassunk a faj jelenlétéről vagy hiányáról. Az észlelési valószínűség becsléséhez GPS készülékekkel (Garmin Ltd., Schaffhausen, Switzerland) rögzítettük a felmérők bejárési nyomvonalát a potenciális élőhelyeken. Annak tesztelésére, hogy a nyomvonal hossza miként prediktálja az észlelési valószínűséget (a jelenlét kimutathatóságát) általánosított lineáris kevert modellt (Generalized Linear Mixed-effects Model, GLMM) alkalmaztunk, binomiális hiba eloszlással, az lme4 csomag glmer funkciójával (Bates et al. 2014) R környezetben. A modellben a viperá jelenlét-hiány adat volt a függő változó, míg a nyomvonal hossza a magyarázó változó. A felmérő személye és a lokalitás random faktorok voltak, a nem független megfigyelésekre való kontrollálás céljából.

3.2.5. Taxon azonosítás

Minden egyes megfogott viperánál rögzítettük a dátumot, az időpontot, a koordinátát, meghatároztuk a nemet, lemértük a teljes testhosszt, a farokhosszt és a testtömeget. Az egyedeket befotóztuk úgy, hogy az összes egy síkban látható

és rögzíthető külső morfológiai jelleg dokumentálva legyen (3.3. ábra). Ezek közül kivételt képeztek a dorzális pikkely sorok, melyeket kézzel számoltunk le az egyedeken. Az egyedektől szövetmintát vettünk (ventrális vagy caudális pajzs), amit a további feldolgozásig 96%-os etanolban tároltunk.



3.3. ábra. Példa a külső morfológiai jellegek dokumentálására.

A morfológiai azonosításhoz a fotóval dokumentált jellegeket (*preventralia*, *ventralia*, *subcaudalia*, *apicalia*, *supralabialia*, *sublabialia*, *circumocularia*, *lorealia*, korona pajzsok) az ImageJ 1.47v (W. Rasband, NIH, USA) segítségével számoltuk le. A morfológiai azonosítás a taxon leírás alapján történt (Nilson & Andrén 1988).

A morfológiai azonosítás megerősítése és a genetikai változatosság jellemzése céljából megszekvenáltuk a NADH dehidrogenáz 4-es alegység (ND4)

mitokondriális markert. A ventrális vagy kaudális pajzsokból származó szövetminták feltárása, a teljes DNS izolálása, PCR amplifikációja, szekvenálása és a szekvenciák feldolgozása a 3.1.2. fejezetben leírtak szerint történt. A minták közötti kapcsolatok feltárására median-joining haplotípus hálózatot használtunk, amely a Network v4.6.1.3 (www.fluxus-engineering.com) szoftverrel készült.

3.3. Jelenlegi és jövőbeli elterjedés

3.3.1. Előfordulási adatok

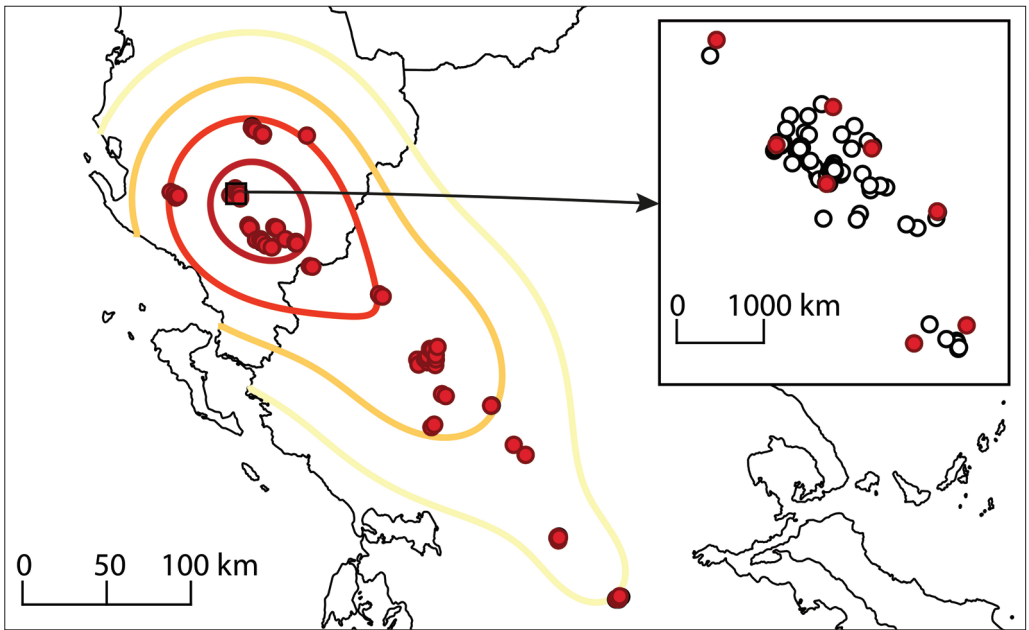
Első lépésben összegyűjtöttem a *Vipera graeca* az elemzésig (2017) rögzített összes elérhető előfordulási adatát ($n = 351$), melyből 292 volt saját gyűjtés (3.4. ábra). A térbeli mintavételi torzítás minimalizálása érdekében az előfordulási adatokból létrehoztam egy almintát. Ehhez egy térbelileg kiegyensúlyozott mintavételt végeztem el úgy, hogy kiválasztottam a legtöbb adatpontot, amelyek egymástól legalább 750 m távolságra helyezkednek el, majd a klimatikus változók térbeli felbontásán végeztem egy szűrést, hogy cellánként ($\sim 0,7 \times 0,7$ km) maximum egy pont szerepeljen az előfordulási adatok között. Ennek eredményeként 71 előfordulási adatot azonosítottam, amelyek elterjedése és denzitása térben kiegyenlített volt és a következőkben ezeket használtam az elterjedési modellek létrehozására (3.4. ábra).

Az elemzésben felhasználtam valós hiány (abszencia) adatokat is ($n = 55$), amelyek olyan területekről származnak, ahol a faj az élőhelyi adottságok hiánya miatt nem fordul elő, vagy ahol más rokon faj él (*Vipera ursinii macrops*), amellyel szüntopikusan nem fordul elő.

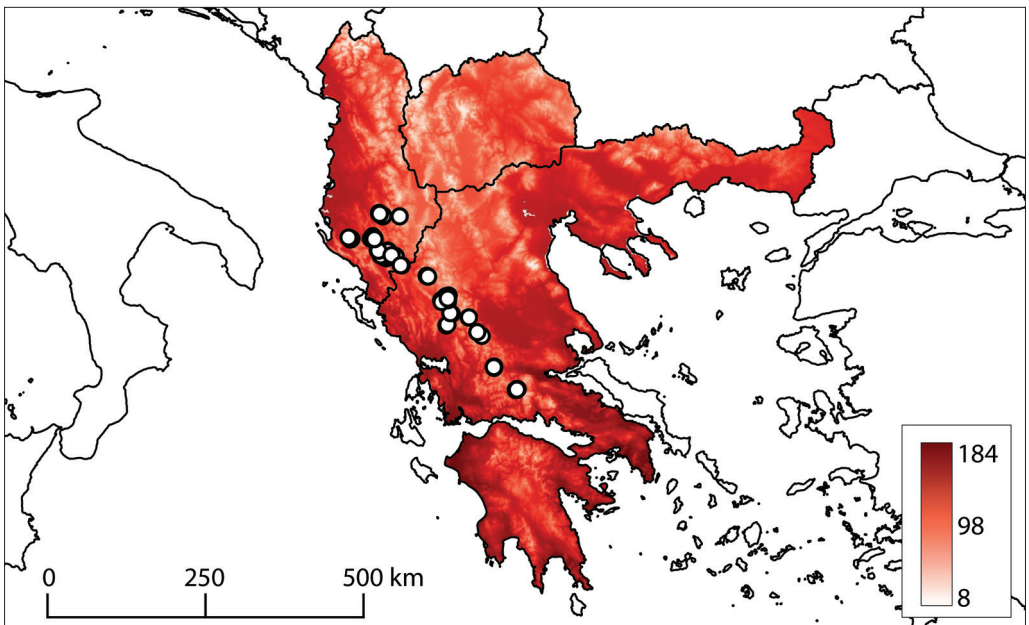
3.3.2. Klimatikus változók

Az elemzésben ugyanazt a négy bioklimatikus változót alkalmaztam, amelyek kiválasztása a 3.2.2. fejezetben szerepel, és 11 új *Vipera graeca* populáció megtalálását tették lehetővé (4.2. fejezet).

A jelen klímára vonatkozó bioklimatikus változókat a WorldClim 1.4 adatbázisból töltöttem le (www.worldclim.org), 30' felbontásban (Hijmans et al. 2005). Ezek a változók 1950-2000 között, világszerte rögzített havi lebontású mérések 50 évi átlagából kiszámított, térben interpolált, domborzatra korrigált fedvényeiből származnak (későbbiekben 2000). A modellezésre kiválasztott területet az Albánia, Görögország és Macedónia határain belül eső terület képezte (3.5. ábra).



3.4. ábra. A görög karsztvipera jelenlét adatainak térbeli eloszlása (vörös pontok), a pontok relatív sűrűségének hígítási térképe (narancssárga = alacsony, vörös = magas mintavételi ráfordítás); jobb felső részlet: példa a térbelileg kiegyensúlyozott mintavételre (fehér pontok = összes adatpont; vörös pontok = kiegyensúlyozott minta).



3.5. ábra. Példa a vizsgálati terület lehatárolására az éves átlaghőmérséklet (BIO 1; átlag $\times$ 10) klimatikus változó ábrázolásával bemutattva.

A jövőbeni körülményekre kivetített klimatikus változókra az International Panel for Climate Change (IPCC) 4. jelentésében közzétett projekcióinak klíma-adatait használtam, amelyek a Global Circulation Model adatbázisból származnak (www.ccafs-climate.org). A felhasznált jövőbeli klímára vonatkozó adatok a jelen idejűvel (30') azonos felbontásúak és négy periódusra vonatkoznak (2020-as, 2040-es, 2060-as, 2080-as évtizedek) három globális cirkulációs modell (GCM) szerint (CSIRO Mk 3, Gordon et al. 2002; MIROC 3.2, Watanabe et al. 2011; HadCM 3, Collins et al. 2001). Ahhoz, hogy modellezhessük a klíma jövőbeni alakulását, ismernünk kell az emberi tevékenység által a légkörbe juttatott üvegházhatású gázok mennyiségét, ezért különböző kibocsátási forgatókönyveket dolgoztak ki. Az elemzésben két Special Report on Emissions Scenarios (SRES) forgatókönyv alapján modellezett jövőbeni klíma adatokat használtam (Carter 2007). Az A1b forgatókönyv azt feltételezi, hogy (i) az emberi populáció növekedése a jelenlegi tendenciát követi a század közepéig, majd csökken, (ii) az energia igény maximális marad és (iii) a fosszilis és nem-fosszilis energiahordozók aránya kiegyenlített lesz. A B1 forgatókönyv egy fenntartható jövőképet ír le, amely szerint (i) az emberi populáció mérete hasonló lesz a jelenlegihez, (ii) az energia igény minimális lesz, és (iii) a kibocsátások is a minimumra csökkennek az új hatékony technológiák elterjedésének köszönhetően. Összességében tehát egy pesszimista (A1b) és egy optimista (B1) forgatókönyv három különböző globális cirkulációs modellje alapján készült, négy időszakra vetített (2020, 2040, 2060, 2080) éghajlati adatai alapján számított bioklimatikus változókat használtam fel a dolgozatban. A változók térbeli lehatárolása megegyezett a jelen idejű változók lehatárolásával (3.5. ábra).

3.3.3. Elterjedésmodellezés

Az elterjedési modelleket a BIOMOD2 csomag alkalmazásával készítettem az R statisztikai környezetben (R Core Team 2016), amely lehetővé teszi több modellező algoritmus futtatását, és ezek alapján együttes modell (ensemble model) összeépítését és projektálását térben és időben (Thuiller et al. 2012). Öt különböző algoritmust alkalmaztam: két lineáris modellt (GLM: általánosított lineáris modellek; GAM: általánosított additív modellek) és három gépi tanuláson alapuló modellt (ANN: mesterséges neurális hálózatok; RF: "véletlen erdők"; MaxEnt: maximum entrópia), annak érdekében, hogy az algoritmusok különbözőségéből fakadó bizonytalanságokat minimalizáljam. A kiválasztott algoritmusok hatékony predikciós erejét korábbi vizsgálatok széles körben bizonyították (Carvalho et al. 2010, Martínez-Freiría 2015, Mizsei et al. 2016). A modell algoritmusokat az alapbeállítás paramétereivel alkalmaztam (Thuiller et al. 2012).

Az elterjedési modellek alapvetően a jelenlét és hiány (presence/absence) adatok és az ökológiailag releváns környezeti változók, esetemben klimatikus változók közötti összefüggést keresik és ez alapján becsülik az ökológiai niche-t. Az előfordulási adatok gyűjtésének módszeréből (pl. klasszikus faunisztika) fakadóan általában hiány adatok nem állnak rendelkezésre, ezért kénytelenek vagyunk pszeudo-abszencia pontokat alkalmazni. A pszeudo-abszencia pontok létrehozása általában valamilyen random mintavétellel történik, ám számuk és elhelyezkedésük befolyásolja a modellek pontosságát (Elith et al. 2010). A pszeudo-abszencia pontok számának növelésével növelhetjük a modell jóságát, viszont ha a pontok olyan területekre esnek, ahol a faj valójában előfordul, de ez nem ismert (= nincs jelenlét), akkor torzítani fog a modellünk (Anderson & Raza 2010). Jelen dolgozatban 10 különböző prezencia/pszeudo-abszencia adathalmazt generáltam (PA dataset), amelyekben a pszeudo-abszencia pontok ($n = 10\,000$) az ismert előfordulásoktól minimum 5 km távolságra, maximum a vizsgálati terület kiterjedésének határain belül random helyezkednek el. A pszeudo-abszencia pontok magukban foglalták a valódi abszencia pontokat is ($n = 55$).

Tíz ismétlést futtattam, mind a tíz pszeudo-abszencia adathalmazra, mind az öt kiválasztott modell algoritmussal, amely összesen 500 modellt eredményezett. A jelenlét adatokat minden modellenél random módon, 70-30% arányban kettéosztottam, ebből a pontok 70%-a a tanító adatokat képezte, a többi 30% pedig a tesztelő adatokat. A magyarázó változókat a jelen klímára vonatkozó bioklimatikus változók képezték. Az ismétléseket újraskáláztam egy binomiális GLM segítségével, hogy azonos skálán legyenek összehasonlíthatóak (Thuiller et al. 2012). Az egyedi modelleket a True Skill statisztikával értékeltem (TSS), amely a helyesen prediktált jelenlét és hiány arányát méri (Allouche et al. 2006), és csak azokat a modelleket vetítettem ki a különböző idősíkokra, amelyek TSS értéke nagyobb volt, mint 0,95.

Minden idősíkra (~ 2000, 2020, 2040, 2060, 2080) és azok különböző forgatókönyveire elkészítettem a modellek projekcióit. A projekciókban minden modell replikátum szerepelt és azokból egy-egy konszenzus-projekció készült egy egyszerű szavazás alapján, aszerint, hogy egy adott térbeli cellára hány modell prediktált jelenlétet vagy hiányt. A projekciókból bináris térképeket készítettem, úgy, hogy csak azok a cellák maradjanak meg, amelyek esetében konszenzus volt a modellek között.

3.3.4. Az elterjedés időbeli változásának elemzése

A prediktált élőhelyek tér- és időbeli folytonosságát az átfedő foltok folytonosságával jellemeztem. A konszenzus projekciókat poligon típusú shape fájl formátumba konvertáltam. A jelen időre (2000) vonatkozó projekció fedvényében csak az ismert előfordulásokat tartalmazó alkalmas foltokat hagytam meg, mivel a többi

potenciális folton eddig nem sikerült kimutatni a fajt, és nagy valószínűséggel azokon nem is fordul elő. A jelen klímán (~2000) elfoglalt foltok alapján kijelöltem a 2020-as projekción azokat a foltokat, amikkel van átfedés, mivel nem feltételezünk távoli diszperziót. Ugyanígy végighaladtam az összes szomszédos idősí-k-páron (pl. 2020~2040; 2040~2060...), így megkapva azokat a potenciálisan alkalmas foltokat, amelyeknek volt korábban kapcsolata a jelenlegi populációkkal, így azonosítva az alkalmas élőhelyet nyújtó mikro-refúgiumok elhelyezkedését.

A fentebbiek alapján leválogatott foltok területét kiszámítottam az ETRS89-LAEA területtartó vetületi rendszerben, amellyel jellemeztem a potenciálisan alkalmas élőhelyfoltok időbeli változását. Mivel az alkalmas foltok a különböző projekciókban több kisebb foltra esnek szét, így a poligonok számával jellemeztem az élőhelyfragmentáció mértékét.

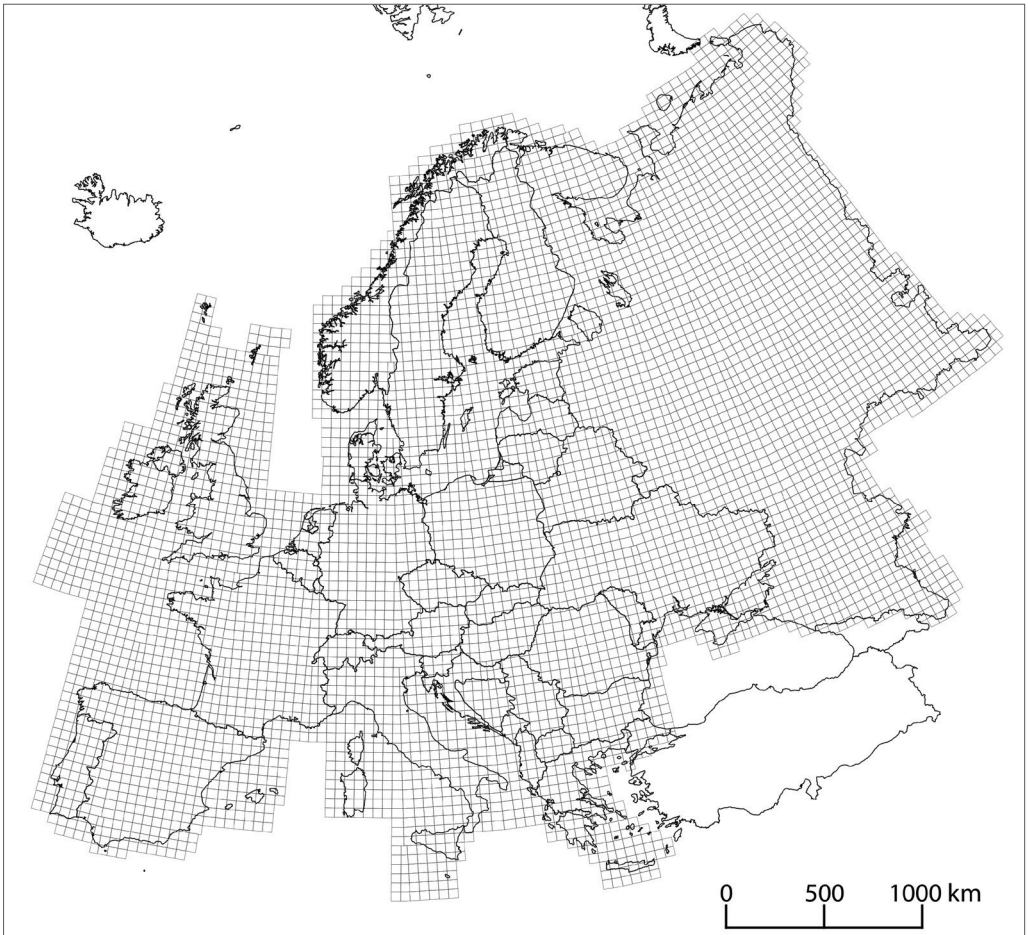
Az alkalmas élőhelyek altitudinális elterjedése alapvető kérdés, mivel a klímaváltozás során azt várjuk, hogy az élőhelyek a hideg klímát követve egyre magasabbra tolódnak. A felfelé csúszást viszont az adott hegy limitált magassága akadályozhatja. Ennek vizsgálata céljából kiszámoltam a projekciók poligonjainak területére eső, nagy felbontású magassági adatok (SRTM 90m; Jarvis et al. 2008) mediánját, így jellemezve egy adott folt magassági elhelyezkedését.

Minden elemzést az R 3.3.1 és a Quantum GIS 2.16.3 szoftverekkel végeztem.

3.4. Atlasz léptékű elterjedés

3.4.1. Vizsgálati terület

A *Vipera graeca* európai, atlasz léptékű elterjedésének frissítését, a másik két *V. ursinii-renardi* komplexbe tartozó fajjal együtt (*V. ursinii* és *V. renardi*) végeztük el az 1. európai herpetológiai atlasz (Gasc et al. 1997) és a 2. (NA2RE) európai herpetológiai atlasz (Sillero et al. 2014a) által lehatárolt területen és meghatározott 50 × 50 km-es rácshálón (3.6. ábra). Az európai herpetológiai atlasz földrajzi határait Mertens & Wermuth (1960) határozták meg, amelyek 45 ország egészére vagy egyes részeire terjednek ki. Részlegesen bevont területek voltak: Törökország északnyugati csücske (Európai Törökország), az Orosz Föderáció területén az Uráltól nyugatra fekvő területek, Azerbajdzsán északkeleti csücske, Grúzia északi határvidéke, Kazahsztán északnyugati csücske, Görögország az Égei-szigeteken és a Dodekanész-szigetek egy részén kívüli területe. Ezeket az Európára vonatkozó korlátokat sok földrajzi atlasz széles körben elfogadja (Cheers 2005).



3.6. ábra. A NA2RE atlasz 50×50 km-es rácshálója és az atlasz földrajzi lefedettsége.

3.4.2. Előfordulások értékelése

Felülvizsgáltuk a *V. ursinii-renardi* komplex jelenlét adatait, megkülönböztetve *V. ursinii*, *V. renardi* és *V. graeca* fajokat, amelyek korábbi atlaszokban nem voltak szétválasztva. A három viperafaj elkülönítését a friss molekuláris eredmények alapján végeztük (Ferchaud et al. 2012, Zinenko et al. 2015, Mizsei et al. 2017). Zinenko et al. (2015) eredményei alapján a *Vipera lotievi* taxont a *V. renardi* szinonimájának tekintettük.

A NA2RE atlasz rácshálójában (i) azonosítottuk azokat a cellákat, ahol az atlasz valamely *V. ursinii-renardi* faj jelenlétét jelölte (= 1, atlasz cella értéke); (ii) ellenőriztük, hogy van-e publikált vagy publikálatlan adat, amely megerősíti a faj jelenlétét (= 1); (iii) azon cellák esetében, ahol korábban az atlasz alapján nem fordul elő *V. ursinii-renardi* faj (= 0), de az adatbázisunk alapján mégis jelen van,

ott új előfordulásként jelöltük meg a cellát ($0 \rightarrow 1$); (iv) ha nem volt fellelhető bizonyíték a faj jelenlétére olyan cellában, ahol a korábbi atlasz jelölte, ott töröltük a jelenlétet (főleg a fajok és előfordulási hely hibás azonosítása miatt) ($1 \rightarrow 0$); (v) azon cellák esetében, ahol bizonyított a jelenlét, de nincs recens megfigyelés, ott „történelmi előfordulás” megjegyzést adtunk a cellához, mivel ezek nagy valószínűséggel mára eltűnt populációk előfordulásait jelölik; végül (vi) minden cella esetében rögzítettük a cella értékében bekövetkező változás irányát.

Az előfordulások revíziója során felhasználtunk több irodalmi forrást (Sukhov 1928, Bannikov et al. 1977, Nilson & Andrén 2001, Vlasov & Vlasova 2001, Dotsenko 2003, Krecsák, Zamfirescu & Korsós 2003, Filippi & Luiselli 2004, Ferri & Marconi 2006, Ghira 2007, Vedmederja et al. 2007, Zinenko & Bakiev 2007, Ferri & Pellegrini 2008, Seljunina 2008, Kotenko & Kukushkin 2008, 2009, Strugariu et al. 2011, Zamfirescu et al. 2012, Cogălniceanu et al. 2013, Debelo & Chibilyov 2013, Frolova & Klomov 2013, Jelić et al. 2013, Lyet et al. 2013, Bakiev et al. 2015, Zinenko et al. 2015, Tupikov & Zinenko 2015, Péchy et al. 2015, Bakiev et al. 2016, Mizsei et al. 2016), múzeumi gyűjteményeket (The M. Shcherbak Zoological Museum, National Museum of Natural History at the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev; The Museum of Nature at V. N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine), valamint saját publikálatlan adatokat.

Minden jelenlétet mutató cella esetében rögzítettük az utolsó észlelés vagy példány gyűjtési évét, egyes publikált adatok esetében, ahol ez hiányzott, ott a hivatkozott publikáció évét rögzítettük. Minden olyan lokalitást, ahol nincs 1992-nél frissebb adat, azt történelmi előfordulásnak tekintettük.

3.5. Táplálkozásbiológiai vizsgálat

3.5.1. Mintavételi terület és ürülminta gyűjtés

A *Vipera graeca* táplálkozásbiológiai feltárása az összes ismert populációból származó, 2013-2018 között, non-invazív módon gyűjtött ürülminták vizuális elemzésével történt. Ma már számos fejlett módszer érhető el a táplálkozás vizsgálatára (stabil izotópok, zsírsav-vizsgálatok, DNS alapú módszerek), azonban az ürülminták vizuális feltárásának több előnye is van, mint pl. a mintagyűjtés, tárolás és feldolgozás egyszerűsége, és ízeltlábúak esetében a prédák faj-azonosítása mellett lehetőség van a préda korának, ivarának számosságának a meghatározására is, ezért máig széles körben alkalmazott módszer.

A vizsgált vipera populációk élőhelyein intenzív keresőmunkát végeztünk, összesen kb. 5700 embernapnyi mintavételi ráfordítással a viperák aktivitási periódusában április és szeptember között. A vipera egyedeket befogtuk és átmenetileg

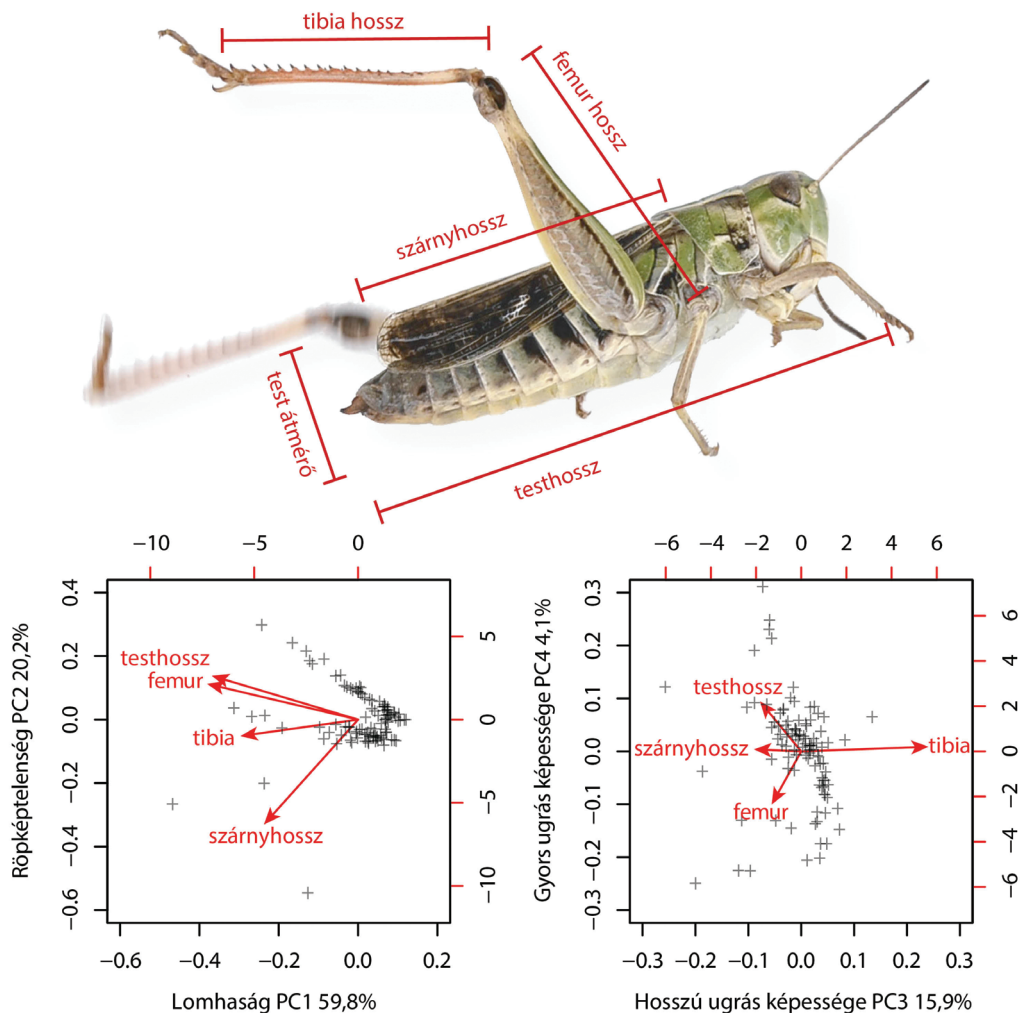
egyedileg elkülönítve szövetszákokban tartottuk őket általában 2-4 napig (min. 1, max. 5 napig), annak érdekében, hogy a tápcsatorna tartalmát kiürítsék. Több egyed a biometria adatok (orrtól a kloákáig mért testhossz [snout-vent length, SVL], fejszélesség, azonosító fotók) rögzítése során spontán ürített. Azon egyedek esetében, amelyek nem ürítettek, az elengedést megelőzően a hasi oldalt kitapogattuk, hogy megtudjuk, van-e bennük táplálék vagy üres a tápcsatornájuk. Az adatgyűjtést követően minden egyedet a befogási ponton szabadon engedtünk. Az ürülmintákat 96%-os etanolban tartósítottuk.

3.5.2. Prédakínálat és prédajellegek

A *Vipera ursinii-renardi* komplex táplálkozása (1.1. táblázat) alapján várható volt, hogy a *V. graeca* táplálékát is főként Orthoptera fajok képezik, ezért Orthoptera mintavételt is végeztünk. A prédakínálat becsléséhez és az ürülékben talált préda-maradványok meghatározásához minden vipera egyed befogási pontja körül egy 5×5 m méretű kvadrátban standard fűhálózással és 15 percig tartó kézi egyeléssel gyűjtöttünk Orthoptera egyedeket. Az Orthoptera mintákat 96%-os etanolban tartósítottuk, majd határozókulcsok (Harz 1969, 1975, Ramme 1951, Willemse 1985, Willemse, Helvesen & Odé 2009) és a Magyar Természettudományi Múzeum összehasonlító anyaga alapján meghatároztuk. A prédakínálat meghatározásához kiszámoltuk az azonosított Orthoptera fajok három kor és nem csoport (adult hím, adult nőstény, lárva) szerinti relatív gyakoriságát.

Az Orthoptera mintában gyűjtött egyedeken a préda-predátor kapcsolat feltárása szempontjából releváns prédajellegek méréseit is elvégeztük. Minden egyes Orthoptera egyedről oldalnézeti fotót készítettünk egy Nikon D600 fényképezőgéppel és egy Micro-Nikkor 55 mm f2,8 makroobjektívvel. A laterális nézetet azért választottuk, mert több testjelleg lemérésére is lehetőséget nyújt, valamint a vipera is valószínűleg ebből az irányból pillantja meg a prédát. A préda testméretének jellemzésére lemértük a laterális látható testfelület nagyságát (area of visible surface, AVS) a LeafArea csomag használatával (Katabuchi 2017) és fajonként kor-nem csoportok szerint átlagoltuk. A predátor előli menekülési képesség jellemzéséhez lemértük (i) a teljes teszhosszt, (ii) a szárnyhosszt, (iii) a *femur* hosszát és (iv) a *tibia* hosszát az ImageJ 1.47v (W. Rasband, NIH, USA) szoftver segítségével (3.7. ábra). Az alapvetően allometrikus menekülési képességet potenciálisan befolyásoló testjellegeket főkomponens analízissel főkomponensekbe redukáltuk, és az eredeti jellegekkel való korrelációjuk és biofizikai ismeretek alapján az alábbiak szerint interpretáltuk (3.7. ábra). Az első főkomponenst (PC1) „lomhaság”-ként interpretáltuk, mert negatívan korrelál mind a négy testméret változóval, melyek pozitívan befolyásolhatják a

menekülési képességet, a második főkomponenst (PC2) „röpképtelenség”-ként, mert ez negatívan korrelált a szárnyhosszal. Figyelembe véve, hogy a hosszabb láb hosszabb ugrásokat tesz lehetővé a szöcskéknél, a harmadik főkomponenst (PC3) „hosszú ugrás képessége”-ként interpretáltuk, mivel pozitívan korrelál a tibia hosszal, míg a negyedik főkomponenst (PC4) „gyors ugrás képessége”-ként, mivel negatívan korrelált a femur hosszal.



3.7. ábra. Mért prédajellegek, és a főkomponens analízis ábrái és a főkomponensek által magyarázott variancia.

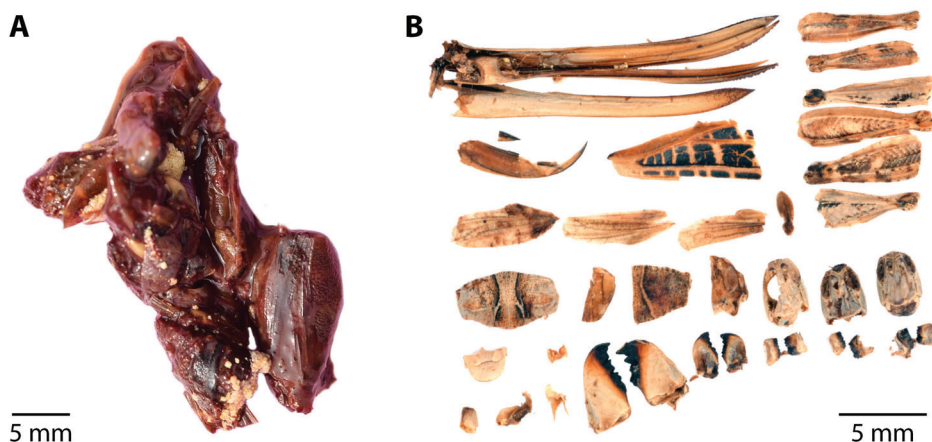
A vipera élőhelyeken gyűjtött Orthoptera fajokat életforma típusok szerint is osztályoztuk (~ mikrohabitat preferencia) Stevaev & Nikita (1976), Pravdin (1978) és Rácz (1998) alapján. Az életforma típusok osztályozása alapján

három fő típus különíthető el: (i) thamnobiont (tipikusan magaskórós, bozótos vegetációt preferálnak, többnyire ragadozók), (ii) chortobiont (zárt gyepekhez kötődnek) és (iii) geobiont (kopár talaj- vagy sziklafelszíneket preferáló fajok); továbbá négy átmeneti típus: (iv) chorto-thamnobiont (zárt gyepekben és magasabb vegetációjú bokros/erdős részeken fordulnak elő, (v) geo-chortobiont (elsődlegesen talajfelszínen élő fajok, melyeknek szükséges a zártabb növényzet), (vi) geo-psammo-chortobiont (elsődlegesen talajon élő fajok, melyek homoktalajt preferálnak), (vii) thamno-geobiont (magasabb vegetációban élő fajok, melyek megjelennek kopár talaj- és sziklafelszíneken is).

Az Orthopterákról készített fotókon lemértük a maximális testátmérőt is (3.7. ábra), amelyet nem és kor szerint fajonként átlagoltunk.

3.5.3. Ürülékminták feldolgozása és meghatározása

Az ürülékmintákat sztereomikroszkóp alatt dolgoztuk fel desztillált vízzel átmosva, hogy minden prédamaradványt megtaláljunk (3.8. ábra). A minták vizuális feldolgozása lehetővé teszi a csontok és fogak, emészthetetlen emlős szőrök, madártollak, hulló pikkelyek és ízeltlábúak kitinizált testrészek maradványainak faj szintű azonosítását (Angelici et al. 1997, Shine et al. 1998, Pérez-Mellado et al. 2011, Luiselli & Amori 2016). Az ürülékmintákban fellelt Orthoptera maradványok határozásához referenciaként használtuk a prédakínálat becsléséhez gyűjtött példányokat. Minden vipera egyed ürülékmintájában az Orthoptera maradványok alapján meghatároztuk az elfogyasztott préda fajtát, továbbá amennyiben a maradványok lehetővé tették, meghatároztuk a préda korát és ivarát (pl. szárny vagy tojócső alapján).



3.8. ábra. Példa a *Vipera graeca* ürülékére és az ürülekből származó prédamaradványokra.

3.5.4. Adatok feldolgozása és elemzése

A táplálkozás éves szezonálisát általánosított kevert lineáris modellekkel (GLMM) vizsgáltuk, binomiális hibaeloszlást feltételezve az lme4 csomag glmer funkciójával (Bates et al. 2014). A modellben a bináris függőváltozó a táplálék jelenléte vagy hiánya volt a tápcsatornában és magyarázó változók voltak a befogás dátuma szerinti nap szekvenciális sorszáma január 1-től számítva (figyelembe véve a szökőnapokat), a vipera egyed neme és SVL hossza. A térbeli autokorrelációra való kontrollálás érdekében a mintavételi helyeket (vipera populációk) random faktorként vettük figyelembe.

A prédaválasztás térbeli mintázatának vizsgálatához vipera egyedenként meghatároztuk a zsákmányolt Orthoptera fajkompozíciót a fajonkénti egyedszámok alapján, a zsákmányolt Orthoptera egyedek ivarának vagy korának figyelembevétele nélkül. A vipera populációk közötti különbségek vizsgálatához Bayes-féle ordináció és regresszió analízist (boral) végeztünk a boral csomag használatával, amely során a boral függvény alapbeállításait használtuk a Markov-lánc Monte Carlo randomizációhoz (Hui 2016, Hui 2018). A populációk táplálkozásában tapasztalt különbségeket okozó préda fajok azonosításához az mvabund csomagban elérhető, sokváltozós, abundancia adatokra fejlesztett általánosított lineáris modelleket (MANYGLM, Wang et al. 2012) alkalmaztunk negatív binomiális hibaeloszlást feltételezve. A populációk közötti különbséget magyarázó fajoknak azokat tekintettük, amelyeknél a MANYGLM elemzés által becsült deviancia szignifikáns volt ($p < 0,05$).

A prédajellegek prédaválasztásra gyakorolt hatásának vizsgálatához az adatbázist az alábbiak szerint hoztuk létre: (i) létrehoztuk a vipera populációk Orthoptera fajkészleteinek listáját az Orthoptera közösség és ürülékminták fajai alapján, (ii) minden Orthoptera fajt tovább bontottunk ivar és kor szerint, (iii) populáció, faj és kor-ivar alapján bekötöttük vipera egyedenként az ürülékben tapasztalt préda számokat, (iv) és az előbbihez hasonló módon bekötöttük a préda jelenlét-hiányt is, (v) végül minden Orthoptera faj kor-ivar kombinációjához bekötöttük a prédajellegeket (relatív gyakoriság, AVS, PC1, PC2, PC3, PC4, életformatípus).

A prédaválasztás és a prédajellegek kapcsolatának vizsgálatához két hasonló modellt illesztettünk: egy GLMM modellt, amelyben a préda jelenlét-hiány volt a függő változó, és egy MANYGLM modellt, amelyben a préda ürülékmintákban megfigyelt abundanciája volt a függő változó. A GLMM modellben a préda jelenlét-hiánya volt a bináris függő változó, a préda jellegek a magyarázó

változó és random faktorként alkalmaztuk a vipera egyedi azonosítót, hogy kontrolláljunk arra, hogy az egy egyed mintájából származó prédák nem független megfigyelések. A GLMM-et az lme4 csomagban, binomiális hibaeloszlást feltételezve illesztettük (Bates et al. 2014). Az így létrehozott minden változót tartalmazó maximális GLMM-en a független változók relatív fontosságát modellszelekciós eljárással vizsgáltuk (Burnham & Anderson 2002). A potenciális modellek közül a másodrendű Akaike-féle információs kritérium értéke alapján választottuk ki a legjobbnak tekinthető modelleket ($\Delta_i = AIC_i - AIC_{\min} < 2,0$). A modellszelekcióhoz a MuMIn csomag dredge függvényét alkalmaztam (Bartoń 2019). A MANYGLM az előzőekben leírtak szerint épült fel, kivéve, hogy a préda táplálékban tapasztalt abundanciája volt a függőváltozó, és negatív binomiális hibaeloszlást feltételeztünk a modellben. Az abundancia MANYGLM modellt az mvabund csomag alkalmazásával hoztuk létre (Wang et al. 2012).

Vizsgáltuk a prédaválasztásra gyakorolt hatását a predátor jellegeinek (SVL, testtömeg, fejszélesség), ahol a magyarázó változó a predátor testjellegei és a függő változó a préda testátmérője volt. Az összefüggés megjelenítésére töréspont detekciót és nem-lineáris legkisebb négyzetek függvényt alkalmaztunk a colf (Boutaris 2017) és splines2 (Wang & Yan 2018) csomagok alkalmazásával.

A 3.5. fejezetben bemutatott összes elemzést az R 3.5 szoftvercsomag alkalmazásával végeztük el (R Core Team 2018).

3.6. Filogeográfia és konzervációgenomika

3.6.1. Mintavételi terület és mintagyűjtés

A mintavétel kiterjedt a *V. graeca* összes ismert populációjára ($n = 18$, 3.9. ábra). A vizsgált faj rejtőzködő, nehezen észlelhető állat, ezért a minták gyűjtéséhez intenzíven kerestük a kigyókat az egyes populációk élőhelyein a vipera aktív időszakában, áprilistól szeptemberig, 2010-2019 között. Az egyedektől szövetmintákat gyűjtöttünk (ventrális pajzs vagy a farokvég egy darabja), amiket 96%-os etanolban vagy szilikagélben tároltuk. A mintavétel után a vipera egyedeket a befogási pontokon szabadon engedték.



3.9. ábra. A vizsgálatban mintázott populációk és minták térbeli helyzete.

3.6.2. DNS kivonás, RADseq könyvtár készítés és szekvenálás

A tartósított szövetmintákból alkohol-alapú kicsapási módszerrel kivontuk a teljes genomi DNS-t (Cserkész et al. 2015). A szövetmintát proteináz K-val (Thermo Fisher Scientific Inc., Carlsbad, CA, USA) lízispufferbe helyeztük, és egy éjszakán át 55 °C-on inkubáltuk. Ezután ammónium-acetátot adtunk hozzá a fehérjék eltávolítására, amelyet a DNS-kicsapása követett, jéghideg izopropanollal. A kicsapódott DNS-ből centrifugálással pelletet képeztünk, majd kétszer 70%-os etanollal mostuk. A pelletet ultra tiszta vízben szuszpendáltuk.

A DNS-kivonatok koncentrációját és integritását 1,5%-os agaróz gélen ellenőriztük, majd kettős szálú DNS (dsDNS) koncentrációját Qubit v.3 fluoriméterrel (Thermo Fisher Scientific) Qubit dsDNA HS Assay (Thermo Fisher Scientific) alkalmazásával mértük le. 210 ng dsDNS-t használtunk kiindulási mennyiségként minden mintából a RADseq könyvtári előkészítésben, Baird et al. (2008) protokollját követve, néhány kisebb módosítással (lásd Szatmári et al. 2021). Tekintettel a közel rokon *Vipera ursinii* mérsékelt genomméretére (2,18 Gbp, <https://goat.genomehubs.org/>), a gyakran vágó pstI enzimet (New England Biolabs, Ipswich, MA, USA) használtuk a dsDNS kezdeti restriktiók emésztéséhez. A végleges könyvtár egy Illumina készüléken, egy Illumina NextSeq 500/550 Mid Output Kit v2.5 (Illumina Inc., San Diego, CA, USA) kittel lett szekvenálva, „single-end” szekvenálási opcióval a Debreceni Egyetem Genomi Medicina és Bioinformatikai Szolgáltató Laboratóriumában.

3.6.3. RADseq adatelőkészítés

A nyers NextSeq olvasásokat először demultiplexeltük a Stacks v.2.2 process_radtags moduljával (Rochette et al., 2019). A *Vipera berus* (GCA_000800605.1) „draft” genomja alapján referencia-alapú SNP-hívást alkalmaztunk a Stacks ref_map moduljával, az alapértelmezett beállításokat alkalmazva. A filogenetikai elemzésekhez az összes SNP-t variant call formátumba (vcf) exportáltuk a Stacks populations moduljával, és tovább szűrtük a vcftools v.0.1.16 (Danecek et al. 2011) szoftverrel, mely megkövetelte, hogy egy lókuszból legalább az egyedek 60%-ában jelen legyen, és a minimális minor allél gyakorisága (minor allele frequency, MAF) legalább 0,26 legyen (azaz minden allél legalább két egyedben jelen van). Ezt az adathalmazt (továbbiakban „allSNPs” adathalmaz) a filogenetikai elemzések során használtuk, olyan módszereket alkalmazva, amelyek minden SNP-t használhatnak, függetlenül azok lehetséges kapcsolódásától vagy a Hardy–Weinberg-egyensúlytól (HWe) való eltéréstől (Leaché & Oaks 2017).

A populációgenetikai elemzésekhez a Stacks populations moduljával készítettünk egy második adathalmazt, amely csak egyetlen, véletlenszerű SNP-t tartalmaz minden RAD-lókuszból, hogy csökkentse a kapcsoltságot (továbbiakban „rndSNPs” adathalmaz). A kapott változatokat a vcftools szoftverrel minőség szerint szűrtük, lehetővé téve a lókuszból 40%-os hiányát, MAF=0,26, korlátozva az olvasási mélységet 2-100 között, és kérve, hogy a változatok HWe-ben legyenek $p = 0,05$ szignifikancia szintig. Végül az „allSNPs” adathalmaz szűrt vcf fájlját a későbbi filogenetikai elemzésekhez fasta és nexus formátumba konvertáltuk a vcf2phylip Python szkripttel (Ortiz 2019), az „rndSNPs” adathalmaz esetében pedig az R (R Core Team) környezetbe importáltuk a vcfr v.1.10 szoftverrel (Knaus & Grünwald, 2017).

3.6.4. Elemzés az összes SNP alapján

Az összes SNP-t tartalmazó adathalmaz alapján az általános genetikai mintázat feltárására először egy filogenetikai hálózatot hoztunk létre a SplitsTree v.4.14.4 szoftverrel (Huson & Bryant 2006), korrigálatlan-p távolság alapján a Neighbour-Net elemzés alkalmazásával. Rekonstruáltuk a mintáink filogenetikai kapcsolatát filogenetikus törzsfá rekonstrukciót végezve, maximum-likelihood megközelítéssel az IQtree v1.6.12 szoftver (Minh et al. 2020) alkalmazásával. Az elemzést úgy végeztük el, hogy korrigáltunk a megállapítási torzításra („ascertainment bias”), és automatikus modell szelekciót („-m MFP+ASC” opció) alkalmaztunk, a branch support megbízhatóságot Shimodaira-Hasegawa közelítő valószínűségi arány tesztel (SH-aLRT) és ultragyors bootstrap (UFBoot) segítségével végeztük 1000 ismétlésben. A statisztikai megbízhatóságot akkor fogadtuk el, ha az SH-aLRT ≥ 80 és az UFBoot ≥ 95 volt.

3.6.5. Elemzés random SNP alapján

A „rndSNPs” adathalmazt használtuk minden számításhoz, amelynek feltétele, hogy csak nem kapcsolt SNP-k vannak jelen. Először is megvizsgáltuk a minták genetikai struktúráját úgy, hogy kiszámítottuk Nei (1972) páronkénti genetikai távolságát a StAMPP v.1.6.2 szoftverrel (Pembleton et al., 2013), majd ezt követően a neighbour-joining (NJ) fával vizualizáltuk a távolságokat az ape v.5.5 csomag alkalmazásával (Paradis et al. 2004). Ezt a genetikai távolságmátrixot használtuk a genetikai és földrajzi távolságmátrixok közötti korreláció tesztelésére isolation-by-distance (IBD) elemzéssel, amit az ape csomag Mantel-tesztjével, 1000 ismétléssel hajtottunk végre. A földrajzi távolságmátrixot a földrajzi koordinátákból állítottuk elő a fossil v.4.4.0 csomag earth.dist funkciójának használatával (Vavrek 2011).

A Structure v.2.3.4 szoftver (Pritchard et al. 2000) és a ParalleleStructure v.1.0 (Besnier & Glover 2013) csomag alkalmazásával végeztük a populációk genetikai strukturáltságának feltárását. Az elemzést minden K-értékre ($K = 1-25$) ötször futtattuk 100 ezer generációra, az első 10 ezer generáció figyelmen kívül hagyásával (burn-in). Az eredmények átlagolását minden K-n úgy végeztük, hogy a Structure eredményeit feltöltöttük a Clumpak webszerverre (Kopelman et al. 2015), ahol a StructureHarvester (Earl & von Holdt 2012) által meghatározott legjobb K érték került kiválasztásra Evanno et al. (2005) módszerét követve, de az eredményeket bemutatjuk az összes biológiailag értelmezhető K értékre.

Végül kiszámítottuk a populációk konzervációgenetikai jellemzőit (megfigyelt heterozigocitás, H_o ; genetikai diverzitás vagy várt heterozigocitás, H_e ; beltenyésztési együttható, F_{is}) a hierfstat v.0.5-7 csomag alkalmazásával (Goudet 2005).

3.7. Globális természetvédelmi helyzet értékelése

3.7.1. IUCN Vörös Lista besorolás

A görög karsztvipera veszélyeztetettségi szintjének megállapítását a jelenleg érvényes IUCN Red List Categories and Criteria (IUCN 2013) alapján végeztem el. Ahhoz, hogy egy taxonra javaslatot készítsünk, a következő kritériumok közül legalább egynél minőségi információval kell rendelkezünk: A) a populációméret csökkenése (múlt, jelen és/vagy prediktált); B) a földrajzi elterjedés kis kiterjedése, csökkenése vagy fluktuációja, fragmentáltságának növekedése; C) a populáció kis mérete és fragmentáltsága további csökkenése vagy fluktuációja; D) nagyon kicsi populáció vagy nagyon korlátozott elterjedés; E) kihalási kockázat mennyiségi elemzése pl. populáció életképességi elemzés (PVA) alapján.

3.7.2. Veszélyeztető tényezők értékelése

A veszélyeztető tényezők olyan folyamatok vagy tevékenységek, amelyek egy adott ökoszisztéma, közösség, faj vagy populáció leromlását, károsodását vagy eltűnését okozták, okozzák vagy a jövőben okozhatják (Salafsky et al. 2018). A veszélyeztető tényezők jelentős része az emberi tevékenységekhez kapcsolódik, és az értékelés során csak azokat vesszük figyelembe, amelyek jelenleg vagy a jövőben fejtik ki hatásukat (Harfoot et al. 2021). A veszélyeztető tényezők értékelését az IUCN Threats Classification Scheme 3.2 alapján végeztük el.

3.7.3. Térinformatikai elemzés

Az IUCN Vörös Lista besorolást a B kritérium alapján végeztük el, mivel a jelenleg rendelkezésre álló adatok alapján e szempont értékelését tudjuk a legpontosabban elvégezni. A B kritériumhoz két paramétert, egyrészt a földrajzi előfordulás kiterjedését (extent of occurrence EOO – a faj teljes elterjedésének körülhatárolása), másrészt az előfordulások területét (area of occupancy AOO – a faj előfordulási területeinek, élőhelyek területének összessége) kell meghatározni. Az EOO az ismert előfordulási pontokra készített minimum konvex poligon területe, az AOO pedig egy 2×2 km-es rácshálón az előfordulási pontok által elfoglalt cellák területének összege. Mindkét paramétert a QuantumGIS 2.8.1-Dufour (<http://www.qgis.org/>) térinformatikai szoftverrel határoztam meg a 3.3.1. fejezetben bemutatott előfordulási adatbázis alapján.

3.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás

3.8.1. Megközelítés

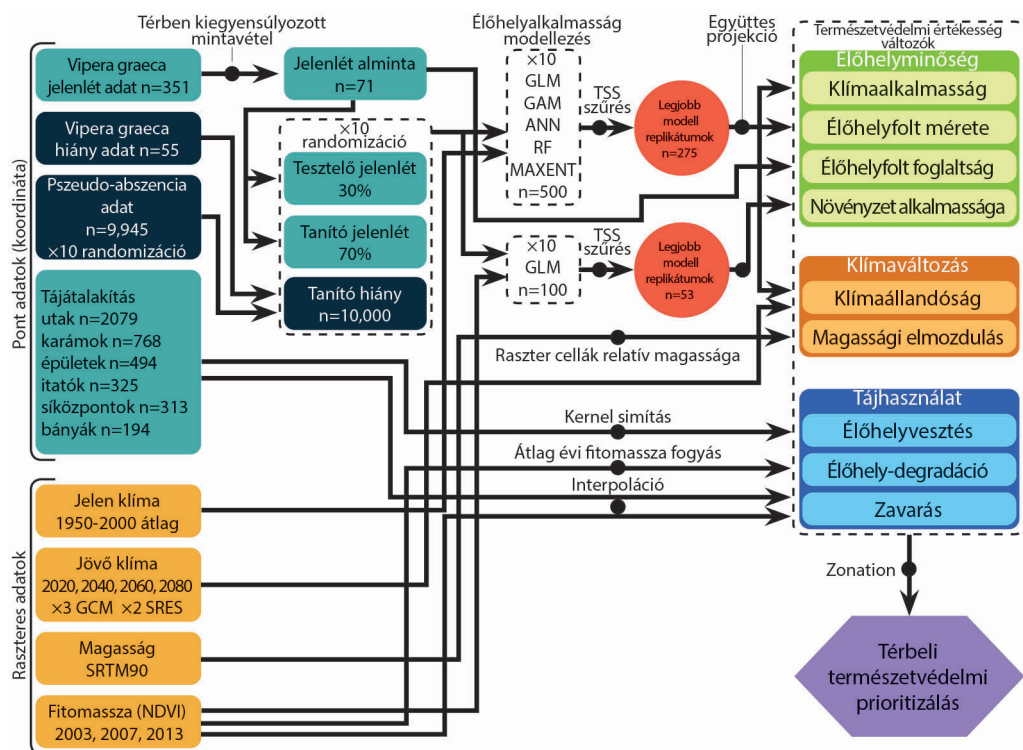
A *Vipera graeca* megőrzése szempontjából fontos területek megtalálásához térbeli természetvédelmi prioritizálást alkalmaztunk, amelyet csak kivételes esetekben alkalmaznak egyetlen fajra (Adams-Hosking et al. 2015). A prioritás területek kijelöléséhez az ismert veszélyeztető tényezőket olyan változókká alakítottuk, amelyek a természetvédelmi értékességet írják le és korrelálnak (többnyire negatívan) az élőhelyek alkalmasságával. A prioritizálás fő lépései (i) a vizsgálati terület lehatárolása, (ii) a veszélyeztető tényezők térképezése és természetvédelmi értékességgé alakítása, (iii) térbeli természetvédelmi prioritizálás futtatása a természetvédelmi értékesség alapján, (iv) a prioritás területek védett területtel való lefedettségének vizsgálata, és (v) a természetvédelmi értékesség változók relatív fontosságának becslése.

3.8.2. Vizsgálati terület

A térbeli természetvédelmi prioritizáláshoz alkalmazott területi lehatárolást a 4.3. fejezetben bemutatott élőhelyalkalmasság-modell jelenlegi klímára projektált alkalmassági térképe által kijelölt terület alkotta.

3.8.3. Természetvédelmi értékesség változók

A természetvédelmi értékesség leírására kilenc környezeti változó térbeli adatait alkalmaztuk minden tervezési egységben (1 ha raster cella), amelyek három csoportba sorolhatók: (i) élőhelyalkalmasság: klímaalkalmasság, élőhelyolt mérete, élőhelyolt foglaltság, növényzet alkalmassága; (ii) klímaváltozás: klímaállandóság, magassági elmozdulás lehetősége, (iii) tájhasználat: élőhelyvesztés, zavarás, élőhely-degradáció (3.10 ábra). Minden változót 0-1 értékek közé standardizáltunk, úgy, hogy a 0 érték jelentette a minimum és az 1 érték jelentette a maximum természetvédelmi értékességet.



3.10. ábra. Az adatok feldolgozásának és a természetvédelmi értékesség változók létrehozásának és elemzésének folyamatábrája.

3.8.3.1. Klímaalkalmasság

A klímaalkalmasság becslésére a 4.3. fejezetben bemutatott modell replikátumok által becsült alkalmasság átlaga képezte, amelyet a raster csomag rasterize funkciójával skáláztam 1 ha felbontásúra (Hijmans et al. 2016).

3.8.3.2. Élőhelyfolt mérete

A konszenzusos elterjedési modellből shape fájl formátumban poligonokat hoztam létre a területtartó ETRS89 vetületi rendszerben. A poligonok területét a QuantumGIS 2.16 térinformatikai szoftver area calculator funkciójával számítottam ki. A poligon shape-t ezután R-ben a raster csomag rasterize funkciójával 1 ha felbontáson raszterizáltam, majd $(x - \min) / (\max - \min)$ aritmetikával 0-1 közé skáláztam. Az így létrehozott raszter az adott poligonba eső raszter cella „szülő” poligonjának nagyságát adja vissza, így reprezentálja az adott élőhelyfoltba tartozó cellák nagyságát.

3.8.3.3. Élőhelyfoglaltság

A konszenzusos elterjedési modellből létrehozott shape fájlban létrehoztam egy attribútumot, melynek értéke 1 volt (prezencia) azon poligonokban, ahol ismert volt a görög karsztvipera előfordulása, és 0 (abszencia) volt ott, ahol a faj jelenlétére nincs bizonyíték. Az így kapott poligon shape-et R-ben a raster csomag rasterize funkciójával 1 ha felbontáson raszterizáltam, ahol a raszter cellák az adott foltban tapasztalt jelenlét-hiányt adják vissza.

3.8.3.4. Vegetáció alkalmasság

A fitomassza számszerűsítésére kialakított mutatók közül a legelterjedtebb index a normalizált vegetációs index (NDVI; Normalized Difference Vegetation Index). A vegetáció elemzésére a növények élettani és szöveti sajátosságaiból adódóan a látható (vörös, RED) 630-720 nm és a közeli infravörös (Near Infrared, NIR) 720-1300 nm hullámhossz tartományok a legalkalmasabbak. Számítása a következőképpen történik: $NDVI = (NIR - RED) / (NIR + RED)$. Az NDVI egy dimenzió nélküli, standardizált mérőszám, amely egy adott terület vegetációs aktivitását fejezi ki. Értéke -1 és +1 közötti, ahol a +1-hez közelítő egyre nagyobb értékekhez egyre nagyobb fitomassza tartozik (Carlson et al. 1994).

A vizsgálati területen kiszámítottuk az NDVI értékeket a Landsat 5 és 8 műholdak Operational Land Imager (OLI) szenzor felvételei alapján. A kiválasztott felvételek július 7-én (± 10 nap), nyáron készültek 2003. és 2013. években. A feldolgozáshoz az Idrisi Selva, valamint az ArcGIS 10.3 szoftvereket alkalmaztuk. A két vizsgált év átlagát a raster csomag rasterize funkciójával 1 ha felbontásúra skáláztam. Az így kapott rasztert alkalmaztam magyarázó változóként a *V. graeca* számára alkalmas vegetációs index térbeli elterjedésének becslésére.

A vegetáció alkalmasság modelljét a BIOMOD2 csomag alkalmazásával készítettem a klíma alapú élőhely-alkalmasság modellekhez hasonlóan (Thuiller et al. 2012). Általánosított lineáris modellt (GLM) illesztettem, mivel egyetlen környezeti változót vizsgáltam. A jelenlét adatok előkészítése és a modellezés menete azonos volt a klímaalkalmasságot prediktáló elterjedési modellel (3.3.3. fejezet). A létrehozott konszenzus projekció becsüli a *V. graeca* számára az alkalmasságot az NDVI alapján, tehát a fitomassza alapján becsültük a cellák alkalmassági értékeit.

3.8.3.5. Klímaállandóság

A 4.3. fejezetben bemutatott modell alapján mindkét forgatókönyv szerint elkészítettem a klimatikusan alkalmas élőhelyfoltok állandóságának térképét a jelenkori és a négy jövőbeli évtized bináris alkalmassági értékének átlagának kiszámításával a raster csomag calc funkciójával, majd 1 ha felbontásra skáláztam. Az így létrehozott raszterek (A1b, B1 forgatókönyvekre) cellái azt adják vissza 0-1 közötti értékekkel, hogy hány százalék a valószínűsége adott cellában az alkalmas klímaállandóságának a vizsgált intervallumban (2000-2089).

3.8.3.6. Magassági elmozdulás lehetősége

A klímaváltozás hatására a potenciálisan alkalmas élőhelyek térben és időben elmozdulnak, amely során fragmentálódnak, területük általában csökken, majd a fragmentumok a legtöbb esetben teljesen eltűnnek. A görög karsztvipera jövőbeli elterjedése az alapján változik, hogy a klimatikus niche hogyan tud felfelé mozdulni a jelenleg élőhelyként szolgáló hegységeken. Mivel a hegységek tengerszint feletti magassága véges, így a várható kihalások elsődleges oka az, hogy az élőhelyek felfelé csúszásának nincs elég tere, az alkalmas élőhelyek elfogynak.

A vizsgálati területen egy 90×90 m felbontású magasság raszter (Jarvis et al. 2008) alapján minden cellához hozzárendeltem az adott cella magasságának arányát a térség legmagasabb pontjának magasságához képest a raster csomag calc funkciójával, majd a rasterize funkciójával 1 ha felbontáson újra mintavételeztem. Így a magasabban elhelyezkedő cellák magasabb értéket kaptak, mert az élőhelyek vertikális felfelé csúszásának nagyobb tere van az alacsonyabb területekhez képest (Lenoir et al. 2008).

3.8.3.7. Élőhelyvesztés

Az emberi tájátalakítás miatti élőhelyvesztés reprezentálására az emberi létesítmények számából képzett változót alkalmaztam (Plieninger 2006). Szatellit képek alapján azonosítottuk az élőhelyeken fellelhető, ember által létrehozott

létesítmények ($n = 3680$) egy 1×1 km rácsháló felbontásán. Ezek főként utak ($n = 2079$), karámok ($n = 768$), házak és esztenák ($n = 494$), itatók ($n = 325$), egyéb épületek (pl. síközpontok $n = 313$) és más, ember által létrehozott építmények, bányák ($n = 194$) voltak.

Az emberi objektumok térbeli elhelyezkedése alapján egy térbeli Kernel simítást végeztem a KernSmooth csomag bkd2D funkciójával, majd a raster csomag rasterize funkciójával 1 ha felbontáson raszterizáltam, majd $(x - \min) / (\max - \min)$ aritmetikával 0-1 közé skáláztam. Az így létrehozott raszter értékei azokon a területeken voltak magasak, ahol az ember által épített objektumok denzitása alacsony volt.

3.8.3.8. Élőhely-degradáció

A legeltetés intenzitásából származó élőhelydegradáció jellemzésére a legelési nyomást becsültem a nyári és az őszi NDVI értékek különbségei (biomassza-fogyás) révén (Lunetta et al. 2006). A vizsgálati területen kiszámítottuk az NDVI értékeket a Landsat 5 és 8 műholdak Operational Land Imager (OLI) szenzorának felvételei alapján. A kiválasztott felvételek július 7-én (± 10 nap; = nyár) és október 7-én (± 10 nap; = ősz) készültek 2003 és 2013 években. A feldolgozáshoz az Idrisi Selva, valamint az ArcGIS 10.3 szoftvereket alkalmaztuk. A nyári felvétel értékéből kivontam az őszi értékét, így megkaptam az adott vegetációs periódus növényi biomassza fogyását. A két vizsgált év átlagát a raster R csomag rasterize funkciójával 1 ha felbontására skáláztam.

3.8.3.9. Zavarás

Az ember általi zavarás (tipikusan a legeltetési aktivitás) jellemzésére a legelési nyomással súlyozott, az emberi építményektől mért távolságon alapuló változót számítottam (Blanco et al. 2008). Az emberi építmények közül létrehoztam egy almintát, ami csak a karámokat ($N = 768$) tartalmazta, amelyek az adott területen legelő nyájakat mutatják. A karámok koordinátaíhoz hozzárendeltem az élőhely-degradáció (biomassza fogyás) értékét, majd a gstat R csomag gstat funkciójával illesztettem egy lineáris modellt, melyből a spatstat csomag idw funkciójával létrehoztam az inverz távolsággal súlyozott geostatistikai predikció interpolációját.

3.8.4. Térbeli természetvédelmi prioritizálás

A görög karsztvipera kulcsfontosságú élőhelyeit egy szisztematikus természetvédelmi tervezési (Systematic Conservation Planning – SCP) módszerrel választottam ki. A prioritizáláshoz a Zonation szoftvert alkalmaztam, amellyel létrehozható a tájban található helyek (cellák) természetvédelmi

értéke alapján egy hierarchikus prioritizálás, a kevésbé értékes cellák ismételt eltávolításával, úgy, hogy közben a konnektivitás és komplementaritás maximális legyen (Moilanen 2007). A Zonation egy reverz szelekciós meta-algoritmus, amely három fő lépésből áll: (i) kiindul a teljes területből, azt besorolja $r = 1$ -nek; (ii) kiszámítja a marginális vesztesést minden eltávolított i hely után ($= \delta_i$); (iii) eltávolítja a legkisebb δ_i -val jellemezhető helyet, majd az előző lépéstől újraindul a folyamat, addig, amíg el nem fogy az összes cella a területen.

A prioritizálást R programkörnyezetben az rzonation csomaggal végeztem, amely a Zonation 1.0 (Moilanen 2007) szoftvert hívja meg futtatás közben. A természetvédelmi-minőség változók azonos súlyúak voltak, a cellák eltávolítása a cora-area zonation (CAZ – magterület zonáció) módszerével történt, amely minimalizálja a természetvédelmi veszteséget a legkisebb δ értékű i cella kiválasztásával:

$$\delta_i = \max_j \frac{Q_{ij}(S)w_j}{c_i}$$

, ahol w_j a j változó súlya és c_i a költsége az i cella hozzáadásának a hálózathoz. A kulcsfontosságú területek kiválasztásához a Zonation alapbeállításait használtam. Az A1b és B1 klímaforgatókönyvek szerint két külön prioritizálást készítettem.

3.8.5. Jelenlegi és jövőbeli védelem értékelése

Vizsgáltuk a térbeli természetvédelmi prioritizálással azonosított kulcsfontosságú területek védett területekkel való lefedettségét, annak érdekében, hogy azonosítsuk azokat a területeket, ahol a *V. graeca* hosszú távú fennmaradását feltételezhetőleg biztosíthatja a jelenlegi védelem, és azokat a területeket, amelyek fontosak lennének a faj megőrzése szempontjából, de nem állnak védelem alatt. Ehhez poligonizáltuk a kulcsfontosságú területek raszteres térképeit és elmetszettük a jelenlegi védett-terület-hálózat fedvényeivel. A védett-terület-hálózat fedvények a World Database of Protected Areas (UNEP-WCMC 2018) adatbázisból származtak, amely tartalmazza a nemzeti szintű és Európai Unió szintű (pl. Natura 2000 területek) védelem alatt álló területeket is.

Az aktív természetvédelmi tevékenységek lehetséges beavatkozási pontjainak azonosításához klaszter elemzéssel vizsgáltuk a természetvédelmi értékesség változók közötti kapcsolatokat.

4. Eredmények

4.1. Filogenetika és taxonómia

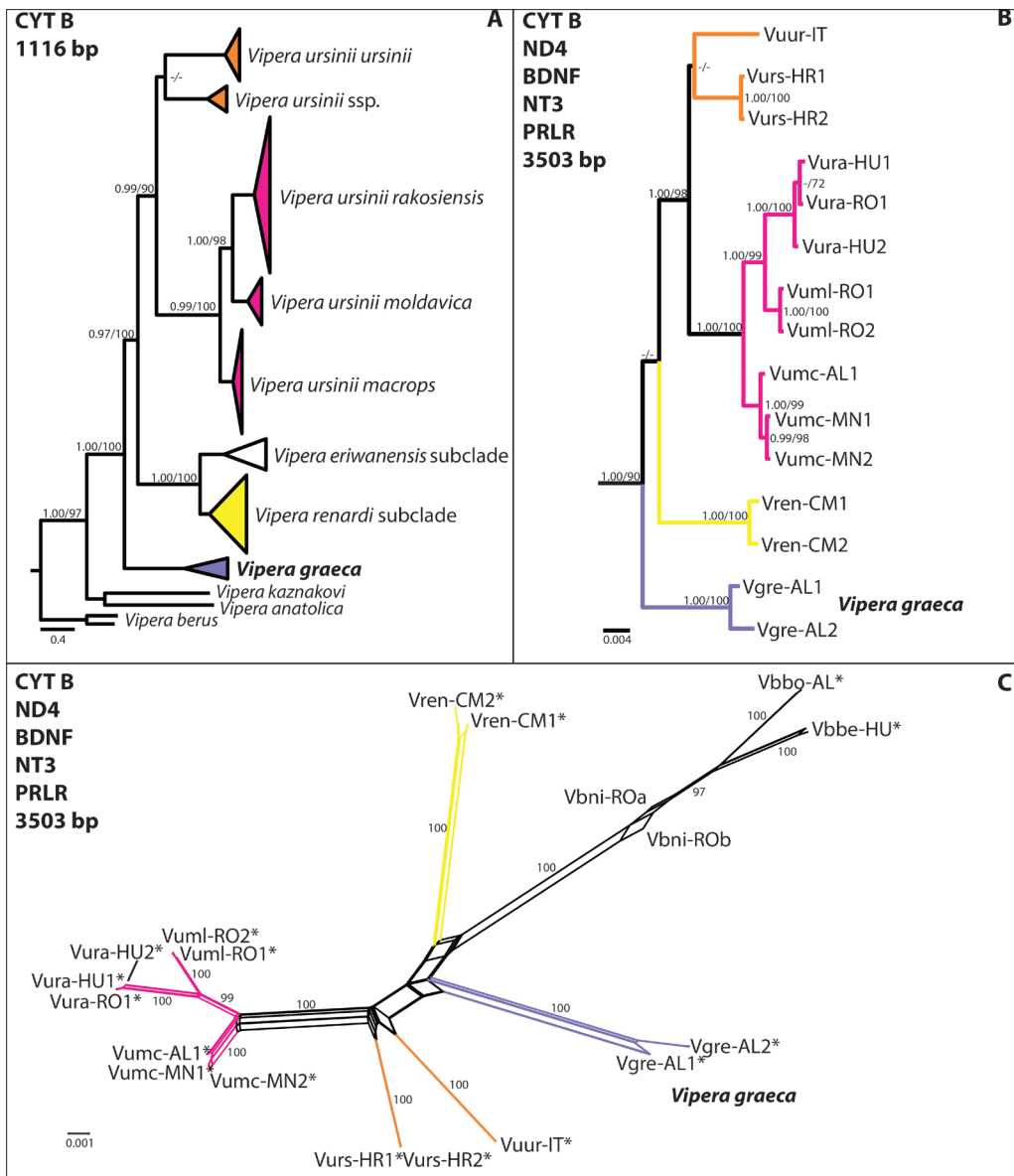
4.1.1. Filogenetikai rekonstrukció és allél hálózatok

Szekvencia adatokat hoztunk létre 18 vipera egyedből: három *Vipera berus* mintát használtunk fel kulcsoportként (ssp. *berus*, *bosniensis* és *nikolskii* alfajok), mivel ez a faj filogenetikailag közel áll a *Vipera ursinii-renardi* komplexhez, és két *Vipera renardi* mintát, valamint 13 *Vipera ursinii* mintát elemeztünk (ssp. *graeca*, *macrops*, *moldavica*, *rakosiensis*, *ursinii* és egy leíratlan *ursinii* ssp. Horvátországból). Az adataink a mitokondriális CYT B (1043 bp, $V = 142$, $Pi = 107$) és ND4 (747 bp, $V = 101$, $Pi = 80$) gén fragmentek, valamint sejtmagi BDNF (663 bp, $V = 5$, $Pi = 4$), NT3 (497 bp, $V = 14$, $Pi = 10$) és PRLR (553 bp, $V = 17$, $Pi = 15$) génfragmentekből álltak, amely összesen 3503 bp hosszúságú megszekvenált DNS-t jelent (3.2. táblázat). A sejtmagi lokuszok esetében rekombináció jelét nem detektáltuk.

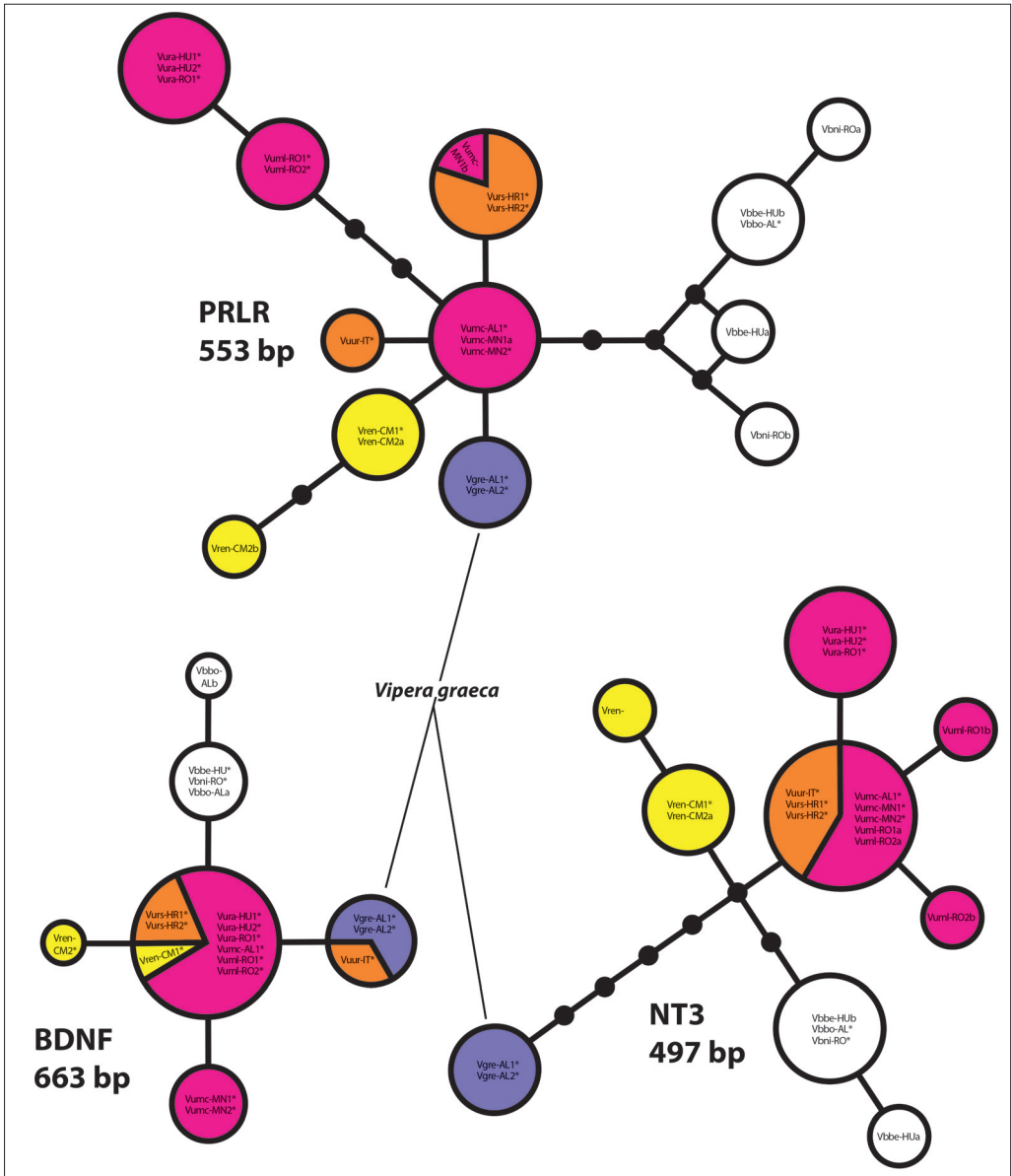
A csak mitokondriális és a konkatenált adatokból létrehozott filogenetikai rekonstrukciók (BA és ML), valamint a filogenetikai hálózat topológiája (4.1. ábra) hasonló volt a korábbi, csak mitokondriális szekvenciák alapján készített filogenetikai rekonstrukciókhoz (Ferchaud et al. 2012, Zinenko et al. 2015). Magas Bayes-féle poszterior valószínűség ($\geq 0,95$, 4.1.A és 4.1.B ábra) és bootstrap támogatási értékeket (> 70 , 4.1.A, 4.1.B és 4.1.C ábra) tapasztaltunk a *graeca* klád, és a vizsgált többi klád túlnyomó része esetében (4.1. ábra). A mitokondriális és sejtmagi DNS szekvenciák konkatenált adatai négy jelentősen divergens, nagy fokú strukturáltságot mutató kládot azonosítottak a *V. ursinii-renardi* komplexen belül, jelentős támogatottságot mutatva a *graeca* klád és a *V. u. moldavica*, a *V. u. rakosiensis* és a *V. u. macrops* szubkládok által alkotott klád esetében (4.1. ábra). A komplex bazális leágazását a *graeca* klád adja, majd a *renardi* kládé, továbbá jelentős elválást mutatnak az *ursinii* (beleértve a horvátországi taxont) és a *macrops-moldavica-rakosiensis* kládok (4.1. ábra).

A sejtmagi BDNF (6 egyedi haplotípus), NT3 (9 haplotípus) és PRLR (12 haplotípus) markerek haplotípus hálózatait a 4.2. ábra mutatja be. A BDNF marker esetében rendkívül alacsony, míg az NT3 marker esetében valamivel nagyobb haplotípus változatosságot figyeeltünk meg, utóbbi esetében öt haplotípust az *ursinii* csoportban. A legnagyobb változatosságot a PRLR marker mutatta, hat haplotípussal az *ursinii* csoport esetében. A *graeca* klád minden sejtmagi marker esetében elkülönülő haplotípust mutat, de az alacsony változatosságú BDNF marker esetében azonos allél jelenik meg az olaszországi *V. u. ursinii*-nél. Ezek az eredmények alapján az NT3 és a PRLR allélok egyértelműen egyediek a *graeca* kládnál, és az NT3 marker esetében a *graeca* kládra jellemző haplotípus hat mutációs lépéssel jelentősen divergens

minden más vizsgált mintától (4.2. ábra). Továbbá, a *graeca* klád esetében mindig egyetlen haplotípus volt jelen, amely támogatja evolúciós szintű elkülönülését minden vizsgált taxontól, beleértve a kulcsoportként bevont *V. berus*-t.



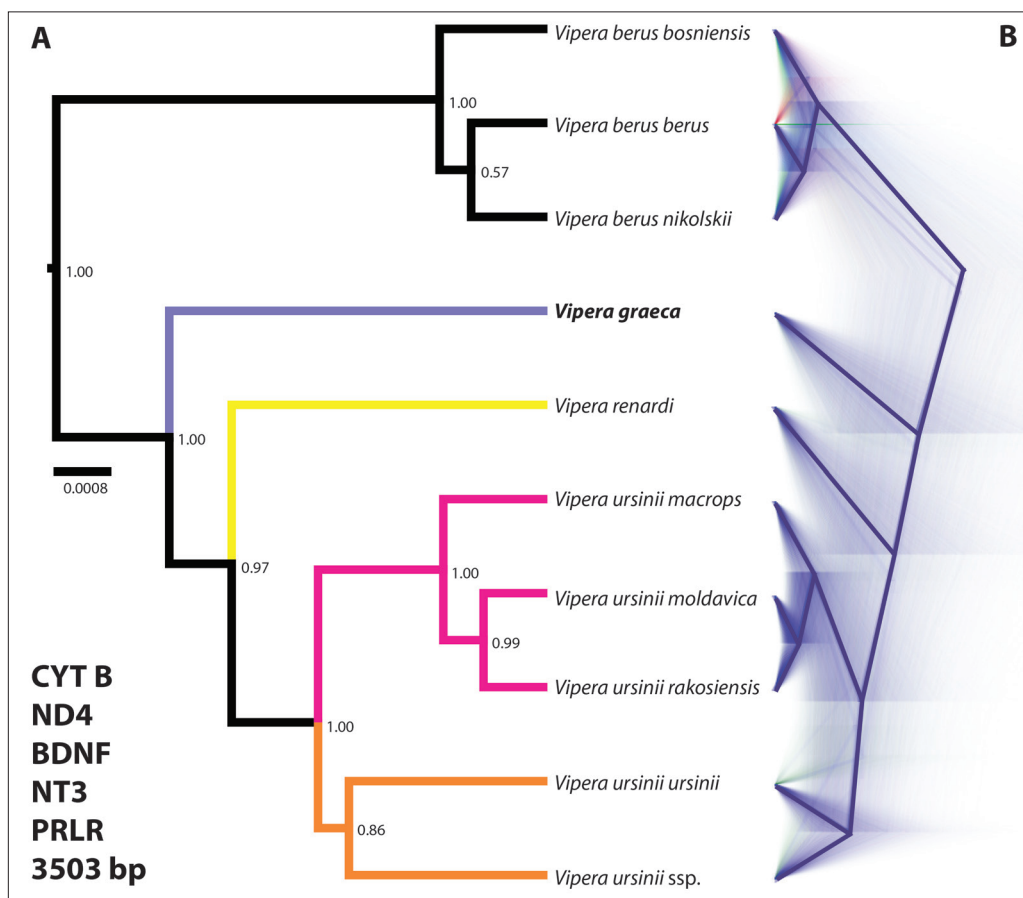
4.1. ábra. A *Vipera ursinii-renardi* komplex jelenlegi mitokondriális Bayes-féle filogenetikai hipotézise Ferchaud et al. (2012) és Zinenko et al. (2015) CYT B adatbázisa alapján (A). Az mtDNS és az nDNS lókuszek együttes, MrBayes/Maximum likelihood filogenetikai rekonstrukciója. Az alkalmazott kulcsoport (*Vipera berus* ssp.) nincs feltüntetve. (B). A SplitsTree filogenetikai hálózat az öt mtDNS és az nDNS lókuszek szekvenciáiból (C).



4.2. ábra. A három elemzett sejtmagi marker haplotípus hálózatai. A körök mérete arányos a minták/szekvenciák számával, a kis fekete pöttyök a hipotetikus haplotípusokat (allélokat) jelzik. Az ábra színezése azonos a 4.1. ábrán látható mitokondriális leszármazási ágaknál alkalmazott színekkel.

A koaleszcencia-alapú faj-fa becslés esetében mindhárom *BEAST futtatás konvergált, minden futtatás paramétereinek ESS értéke meghaladta a 200-as határértéket, amely megfelelő MCMC elemzést jelez. A valószínűség értékek ESS-e meghaladta a 4000-et. A maximális klád megbízhatósági fa topológiája (4.3.

ábra) megegyezett a Ferchaud et al. (2012) és hasonlított Zinenko et al. (2015) mitokondriális fáinak topológiájához: a *graeca* leszármazási ág bazális a *V. ursinii-renardi* komplex összes többi tagjához képest, és a *renardi* klád az *ursinii*-csoport testvér ágát alkotja. Az *ursinii* kládon belül, a hegyi *V. u. ursinii* és a horvátországi *V. ursinii* ssp. a síkvidéki-hegyi előfordulású *V. u. rakosiensis*, *V. u. moldavica* és *V. u. macrops* taxonokat tartalmazó klád testvérkládját képezi. Az elválások jelentős része magas támogatottságot ($> 0,95$) mutatott, kivéve a *V. u. ursinii* és a horvátországi *V. ursinii* ssp. elválását. A vizsgálat célját figyelembe véve, a *graeca* ág helyzetét a *BEAST elemzés megerősítette, mint a *V. ursinii-renardi* komplex bazális leszármazási ágát (pp=1,00, 4.3. ábra).



4.3. ábra. A *Vipera ursinii-renardi* komplex koaleszcencia-alapú faj-fája (*V. berus* külsoporttal), a *BEAST eredményeként a két mitokondriális és három nukleáris lókuszt alapján (A). Faj-fa „cloudogram” 27 000 utólagos poszt-burn-in fa alapján, amelyek a *BEAST 3 futtatásából származnak, amelyekben 10 000 fa lett létrehozva (10% burn-in) (B). A színezés átlátszósága adott ág megbízhatóságával fordítottan arányos, a maximális klád megbízhatósági fa topológiáját folytonos színnel jelöltük (lila).

4.1.2. Rendszerezés

Az evolúciós (Wiley 1978), fő leszármazás (de Quieroz 1998), integratív taxonómiai (Miralles et al. 2010), filogenetikai (Cracraft 1983) és genetikai (Baker & Bradley 2006) faj koncepciók alapján javasoltuk a *graeca* klád faji rangra emelését, hogy a *Vipera ursinii-renardi* komplex polifiletikus helyzetét feloldjuk (Mizsei et al. 2017). Ezt támogatja a *graeca* klád morfológiai, elterjedésbeli (4.2. és 4.3 fejezet), ökológiai (4.5. fejezet) és genetikai különбözősége a fajkomplex többi taxonjától.

***Vipera graeca* Nilson & Andrén, 1988**

Szinonímák: *Vipera ursinii graeca* Nilson & Andrén, 1988; *Vipera macrops graeca* Welch, 1994: 123.

Holotípus: Göteborg Natural History Museum (GNM), GNM Re. ex. 4942. Leg. Nilson & Andrén 1988.

Paratípusok: GNM Re. ex. 6823 (hat újszülött), GNM. Re. ex. 6849 (ZIG 146), GNM Re. ex. 6850 (ZIG 147), GNM Re. ex. 6851 (ZIG 142) + GNM ZIG 145. Leg. Nilson & Andrén 1988.

Terra typica: Peristeri, Lakmosz hegység a Pindosz hegységrendszer közepén, 1900 m tengerszint feletti magasság, Görögország (Nilson & Andrén 1988)

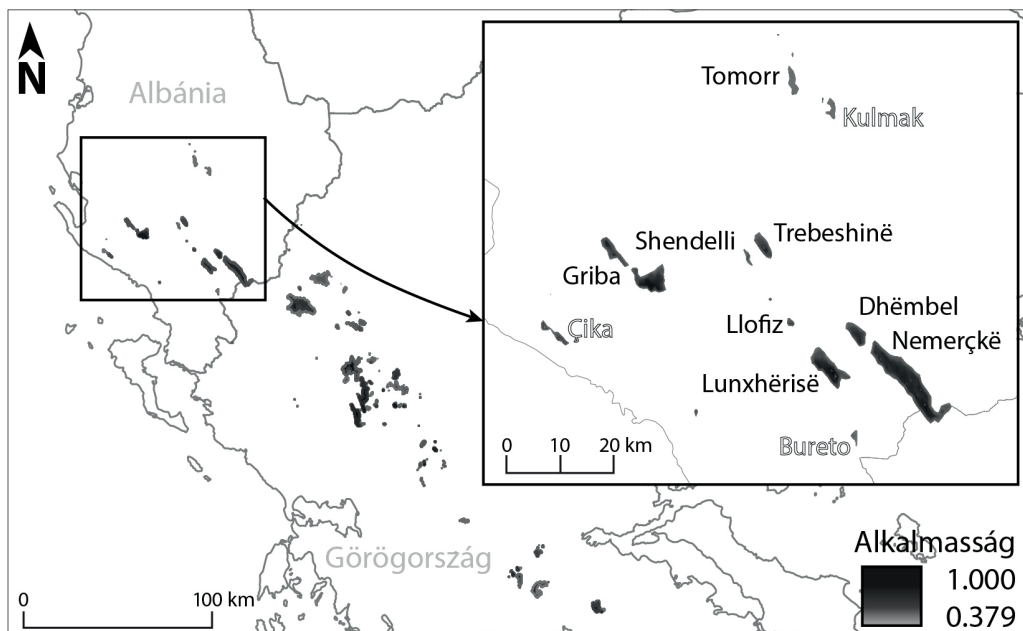
Morfológiai diagnózis: Ez a taxon különbözik a *V. ursinii-renardi* komplex összes többi tagjától az alábbi morfológiai karakterek kombinációjában (Nilson & Andrén 1988; Nilson & Andrén 2001; Mizsei et al. 2016): kis testméret (hímek max. 40,6 cm testhossz, és 5,4 cm farokhossz, nőstények max. 44,3 cm és 4,1 cm farokhossz); egyszínű alapszín (nem bilineáris); fehér vagy világosszürke has szín; *labial*-on és a fej laterális és dorzális oldalán nincsenek sötét foltok, kivéve az occipitális és posztorbitális sávokat; dorzális szalag külső élei hegyesek, a hátszalagot 45-58 cikcakk vagy keresztsáv alkotja vagy a hátszalag csak egy gerincen futó sötét sáv; *nasalia* kettéosztott vagy egybeolvad a *nasorostralia*-val; *rostralia* olyan magas, mint amilyen széles; 2-8 *lorealia*, 13-20 *circumocularia* (két oldal összege); felső *preocularia* nincs elválasztva a *nasalia*-tól, 7-20 korona pajzs; jelentősen fragmentált *parietalia*; 12-15 *supralabialia* (két oldal összege); az első három *supralabialia* kétszer olyan magas, mint az azt követők; a harmadik *supralabialia* a szem alatt van; 14-19 *sublabialia* (két oldal összege); 3-5 *mentalia*; korai *dorsalia* redukció; a hímeknél 120-129 *ventralia*, a nőstényeknél 119-133 *ventralia*; a legalacsonyabb *subcaudalia* a komplexben: a hímeknél 21-29 *subcaudalia*, a nőstényeknél 13-26 *subcaudalia*.

Molekuláris diagnózis: Ferchaud et al. (2012) és Zinenko et al. (2015) munkái már korábban bemutatták a *Vipera graeca* divergenciáját mtDNS elemzés alapján, amelyet megerősít az eredményekben bemutatott mitokondriális és sejtmagi markerek alapján végzett elemzésünk is. Különbözőségét alátámasztja (i) a filogenetikai pozíciója (bazális a komplex többi taxonjára nézve), (ii) elválásának ideje (közép-pliocén) és (iii) a korrekció nélküli p-távolsága a többi taxontól (4,5% a többi *ursinii*-hez képest).

4.2. Elterjedés feltárása

4.2.1. Potenciális elterjedés

A *Vipera graeca* elterjedési modellje a Pindosz hegységrendszer (Albánia és Görögország) fahatár fölötti szubalpin-alpin füves élőhelyeit prediktálta alkalmas élőhelyeknek (4.4. ábra). Az elterjedési modell magas támogatottsági értéket ért el (AUC = 0,997), és jól illeszkedik a modellillesztéshez használt előfordulási adatokra, azonban azokon kívüli területeket is alkalmas élőhelyeknek jelölt Görögországban. A modell a Pindosz albániai területén tíz olyan hegyvonulaton prediktál potenciális előfordulási helyet, ahol a faj korábban nem volt ismert (4.4. ábra).



4.4. ábra. A *Vipera graeca* potenciális elterjedése a MaxEnt modell predikciója alapján az egész előfordulási területén és a modell terepi tesztelésének helyszínein Dél-Albániában (nagyított részlet). A normál betűkkel szedett hegységeken sikerült kimutatni a faj jelenlétét, míg az üres betűvel jelzett hegységeken nem.

A klimatikus változók elterjedési modellhez való hozzájárulásának vizsgálata alapján az éves átlaghőmérséklet (BIO 1) volt a legfontosabb változó (78%), míg a csapadékkal kapcsolatos változók (BIO 12 és BIO 15) kevésbé voltak meghatározók, a hőmérséklet szezonális (BIO4) pedig alig járult hozzá a modellhez (4.1. táblázat). A permutációs teszt a változók hozzájárulásánál még magasabb fontosságot becsült az évi átlaghőmérsékletnek (98%, 4.1. táblázat). A jackknife-teszt eredményei alapján az évi átlaghőmérséklet volt a legnagyobb magyarázó erővel bíró klimatikus változó, míg a modellek teljesítménye ez a változó nélkül volt a legalacsonyabb (4.1. táblázat).

4.1. táblázat. Az alkalmazott klimatikus változók hozzájárulása és fontossága az elterjedési modellben, valamint a jelenlét koordinátákon felvett értékei.

Változó	Kontribúció %	Permutáció fontosság	Érték a jelenlétpontokon		
			Átlag	±	SE
BIO1 éves átlaghőmérséklet	78,4	98,1	5,39	±	0,22 °C
BIO15 csapadék szezonális	13,2	1,7	38,6	±	0,79 †
BIO12 évi csapadék	8,4	0,1	1016,2	±	8,36 mm
BIO4 hőmérséklet szezonális	0	0,1	6296,25	±	18,13 ‡

† variáció koefficiens, ‡ standard deviáció×100

4.2.2. Elterjedési modell terepi tesztelése és új populációk felfedezése

A modell által prediktált potenciálisan alkalmas 11 albániai élőhely közül 8 hegységen sikerült egy vagy több *Vipera graeca* egyedet vagy vedlést találni (4.2. táblázat, 4.4. ábra). Hat *V. graeca* populáció meglétét (Dhëmbel, Llofiz, Griba, Shendelli, Tomorr és Trebeshinë hegységek) elsőként mutattuk ki. A felmérések során megerősítettük a korábban már jelzett Nemerçké és Lunxherisë populációk meglétét. A faj jelenlétét nem sikerült kimutatni a Bureto, Cika és Kulmak hegységekben (4.2. táblázat, 4.4. ábra). (A 4.2. fejezetben bemutatott adatgyűjtést követően a *V. graeca* új előfordulásait mutattuk ki további öt lokalitáson, az albániai Kulmak, Ostrovica és a görögországi Avgo, Karava, Voutsikaki hegységeken.)

Az adatgyűjtés során 78 vipera egyedet fogtunk és 34 vedlést találtunk kilenc elkülönülő élőhelyen. A modell terepi tesztelése során összesen 457,2 km-t gyalogoltak a felmérők. Egy-egy bejárás hossza szignifikánsan pozitívan befolyásolta a *V. graeca* detektálásának valószínűségét (GLMM, $n = 146$, $z = 3,62$, $p = 0,0003$). A detektálási valószínűség 4,9 km bejárás hosszánál érte el az 50%-ot. Azokon a potenciálisan alkalmas élőhelyeken, ahol nem sikerült detektálni a faj egyedét vagy vedlését, az átlagos bejárás hossz $3,3 \pm 0,45$ km ($\pm$ SE, $n = 7$ bejárás) volt logisztikai vagy időjárás okozta korlátok miatt, amelyekre a becsült detektálási valószínűség legfeljebb 42,0% volt.

4.2. táblázat. Az elterjedési modell predikciójának terepi tesztelésének adatgyűjtési területei (hegységek), a felmérések leíró adatai és eredményessége a *Vipera graeca* kimutatásában.

Mintavételi hely	Dátum hónap/ év	Terep- napok száma	Fel- mérők száma	Nyom- vonalak száma	Nyomvonal hossz (km)				Vipera észlelé- sek egyed (vedlés)
					átlag	SE	összeg	inter- vallum	
Bureto	6/2014	1	1	1	5,9	0	5,9	5,9	0(0)
Cika	7/2014	1	4	4	3,1	0,2	12,6	2,8-3,5	0(0)
Dhëmbel	7/2013, 6/2014	2	3	4	3,3	1	13,3	1,6-5,0	3(1)
Griba	7/2013, 7/2014	3	6	6	1	0,4	6,2	0,1-2,2	0(2)
Kulmak	6/2014	1	2	2	4,6	0,2	9,2	4,4-4,6	0(0)
Llofiz	6/2014	1	5	5	4,3	0,6	21,7	2,6-5,6	1(0)
Lunxhërisë	5/2011, 6/2014	3	9	10	3,4	1,1	34,3	0,2-10,3	4(2)
Nemerçkë	5/2010, 5/2011	4	6	8	2,3	1	18,5	0,2-8,0	4(1)
Shendelli	6/2014	1	8	8	2,7	0,1	21,5	2,0-3,0	1(1)
Tomorr	6/2014, 9/2014	2	9	12	4,9	1,1	58,9	0,1-9,8	2(0)
Trebeshinë	7/2011, 5/2013, 7/2013, 9/2013, 6/2014	14	23	93	2,7	0,2	249,8	0,1-11,8	56(15)
Összesen		33	76	153	38,2	6,1	451,9		71(22)

A *V. graeca* vizsgált élőhelyeit mészkövön kialakult felnyíló vagy zárt sziklagyep és cserjés társulások jellemezték. Ezeken az élőhelyeken, a vipera észlelési pontokon a BioClim adatbázis alapján $5,9 \pm 0,5$ °C (átlag $\pm$ SE) az évi átlaghőmérséklet, a lejtőket pedig részlegesen hó borítja egészen júniusig. A déli kitettségű lejtőket általában nyíltabb, sziklásabb élőhelyfoltok jellemezték az északi kitettségűekhez képest. A gyeptársulások jellegzetes fajai a *Festuca*, *Poa* és *Sesleria* nemzetségekbe tartoztak, a gyepekben a jellemző cserjék *Juniperus*, *Daphne* és *Astragalus* fajok voltak. A legtöbb vipera egyedet a déli kitettségű lejtőkön, cserjék vagy sziklák közelében figyeltük meg. Minden vizsgált élőhelyen juh és kecske legeltetést folytatnak.

4.2.3. Taxon azonosítás

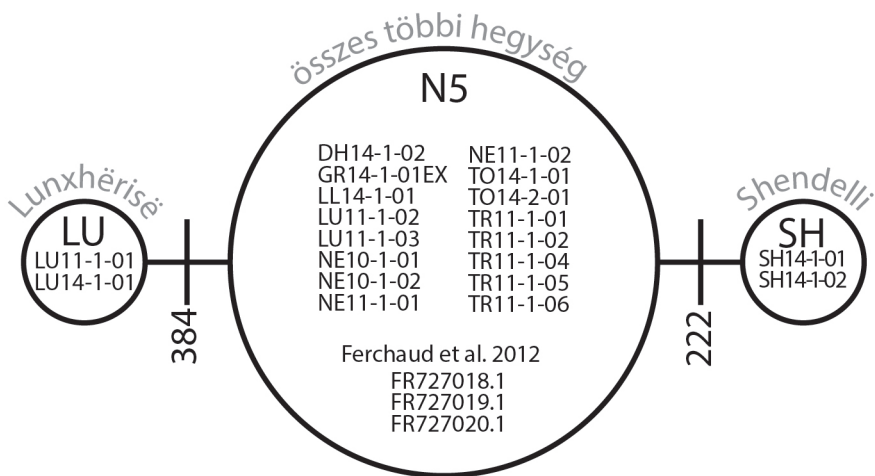
A következő diszkriminatív karakterek alapján a megfigyelt vipera egyedek a *V. graeca* taxonhoz tartoznak: a ventráliák (haspajzsok) alacsony száma ($n=119-133$), azok fehér vagy halvány barna színe, a parietáliák fragmentáltsága, 17-nél kevesebb dorzális sor a test hátulsó harmadában, 7 vagy 6 szupralabiális pajzs a fej egy oldalán, a harmadik szupralabiália mindig a szem alá esik, a hátsó szupralabiálok kisebbek, mint az első, a sötét pikkelyközök hiányoznak, a nazális pajzs általában osztott (4.3. táblázat).

4.3. táblázat. Diszkriminatív morfológiai bélyegek jelenléte.

Karakter	n	jelenlét
Ventrális színezet fehér vagy halvány barna	72	88,89%
Ventrális színezet barna	72	2,78%
Ventrális színezet szürke	72	8,33%
Parietalok osztottak	76	15,79%
Parietalok fragmentáltak	76	68,42%
Kevesebb mint 17 dorzális pikkely sor a test hátsó harmadában	65	86,15%
7 vagy 6 supralabial mindkét oldalon ‡	152	97,37%
Harmadik supralabial a szem alatt ‡	152	100%
Méretkülönbség az első és hátsó supralabialok között ‡	152	100%
Sötét pikkelyközötti mintázat ‡	152	0%
Nasalia osztott ‡	143	11,88%
Nasalia részlegesen osztott ‡	143	60,14%
Nasalia fragmentált ‡	143	4,89%
Nasalia fuzionált a nasorostraliával ‡	152	0%

‡ a fej jobb és bal oldalán számolt pajzsok összege.

Az ND4 adatbázist 23 szekvencia alkotta, amelyek maximális hosszúsága 801 bázispár volt. A megfigyelt genetikai változatosság rendkívül alacsony volt (4.5. ábra). Tizenhat szekvencia identikus volt a *V. graeca* referencia szekvenciákkal (Ferchaud et al. 2012), beleértve a Griba-hegységből származó vedléseket, ahol eleven egyedeket nem találtunk, így a morfológiájuk jellemzése hiányzik. Négy egyed viszont egy-egy bázispárban eltérő haplotípusokhoz tartozott, amelyek egy-egy nukleotid szubsztitúcióban különböztek. Az SH14-1-01 és SH14-1-02EX egyedek (Shendelli-hegység) szekvenciái egy T→C szubsztitúciót mutattak a 222-es pozíción, valamint a LU11-1-01 és LU14-1-01 egyedek (Lunxhërisë-hegység) G→A szubsztitúcióval rendelkeztek a 384. pozícióban (4.4. ábra).



4.5. ábra. A vizsgált *Vipera graeca* mitokondriális DNS ND4 szekvenciák median-joining haplotípus hálózata. A 222 és 384 számok a nukleotid szubsztitúciók relatív pozícióját mutatják.

4.4. táblázat. A vizsgálatban elemezett mitokondriális DNS ND4 szekvenciák és GenBank azonosítók.

Egyedi azonosító	Lokalitás	Haplotípus	GenBank azonosító	Referencia
-	Stavros	N5	FR727018.1	Ferchaud et al. (2012)
-	Stavros	N5	FR727019.1	Ferchaud et al. (2012)
-	Stavros	N5	FR727020.1	Ferchaud et al. (2012)
DH14-1-02	Dhëmbel	N5	LN835177	Mizsei et al. (2016)
GR14-1-01EX	Griba	N5	LN835175	Mizsei et al. (2016)
LL14-1-01	Llofiz	N5	LN835176	Mizsei et al. (2016)
LU11-1-01	Lunxhërisë	LU	HG940669	Mizsei et al. (2016)
LU11-1-02	Lunxhërisë	N5	HG940670	Mizsei et al. (2016)
LU11-1-03	Lunxhërisë	N5	HG940671	Mizsei et al. (2016)
LU14-1-01	Lunxhërisë	LU	LN835172	Mizsei et al. (2016)
NE10-1-01	Nemerçkë	N5	HG940665	Mizsei et al. (2016)
NE10-1-02	Nemerçkë	N5	HG940666	Mizsei et al. (2016)
NE11-1-01	Nemerçkë	N5	HG940667	Mizsei et al. (2016)
NE11-1-02	Nemerçkë	N5	HG940668	Mizsei et al. (2016)
SH14-1-01	Shendelli	SH	LN835171	Mizsei et al. (2016)
SH14-1-02EX	Shendelli	SH	LN835170	Mizsei et al. (2016)
TO14-1-01	Tomorr	N5	LN835173	Mizsei et al. (2016)
TO14-2-01	Tomorr	N5	LN835174	Mizsei et al. (2016)
TR11-1-01	Trebeshinë	N5	HG940672	Mizsei et al. (2016)
TR11-1-02	Trebeshinë	N5	HG940673	Mizsei et al. (2016)
TR11-1-04	Trebeshinë	N5	HG940674	Mizsei et al. (2016)
TR11-1-05	Trebeshinë	N5	HG940675	Mizsei et al. (2016)
TR11-1-06	Trebeshinë	N5	HG940676	Mizsei et al. (2016)

4.3. Jelenlegi és jövőbeli elterjedés

4.3.1. Elterjedési modellek és jelenlegi elterjedés

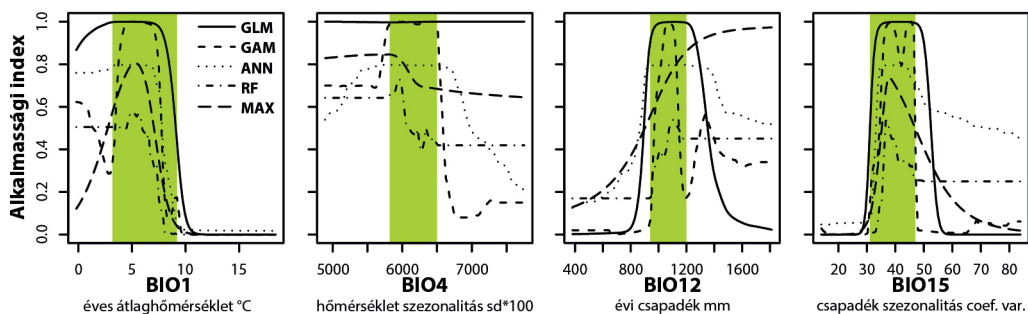
A modell replikátumok közül összesen $n = 275$ ($TSS > 0.95$) modell került felhasználásra a konszenzus projekciók létrehozásában. A konszenzus projekciókhoz a GLM algoritmus járult hozzá a legnagyobb mértékben és az ANN a legkevésbé. Ezek a modellek a tesztelő pontokat mindig helyesen osztályozták (4.5. táblázat). A klimatikus változók közül az éves átlaghőmérséklet (BIO 1) és a csapadék szezonális (BIO 15) járultak hozzá a legnagyobb mértékben a modellekhez, tehát az alkalmazott változók közül ezek határozták meg leginkább a faj elterjedését (4.6. táblázat). A változók átlagos válaszgörbéi azt mutatták, hogy a görög karsztvípera kerüli azokat a $8\text{ }^{\circ}\text{C}$ éves átlaghőmérsékletnél magasabb értékeket mutató területeket, ahol az évi csapadék összeg a mediterrán térséghez képes viszonylag magas, és eloszlásának szezonálisága a téli negyedre koncentrálódik (4.6. ábra).

4.5. táblázat. A TSS értékek átlaga és szórása (SD); azon ismétlések száma, amelyek TSS értéke > 0.95 ; átlag alkalmassági küszöb, amely maximalizálja az érzékenységet és specifikusságot; átlag maximum értékek érzékenységre és specifikusságra; és a helyesen osztályozott teszt pontok (% Correct Classified). Azon modell ismétléseket, melyek TSS értéke < 0.95 nem alkalmaztam a projektálás során.

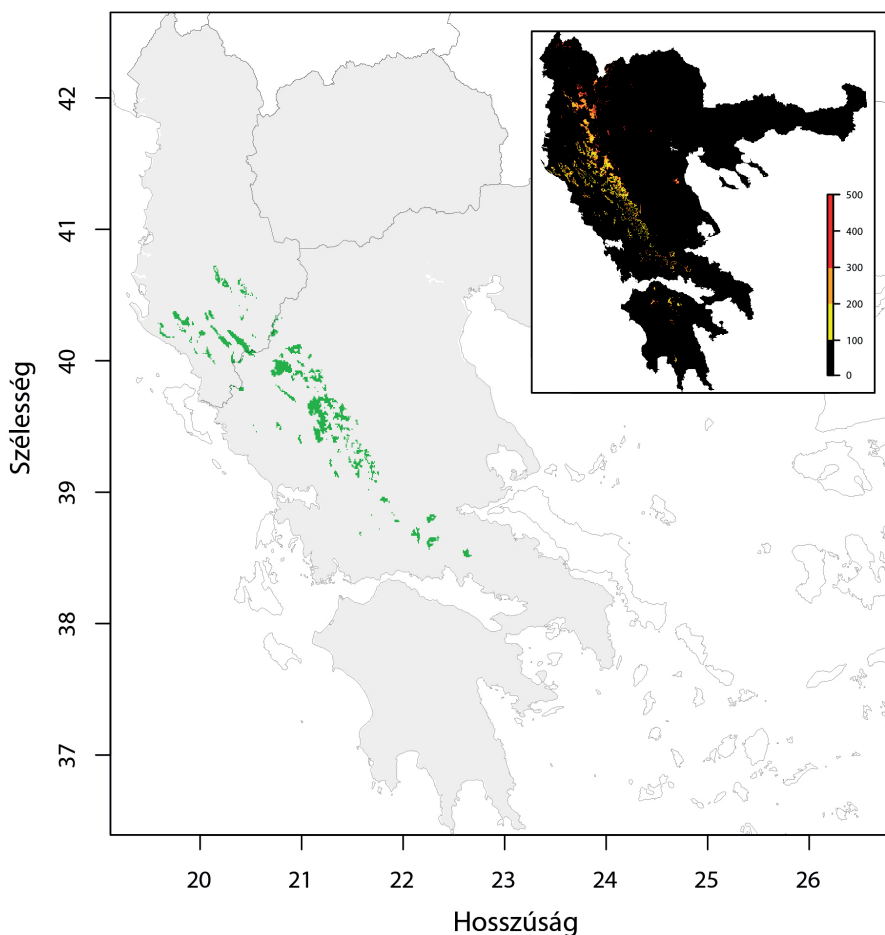
Algoritmus	TSS átlag $\pm$ SD	Ismétlés	Alkalmassági küszöb	Érzékenység	Specifikusság	%CC
GLM	0,978 $\pm$ 0.007	97	0,599	100,0	97,8	100,0
GAM	0,980 $\pm$ 0.005	70	0,103	100,0	59,1	100,0
ANN	0,971 $\pm$ 0.009	20	0,502	100,0	97,1	100,0
RF	0,978 $\pm$ 0.009	30	0,037	100,0	94,6	100,0
MAXENT	0,974 $\pm$ 0.011	58	0,078	100,0	97,4	100,0

4.6. táblázat. Klimatikus változók átlagos ($\pm$ SD) hozzájárulása az egyes modell algoritmusokhoz és a konszenzus modellhez.

Algoritmus	BIO 1	BIO 4	BIO 12	BIO 15
GLM	0,884 $\pm$ 0,039	0,401 $\pm$ 0,038	0,558 $\pm$ 0,059	0,710 $\pm$ 0,028
GAM	0,870 $\pm$ 0,026	0,618 $\pm$ 0,085	0,679 $\pm$ 0,054	0,709 $\pm$ 0,041
ANN	0,929 $\pm$ 0,044	0,296 $\pm$ 0,119	0,471 $\pm$ 0,179	0,690 $\pm$ 0,108
RF	0,854 $\pm$ 0,022	0,217 $\pm$ 0,046	0,124 $\pm$ 0,022	0,453 $\pm$ 0,047
MAXENT	0,920 $\pm$ 0,021	0,075 $\pm$ 0,112	0,287 $\pm$ 0,164	0,644 $\pm$ 0,045
Konszenzus	0,896 $\pm$ 0,032	0,387 $\pm$ 0,089	0,582 $\pm$ 0,038	0,690 $\pm$ 0,039



4.7. ábra. Bioklimatikus változók átlagos válasz görbe profiljai a különböző modell algoritmusokra.



4.8. ábra. A görög karsztvipera elterjedésének bináris konszenzus modellje ($n = 275$, $TSS > 0.95$) és a projekciók variációs koefficiense (inzert). A zölddel jelölt területek mutatják a faj számára alkalmas élőhelyfoltokat.

A görög karsztvipera elterjedési modelljei ($TSS > 0.95$) a jelenlegi klímára projektálva és azok konszenzus modellje jól illeszkednek a faj ismert előfordulási pontjaira (4.8. ábra). A modell replikátumok ($TSS > 0.95$) közötti variációs koefficiens az alkalmasnak prediktált foltok határán és az ismert elterjedési területtől észak-keletre eső hegységeken adódott a legmagasabbnak (4.8. ábra inzer). A bináris konszenzus projekció 1964 km^2 alkalmas élőhelyet jelez, melyből a faj 1025 km^2 -t foglal el jelenlegi ismereteink szerint.

4.3.2. Jövőbeli elterjedés

Az A1b SRES scenárió („pesszimista forgatókönyv”) alapján a görög karsztviperának alkalmas élőhelyek fokozatos visszaszorulása várható. A jelen klímára (~ 2000) és a 2020-as évtized projekciói között nincsenek szembeötlő különbségek, viszont a potenciálisan alkalmas élőhelyek 40%-a eltűnik. A 2020-as évekről a 2080-as évekre az alkalmas élőhelyek 91,8%-a eltűnik, mindösszesen a potenciálisan alkalmas élőhelyek 8,2%-a marad stabil, amelyek mikro-refúgiumként szolgálhatnak, ha nem emelkedik drasztikusan a hőmérséklet az előre látható időintervallumon túl. Meglepő módon azonban nemcsak a kis kiterjedésű, alacsonyabb hegyeken szűnnek meg alkalmas foltok (pl. Trebeshinë, Schendelli), de a nagyobb területű, magasabb hegységeken is eltűnhet a faj (pl. Griba, Lakmosz).

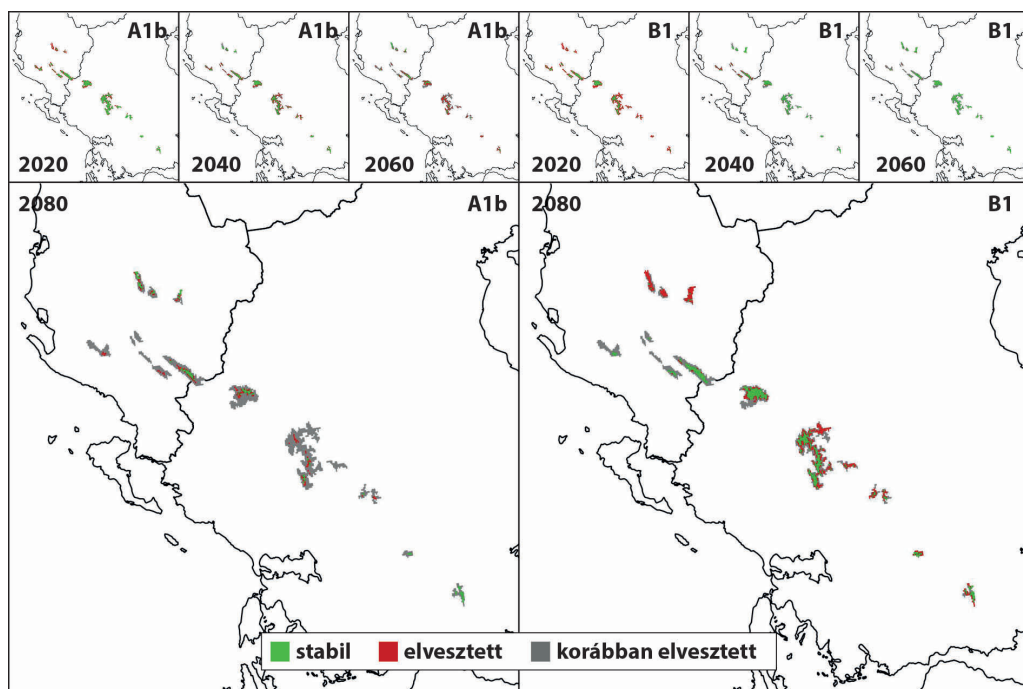
A B1 forgatókönyv („optimista scenárió”) alapján a görög karsztvipera számára alkalmas élőhelyek visszaszorulása nem egyenletesen fog történni. A 2020-as évtizedre a jelenlegihez képest nagymértékű, 72,8% csökkenést mutat, majd 2040-es és 2060-as években a potenciálisan alkalmas élőhelyek kiterjedése növekszik, főként az északi területeken. Az utolsó prediktálható évtizedre (2080) viszont az élőhelyek A1b scenárióhoz hasonló, ám valamivel enyhébb, 82,3%-os visszaszorulására számíthatunk. A B1 forgatókönyv alapján várhatóan a populációk együtödét veszélyeztető kihalás, a potenciálisan alkalmas élőhelyfoltok 17,6%-a stabil marad.

4.3.3. Alkalmas élőhelyek időbeli változásai

A klímaváltozás hatására a potenciálisan alkalmas élőhelyek térben és időben elmozdulnak, amely során fragmentálódnak, területük általában csökken, majd a fragmentumok a legtöbb esetben teljesen eltűnnek. A görög karsztvipera esetében a nagy távolságú terjedés lehetősége minimális, további állományok felfedezésére csak néhány hegy esetében van esély, ezért a továbbiakban csak a korábbi terepi térképezés során megtalált, jelenleg ismert populációk ($n = 16$) élőhelyeinek időbeli változásait vizsgáltam.

A görög karsztvipera jövőbeli elterjedése az alapján változik, hogy a klimatikus niche hogyan tud felfelé csúszni a jelenleg élőhelyként szolgáló hegységeken. Mivel a hegységek tengerszint feletti magassága véges, így a kihalás elsődleges oka az, hogy az élőhelyek felfelé csúszásának nincs elég tere, az alkalmas élőhelyek elfogynak.

A potenciálisan alkalmas élőhelyek altitudinális elterjedése mindkét scenárió alapján jelentősen magasabbra tolódik (4.9. ábra). Az A1b scenárió alapján 29%-os (1651→2125 m), a B1 scenárió ebben az esetben is kisebb mértékű, 17%-os (1651→1936 m) magasság emelkedés várható az élőhelyek tengerszint feletti elterjedésének mediánjában.

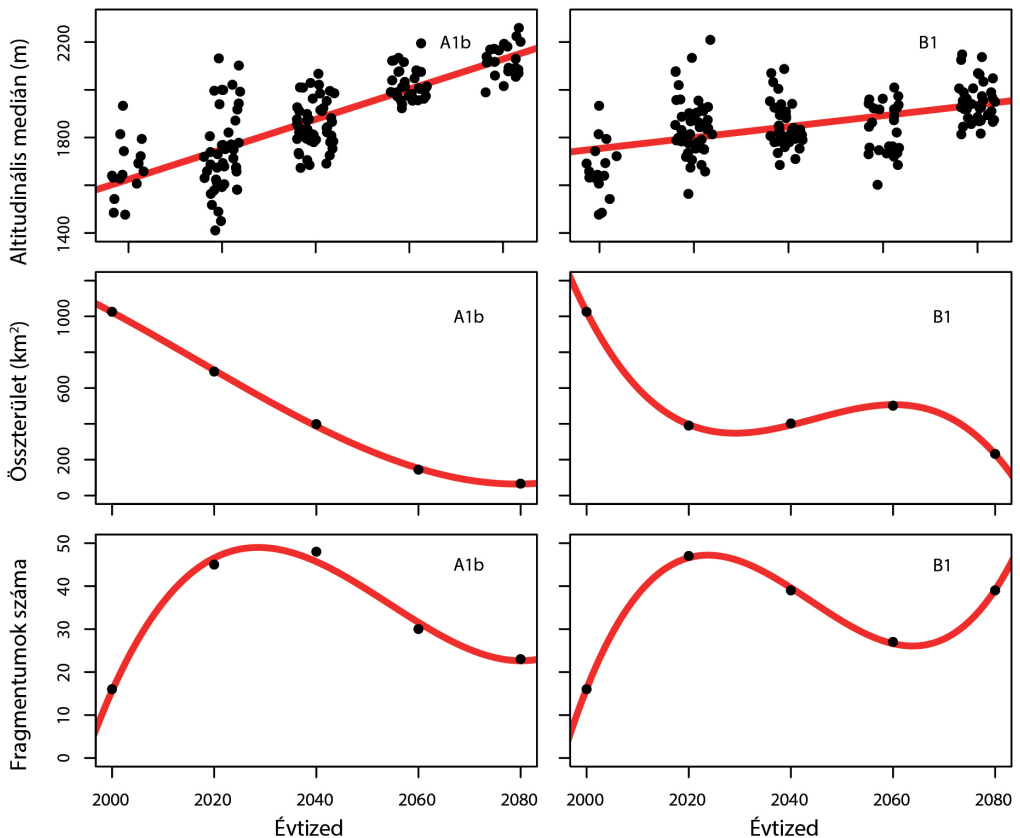


4.9. ábra. A jelenleg ismert populációk élőhelyeinek várható időbeli változásai.

A prediktált élőhelyek összterülete mindkét scenárió alapján drasztikusan lecsökken: az A1b szerint 1026 km²-ről 66 km²-re, a B1 alapján pedig 232 km²-re csökkennek a jelenleg ismert populációk élőhelyei. Az alkalmas élőhelyek fragmentáltsága a 2020-as évtizedig mindkét scenárió alapján nő, tehát a nagyobb élőhelyfoltok több kisebb folttra darabolódnak szét, viszont a 2040-es évtizedtől újra csökken a számuk, amit az egyes foltok teljes eltűnése okoz. 2060 után az A1b scenáriónál a legtöbb apró területű élőhelyfolt eltűnik, míg a B1-nél egy részük a teljes eltűnés mellett tovább fragmentálódik.

Az A1b Szenárió alapján az ismert 16 populáció közül hat teljesen kihal az alábbi hegységeken: Shendelli (1787 m maximális tengerszint feletti magasság), Trebeshinë (1910 m), Llofiz (1929 m), Griba (2114 m), Avgo (2129 m), Lunxherisë (2131 m), a többi hegységen pedig csak apró, néhány négyzetkilométeres foltok fognak fennmaradni. Az A1b Szenárió alapján a Tomorr, Nemerçkë, Tymfi, Lakmosz és Vardoussia hegységeken maradnak fenn jelentősebb mikro-refúgiumok. A B1 klíma forgatókönyv alapján az ismert állományok közül ugyancsak hat populációt fenyeget kihalás: Shendelli, Llofiz, Kulmak (2154 m), Tomorr (2417 m), Ostrovica (2383 m), Avgo (2129 m). A mikro-refúgiumok területe és száma szempontjából nincs számottevő különbség, kivéve a Tomorr hegységet, amely ezen Szenárió szerint nem fog alkalmas élőhelyet biztosítani a faj számára.

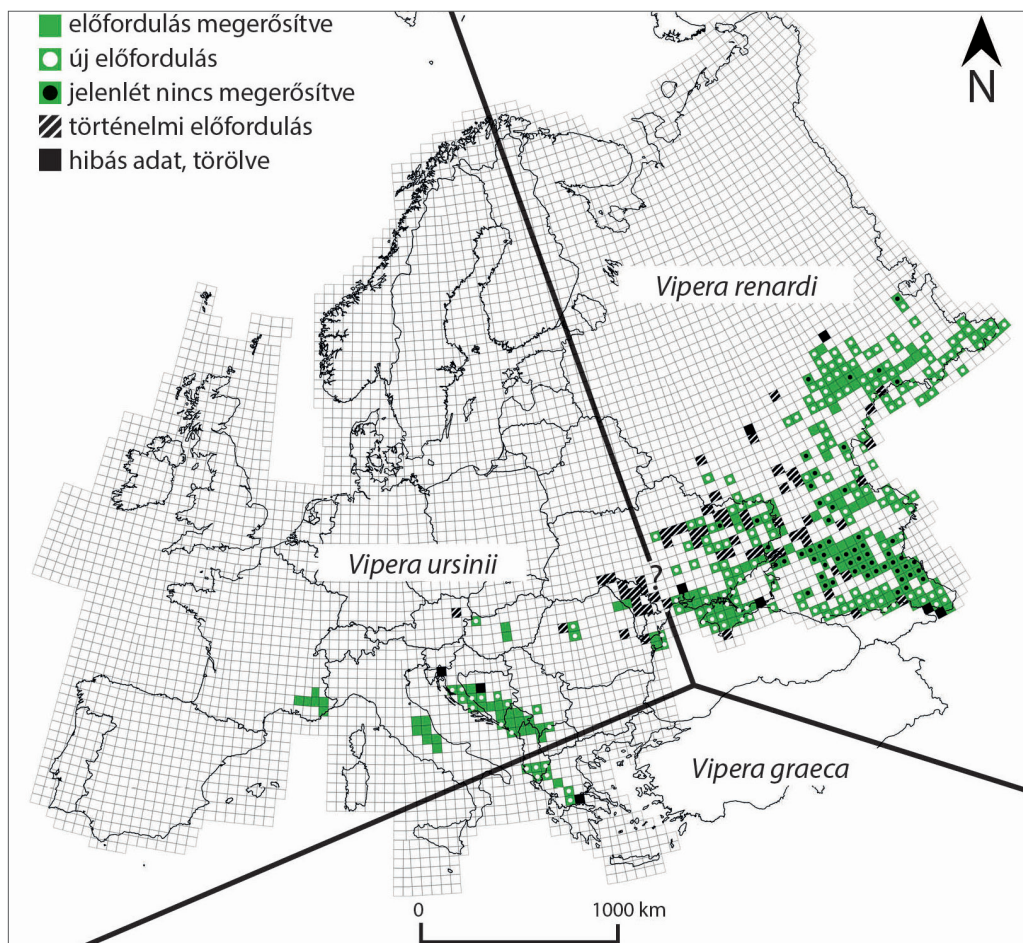
A két Szenárió alapján elmondható, hogy a görög karsztvipera populációinak nagy része kihalhat a klímaváltozás miatt (4.10. ábra), viszont 3-4 hegységen van esélye a fennmaradásra. Ezek a hegységek a következők: Nemerçkë, Tymfi, Lakmosz és Vardoussia.



4.10. ábra. A *Vipera graeca* ismert populációk élőhelyeinek jövőbeli alakulása.

4.4. Atlasz léptékű elterjedés

Az európai herpetológiai atlaszban hét új 50×50 km-es cellában mutattuk ki a *Vipera graeca* előfordulását a 4.2. és 4.3. fejezet eredményei alapján (4.11. ábra). Az atlaszban eredetileg jelölt 50×50 km-es négyzetek közül ($n = 2$) egy esetben validáltuk a faj jelenlétét (Lakmosz, Görögország) és egy esetben töröltük a faj jelenlétét, mert a populáció valós helyzete a jelölt cella melletti cellában volt (Vardoussia, Görögország).



4.11. ábra. A *Vipera graeca*, a *V. renardi* és a *V. ursinii* atlasz léptékű elterjedése Európában.

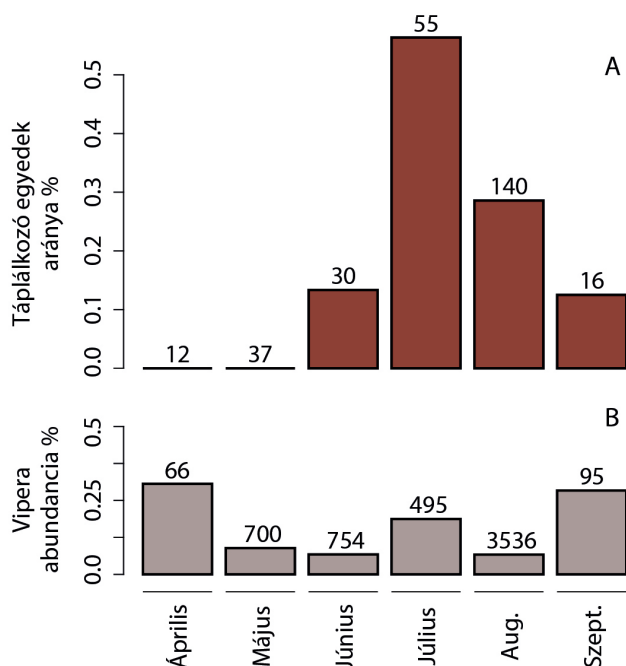
A *V. renardi* jelenlétét 42 cellában validáltuk és az atlaszhoz 173 új cellát adtunk hozzá múzeumi példányok, irodalomban fellelt és saját adataink alapján. 69 cellában „történelmi előfordulás”-ra állítottuk a faj jelenlétét a területről származó recens megfigyelések hiányában, valamint 6 cellát töröltünk (hibásan megadott lokalitás vagy hibás határozás), ezek a területek főként a faj északkeleti elterjedési

területén voltak. Az eredeti atlaszban szereplő 56 cellában nem tudtuk sem validálni, sem kizárni a *V. renardi* jelenlétét, de megtartottuk jelenlét celláknak, mivel az elterjedési területen belülré esnek és valószínűsíthető a faj jelenléte.

A *V. ursinii* elterjedését validálni tudtuk az eredeti atlasz cellák jelentős részében ($n=33$), azonban a Balkán-félszigeten további 17 olyan cellával kellett kiegészítenünk, amelyek már megjelentek az irodalomban vagy más adatbázisokban, de az atlasz 2014-es revideálásakor elkerülték a szerzők figyelmét, valamint két cellát töröltünk, ahol korábban jelezték a faj előfordulását, de azokról kiderült, hogy hibásan megadott lokalitás és téves határozás miatt kerültek a korábbi adatbázisba. További 17 cella státuszát állítottuk „történelmi előfordulás”-ra, főként Besszarábiában (Ukrajna, Románia, Moldova), a faj keleti elterjedési határán (*V. ursinii moldavica*).

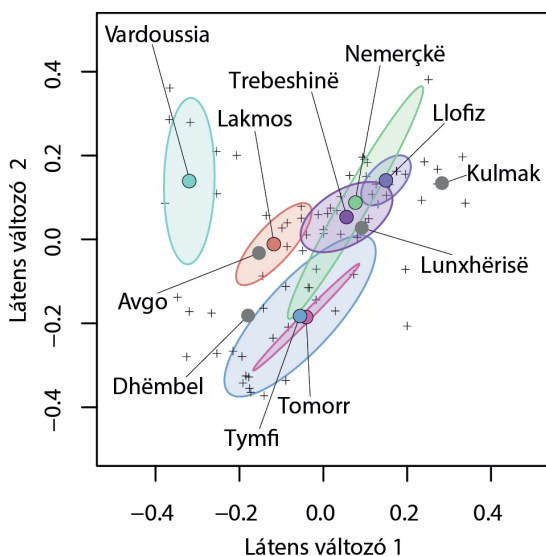
4.5. Táplálkozásbiológia

A táplálkozásbiológiai vizsgálatokhoz 290 *Vipera graeca* egyedet fogtunk be 14 populációból, amelyek közül 78 egyedtől sikerült ürülmintát gyűjteni (21 juvenilis/szubadult, 15 hím, 42 nőstény). A többi 212 egyednek üres volt a tápcsatornája (73%; 41 juvenilis/szubadult, 66 hím, 105 nőstény). A táplálkozási aktivitást erős szezonális mintázat jellemezte ($z = 3,054$, $p = 0,002$): a táplálkozó egyedek aránya júniusban kezdett el növekedni, júliusban volt a legmagasabb (56%), majd fokozatosan csökkent (4.12. ábra).



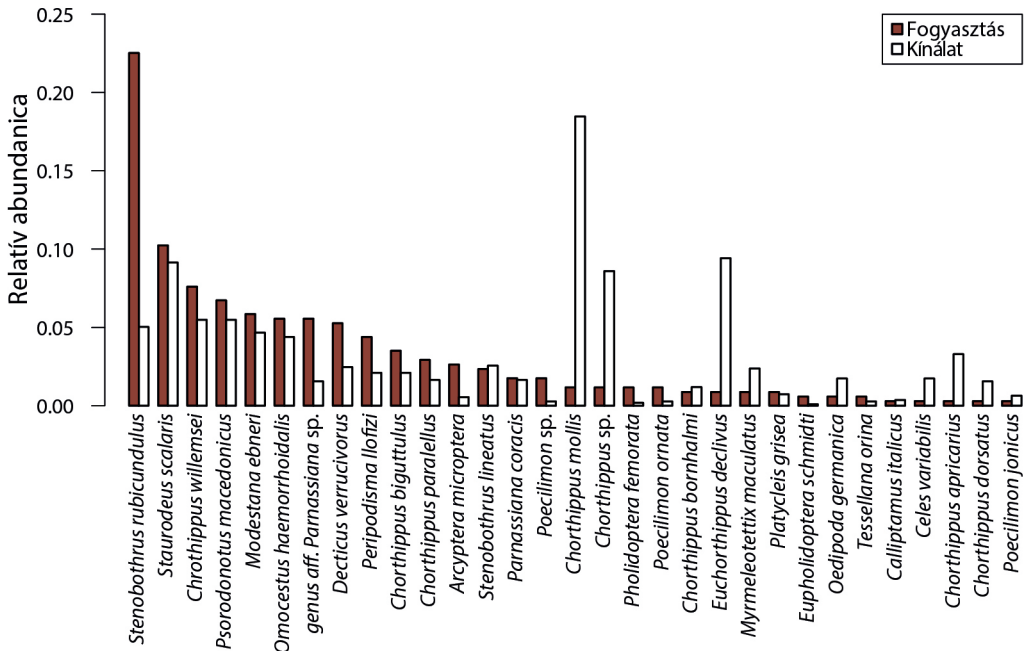
4.12. ábra. A *Vipera graeca* táplálkozásának aktivitása havi bontásban, az oszlopok tetején a vizsgált vipera egyedek száma szerepel (A), a *Vipera graeca* ráfordításarányos abundanciája havonta, az oszlopok tetején a teljes mintavételi ráfordítás embernapi megadva (B).

Az ürülmintákban 356 préda maradványait azonosítottuk, amelyek 96,3%-a volt Orthoptera, 3,1%-a Araneae (Gnaphosidae: *Drassodes* sp., Lycosidae: *Alopecosa* sp.), és volt 1-1 Coleoptera (Curculionidae: *Otiorynchus* sp., 0,3%) és Scorpiones (*Euscorpius* sp., 0,3%) is. Gerinces préda maradványa nem volt az ürülmintákban. Az Orthoptera prédakínálat mintákban összesen 55 faj 1190 egyedét gyűjtöttük, amelyek közül 35 fajt azonosítottunk a vipera táplálkozásában. A vipera táplálkozását egyértelműen az Orthoptera fajok dominálják minden vizsgált populációnál, de a táplálékban tapasztalt fajkompozíció eltért a populációk között (4.13. ábra).



4.13. ábra. A viperák ürülékében tapasztalt Orthoptera fajkompozíció Bayes-féle ordinációja, és populációk szerinti becsült centroidja és konfidencia intervalluma (95%).

A MANYGLM deviancia analízise eredményei alapján az eltéréseket az alábbi fajok táplálékban tapasztalt jelenléte okozta: *Psorodonotus macedonicus* (dev = 39,370, $p = 0,001$), *Chorthippus willemsei* (dev = 34,869, $p = 0,001$), *Modestana ebneri* (dev = 33,917, $p = 0,002$), *Peripodisma llofizi* (dev = 31,364, $p = 0,003$), *Decticus verrucivorus* (dev = 26,093, $p = 0,011$), *Parnassiana coracis* (dev = 25,787, $p = 0,016$) és *Stenobothrus rubicundulus* (dev = 23,859, $p = 0,031$). Az előbbi fajok általánosságban gyakoribbak, míg más fajok (főként *Chorthippus* spp.) kevésbé gyakoriak voltak, mint ahogy a referencia mintákban tapasztalt gyakoriságok alapján várható volt (4.14. ábra): a két legnagyobb testű szöcske faj (*D. verrucivorus*, *P. macedonicus*) gyakoribb volt az ürülmintákban, mint a referencia anyagban, míg a referencia anyagban leggyakoribb három faj (mind kistestű: *Euchorthippus declivus*, *Chorthippus mollis*, faji szinten nem meghatározható *Chorthippus* spp. nimfák) szinte teljesen hiányzott a *V. graeca* táplálkozásából (4.14. ábra).

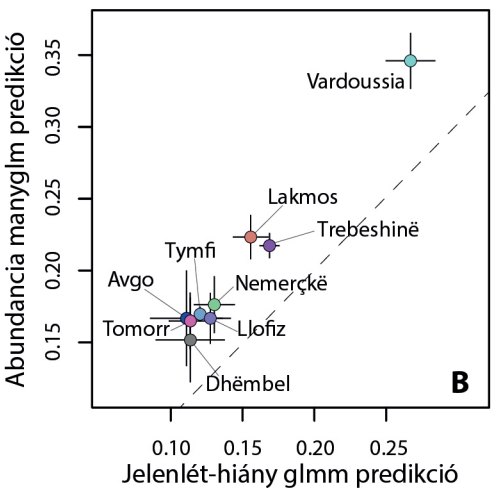
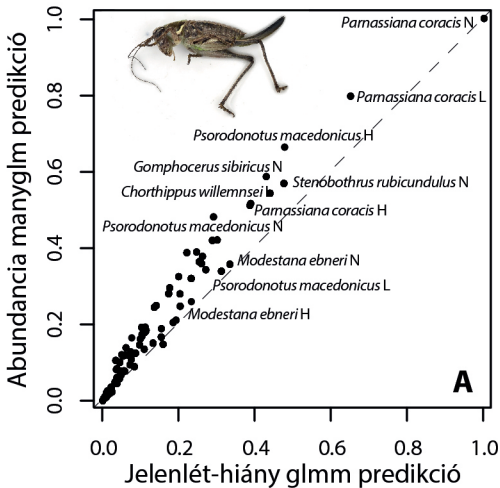


4.14. ábra. A *Vipera graeca* táplálékában kimutatott Orthoptera fajok relatív abundanciája és a referencia mintában tapasztalt gyakorisága.

A préda jelenlét-hiány modell esetében a GLMM modellszelekció nem azonosított a teljes modellnél jobbat, amelyben minden magyarázó változónak szignifikáns hatása volt, amelyhez nagyon hasonló eredményt mutatott a préda abundancia MANYGLM modell (4.7. táblázat). Mindkét modellben a látható testfelület nagysága (AVS), a „lomhaság” és a „röpképtelenség” magyarázó változók pozitívan hatottak a prédaválasztásra, míg a „gyors ugrás”, és a geo-chortobiont és geobiont életformátípus változók negatívan befolyásolták a prédaválasztást. Továbbá a jelenlét-hiány GLMM-ben a prédakínálatnak szignifikáns pozitív, a „gyors ugrás” és a geo-psammo-chortobiont életformátípus szignifikánsan negatív hatásúak voltak. A jelenlét-hiány GLMM és préda abundancia MANYGLM modellek által becsült prédaalkalmasság értékek pozitívan korreláltak minden prédafaj korivar kombinációja esetében (4.15.A. ábra) A becsült értékek populációnkénti átlagolása rámutatott, hogy a Vardoussia hegyen a legalkalmasabb a vipera számára a prédakínálat, amelyet a Lakmosz és Trebeshinē hegyek követtek, míg a többi élőhelyen a prédakínálat a preferencia spektrum alsó tartományában helyezkedett el (4.15.B. ábra).

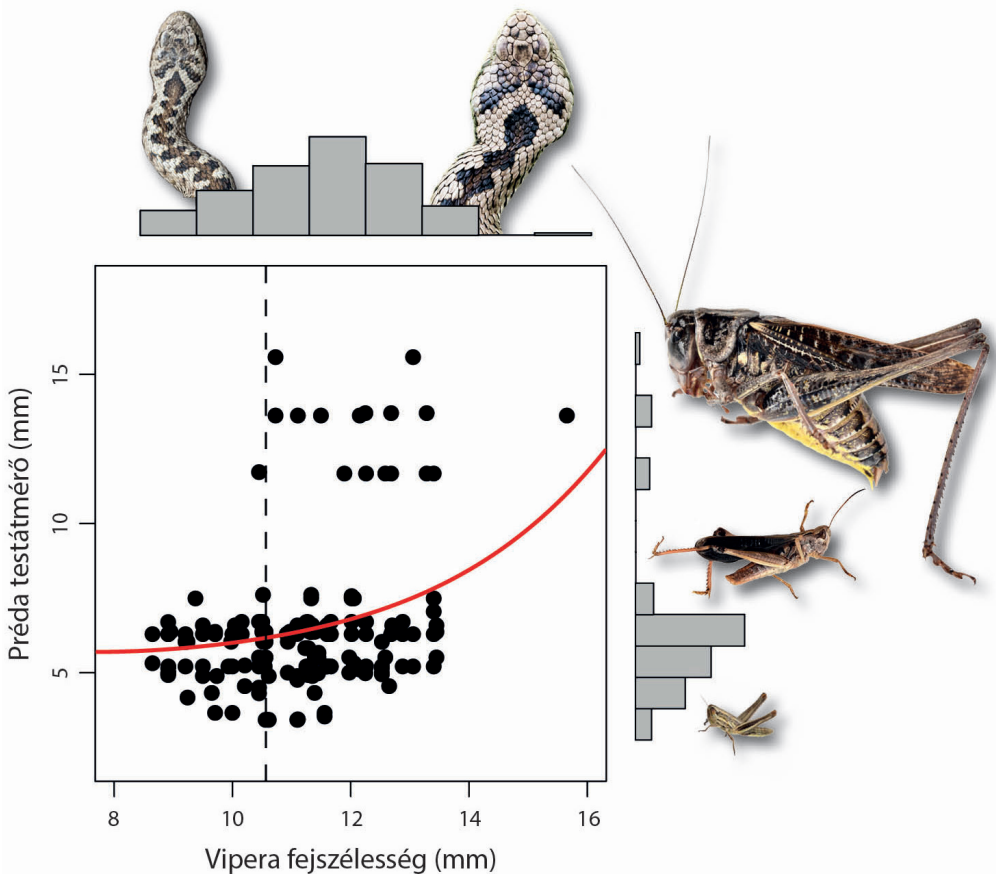
4.7. táblázat. A préda jelenlét-hiány GLMM és préda abundancia MANYGLM modellek paraméterbecslései. A szignifikáns z értékek félkövérrel jelölve.

	Jelenlét-hiány glmm				Abundancia manyglm			
	Becslés	SE	Z	P	Becslés	SE	Z	P
(metszéspont)	-12,9	1,601	-8,078	0,000	-11,73	1,535	-7,644	0,001
Elérhetőség	13,64	6,1	2,237	0,025	7,275	5,791	1,256	0,213
Oldalnézeti testfelület	2,159	0,342	6,31	0,000	1,924	0,323	5,951	0,001
Jelleg PC								
lomhaság	3,705	0,751	4,932	0,000	3,307	0,718	4,605	0,002
röpképtelenség	2,442	0,694	3,518	0,000	2,083	0,658	3,165	0,005
hosszú ugrás képessége	-10,21	2,692	-3,794	0,000	-9,068	2,566	-3,534	0,002
gyors ugrás képessége	-2,404	0,964	-2,493	0,013	-1,829	0,928	-1,971	0,053
Életforma-típus								
chorto-thamnobiont	0,098	0,731	0,134	0,893	0,539	0,735	0,734	0,455
chortobiont	-0,704	0,588	-1,197	0,231	-0,093	0,601	-0,155	0,862
geo-chortobiont	-1,736	0,637	-2,725	0,006	-1,488	0,649	-2,294	0,017
geo-psammo-chortobiont	-1,38	0,653	-2,114	0,034	-0,854	0,659	-1,296	0,198
geobiont	-4,023	1,159	-3,471	0,001	-4,016	1,185	-3,389	0,001
thamno-geobiont	-20,14	20724,5	-0,001	0,999	-11,67	188,9	-0,062	0,95
thamnobiont	-0,512	0,885	-0,579	0,563	-0,021	0,861	-0,024	0,978



4.15. ábra. A modllek által prediktált prédaalkalmasság értékek az Orthoptera kor/ivar kategóriákra (A), és a populációnkénti alkalmasság (átlag és SE) a préda fajkompozíció alapján (B).

Az Orthoptera prédák testmérete bimodális eloszlást mutatott (4.16. ábra), amely alapján az Orthoptera-fajokat két fő csoportra tudtuk osztani: (i) apró és átlagos méretű fajok (pl. *Omocestus haemorrhoidalis*, *Chorthippus* spp., *Modestana ebneri*, *Platycleis* sp.), amelyek esetében a testátmérő átlagosan $5,5 \pm 0,15$ mm volt ($\pm$ SE), és (ii) a nagy testű fajok (pl. *D. verrucivorus*, *P. macedonicus*), amelyek átlagos testátmérője $13,0 \pm 0,75$ mm volt. A vipera fejszélessége és a préda testátmérője között nem-lináris pozitív összefüggést találtunk, amely alapján a viperák 10,5 mm fejszélesség elérése után válnak képessé nagy testű Orthoptera prédát zsákmányolni ($p < 0,001$; 4.16. ábra). Ezt az eltérést leszámítva a *V. graeca* táplálkozásában ontogenetikus váltást nem tapasztaltunk, ez a faj minden kornál szinte kizárólag Orthoptera fajokat zsákmányol.

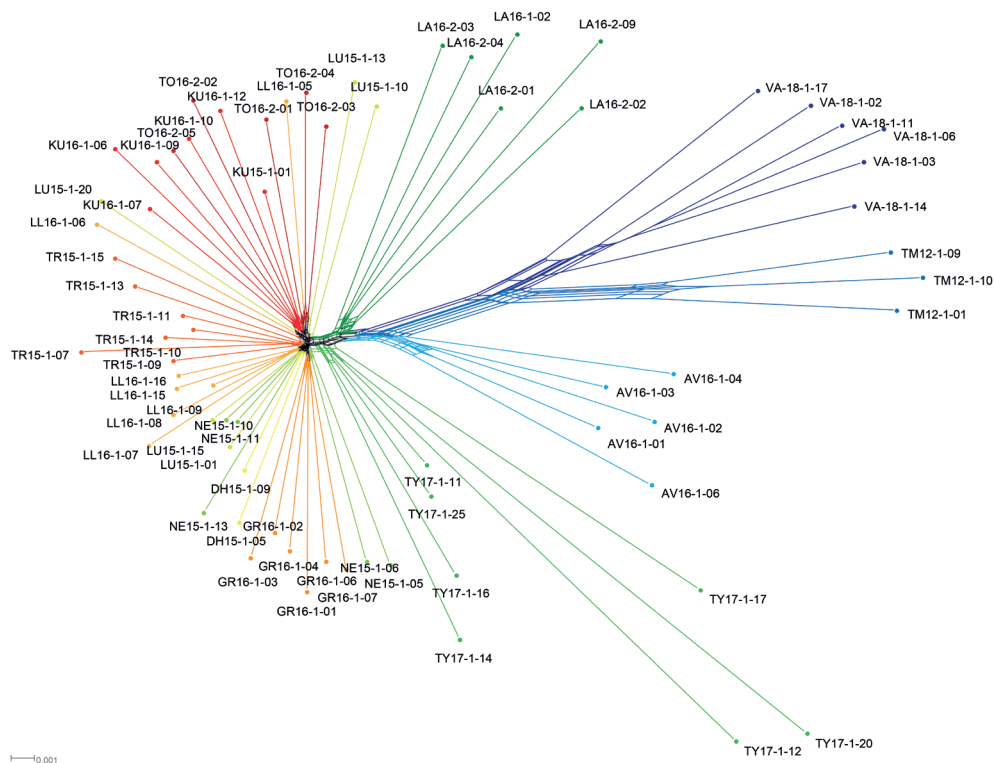


4.16. ábra. A préda testátmérő a vipera fejszélesség függvényében; a függőleges szaggatott vonal regresszió szignifikáns töréspontját jelöli.

4.6. Filogeográfia és populációgenomika

4.6.1. SNP-hívás

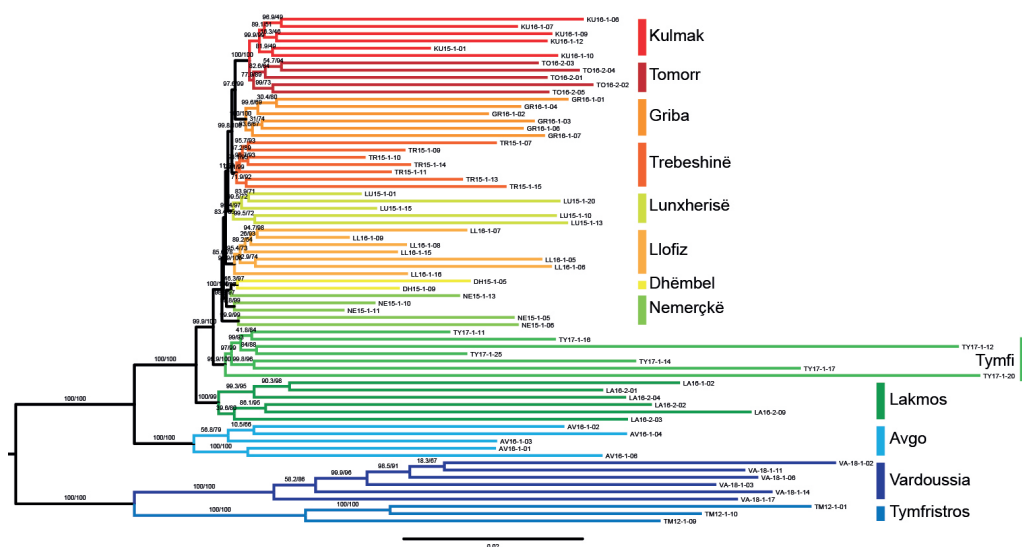
A mintázott populációk közül az Ostrovica, Shendelli és Karava populációk mintáit nem tudtuk felhasználni az elemzésben, mert a kivont DNS minősége vagy mennyisége nem tette lehetővé a RADseq könyvtárkészítést, ezért ezek a populációk hiányoznak az elemzésekből. A RADseq mintánként átlagosan $4,43 \pm 2,1$ millió ($\pm$ SD) nyers leolvasást eredményezett, a nyers leolvasások minimum értéke 1,9 millió volt a „T016-2-03” minta esetében. A Stacks ref_map modulja átlagosan az összes leolvasás 67,3%-át (63,2-68,8% között) illesztette a *Vipera berus* referencia genomjához, amely így 1 154 488 RAD-lókuszt eredményezett 1,9× átlagos lefedettséggel. A vcftools szűrés után az „allSNPs” adathalmaz 176 315 lókuszt, míg az „rndSNPs” adathalmaz 2 008 lókuszt eredményezett.



4.17. ábra. A *Vipera graeca* minták SplitsTree filogenetikai hálózata az „allSNPs” adathalmaz alapján. Az ágak a populációk szerint vannak színezve és az ágvégeken az egyed azonosítók láthatók, amelyek első két karaktere a populációk rövidítései: Avgó (AV), Dhëmbel (DH), Griba (GR), Kulmak (KU), Lakmosz (LA), Llofiz (LL), Lunxhërisë (LU), Nemerçkë (NE), Tymfristros (TM), Tomorr (TO), Trebeshinë (TR), Tymfi (TY), Vardoussia (VA).

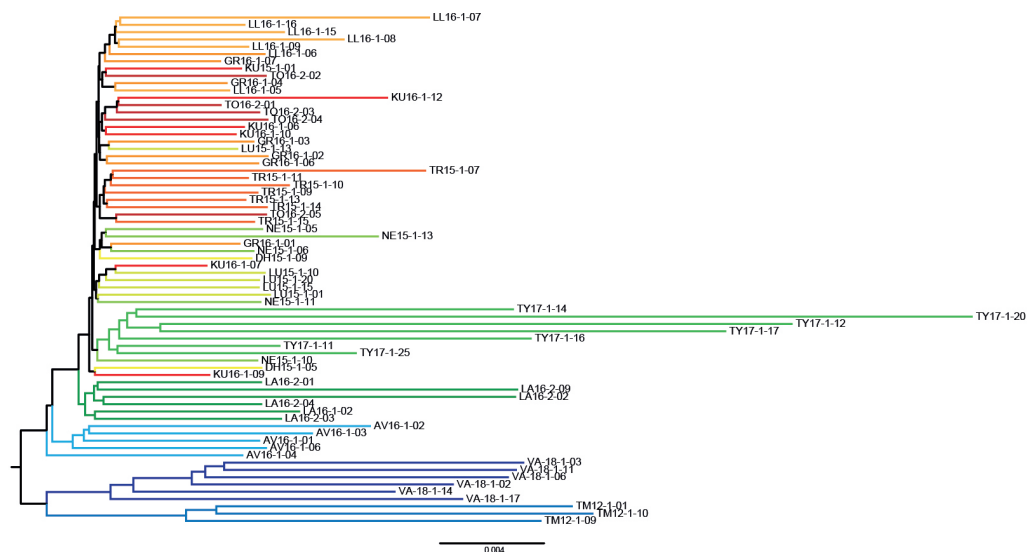
4.6.2. Populációgenomika és filogeográfia

A filogenetikai hálózat eredményei alapján a *Vipera graeca* populációk filogenetikai strukturáltsága erős latitudinális mintázatot mutat: az elterjedési területének centrális és déli elhelyezkedésű populációi filogenetikailag strukturáltabbak, majd észak felé haladva a populációk nem mutatnak strukturáltságot (4.17. ábra). Ezt a mintázatot a Maximum Likelihood filogenetika törzsfá rekonstrukció eredményei is megerősítették, amely szerint a *V. graeca* populációk két nagy leszármazási ágba rendeződnek: déli populációk lineage (Tymfristros, Vardoussia) és a többi populációt magába foglaló lineage (összes többi állomány) (4.18. ábra). Továbbá az eredmények azt mutatják, hogy minden populáció önálló leszármazási ágot alkot, kivéve a Nemerçké populációt.



4.18. ábra. A *Vipera graeca* maximum likelihood IQtree filogenetikai rekonstrukció az „allSNPs” adathalmaz alapján. Az elágazásoknál feltüntetett számok a bootstrap értékeket jelölik.

A minták közötti genetikai távolság alapján készített NJ-fa eredményei hasonlóak az ML filogenetikai törzsfá rekonstrukció eredményeihez, azzal a különbséggel, hogy az albániai minták (Kulmak, Tomorr, Griba, Trebeshinë, Lunxherisë, Llofiz, Dhëmbel, Nemerçké) nem alkotnak populációnkénti klasztereket, mivel ezen minták között alacsony a genetikai távolság (4.19. ábra).

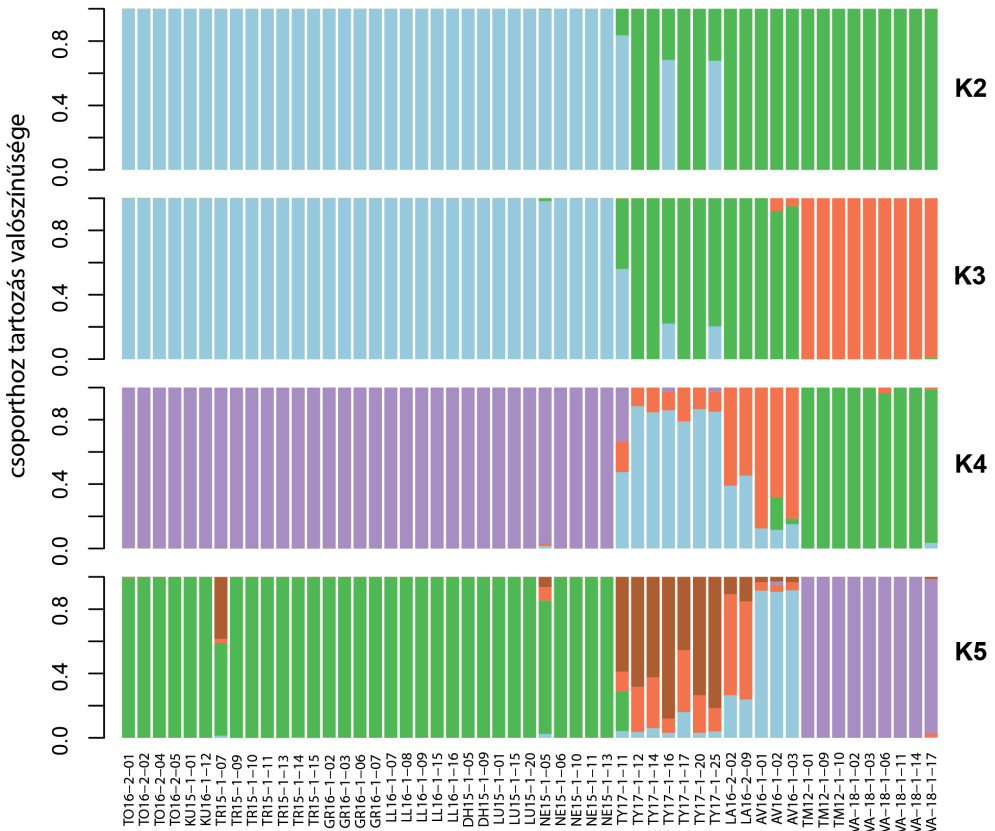


4.19. ábra. A *Vipera graeca* minták „rndSNPs” adathalmazán számított Nei-féle páronkénti genetikai távolság alapján szerkesztett neighbour-joining fa.

A Structure elemzés eredményei azt mutatják, hogy az albán populációk nem alkotnak külön csoportokat, K=2 esetén egy északi (Kulmak, Tomorr, Griba, Trebeshinë, Lunxherise, Llofiz, Dhëmbel, Nemerçkë) és egy déli (Tymfi, Lakmosz, Avgo, Tymfristros, Vardoussia) csoport figyelhető meg, míg K=5 értéknél is az albán populációk egy csoportba tartoznak, míg a Tymfi+Lakmosz, Avgo és Tymfristros+Vardoussia alkotnak elkülöníthető csoportokat. (4.20. ábra). Az egyedek közötti Nei-féle genetikai távolság szignifikánsan korrelál a földrajzi távolsággal ($p = 0,0015$), tehát a *V. graeca* esetében megfigyelhető a távolság általi izoláció.

4.6.3. Konzervációgenomika

A Hardy-Weinberg egyensúlyban lévő SNP-k alapján a kis méretű populációknak valamivel kisebb a megfigyelt heterozigóta gyakorisága (H_0), mint a nagy/nagyobb populációknak, kivéve az Avgó hegységben található állományt (4.8. táblázat). A populációkon belül, az egyedek egyedi genetikai diverzitása (H_E) szintén a kis populációkban volt a legalacsonyabb, kivéve az Avgó hegységet, azonban néhány nagy populációban is alacsonynak mutatkozott a genetikai diverzitás, amelyek esetében nagyobb változatosságot vártunk. Az F_{IS} értékek alapján nincs jelentős heterozigóta hiány vagy homozigóta többlet egyik populációban sem, azonban az északi populációk változatossága lényegesen alacsonyabb a déliekhez képest.



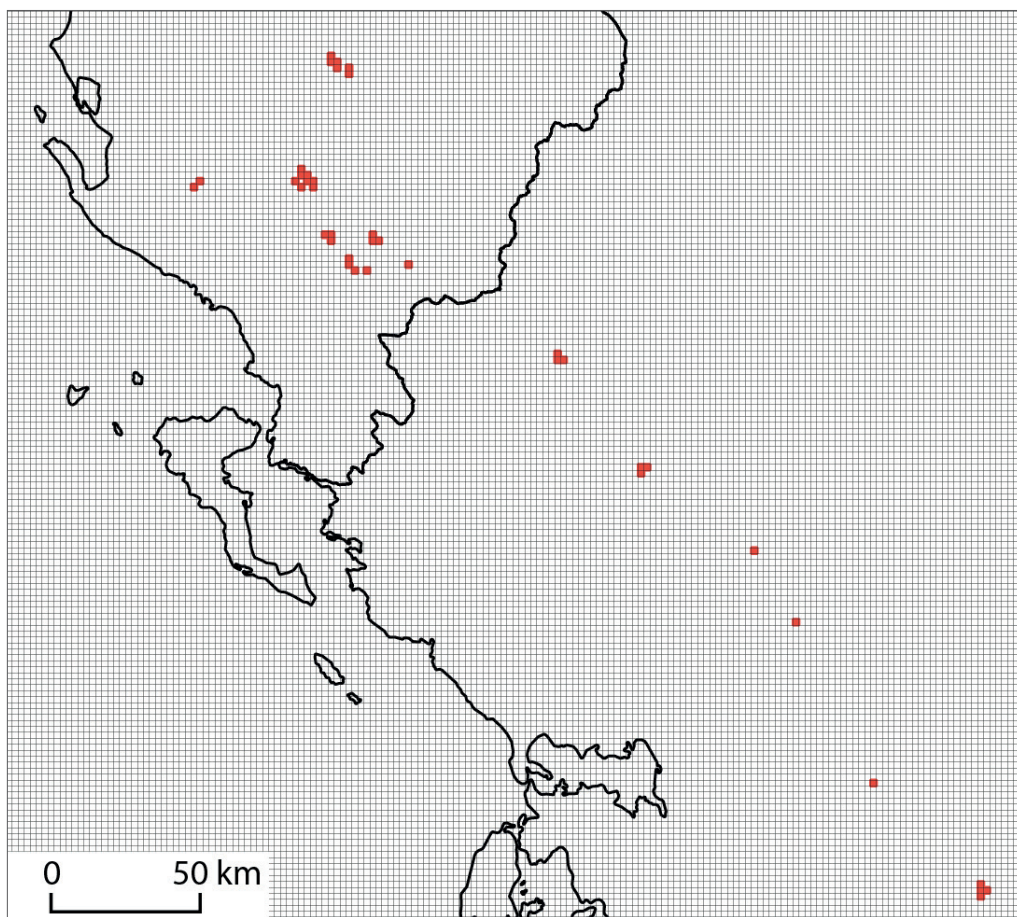
4.20. ábra. A minták Bayes-féle genetikai klaszterezése (Structure) $K = 2-5$ között. Minden oszlop egy-egy egyedre mutat, a színek pedig az adott klaszterbe tartozó egyedi genotípusok arányát mutatják. A mintákat É-D irányú latitudinális grádiens mentén rendeztük az X tengelyen.

4.8. táblázat. A vizsgált *Vipera graeca* populációk konzervációgenetikai jellemzői.

	H_0	H_E	H_T	F_{IS}
Avgó	0,0841	0,0611	0,0611	-0,3755
Dhëmbel	0,0689	0,0585	0,0585	-0,1764
Griba	0,0671	0,0501	0,0501	-0,3395
Kulmak	0,0667	0,049	0,049	-0,3623
Lakmos	0,0891	0,071	0,071	-0,2543
Llofiz	0,0681	0,0492	0,0492	-0,3851
Lunxhërisë	0,0705	0,0496	0,0496	-0,4203
Nemerçkë	0,0693	0,0499	0,0499	-0,3876
Tymfristros	0,1097	0,08	0,08	-0,371
Tomorr	0,0687	0,0543	0,0543	-0,2654
Trebesinë	0,0745	0,0546	0,0546	-0,3658
Tymfi	0,1105	0,0882	0,0882	-0,2529
Vardoussia	0,1042	0,0792	0,0792	-0,3153

4.7. Globális természetvédelmi helyzet értékelése

A *Vipera graeca* előfordulási pontjai (4.3. fejezet) alapján a Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria (2013) által meghatározott módon számított előfordulásainak területe (AOO) a jelenlegi ismereteink szerint 252 km² (4.21. ábra). A faj eddig felfedezett, hegyek csúcsi régióiban található populációi (n = 17) egymástól teljesen izoláltak. Minden ismert élőhelyén tapasztalható vagy prediktálható az élőhelydegradáció és élőhelyvesztés. Ezek a kritériumok alapján a *V. graeca* az IUCN Vörös Lista kategorizálási módszertana szerint a veszélyeztetett (EN) kategóriába tartozik.



4.21. ábra. A *Vipera graeca* ismert előfordulásai alapján szerkesztett AOO (piros négyzetek).

4.7.1. Veszélyeztető tényezők

4.7.1.1. Kis populációméret

A szűk élőhely-preferenciájú *Vipera graeca* szubpopulációi kis méretűek és egymástól teljesen izoláltak. Mindezek miatt a szubpopulációkban magas esélye van a beltenyésztettség kialakulásának és emiatt a genetikai leromlásnak, valamint érzékenyebbek lehetnek a sztochasztikus hatásokra (pl. genetikai sodródásra), amely miatt könnyedén kihalási örvénybe kerülhetnek.

4.7.1.2. Élőhelydegradáció

A *V. graeca* összes élőhelyén aktív legeltetés folyik, mely valószínűleg hátrányosan érinti a fajt az élőhelyek minőségének romlása miatt. A legeltetés csökkenti a fahatár feletti, oromediterrán gyepek térbeli heterogenitását, amely a mikrohabitatok strukturáltságának csökkenését, és ennek révén a fő táplálékállatok (egyenesszárnyúak, Orthoptera) abundanciájának és diverzitásának fogyatkozását okozhatja. Mivel a faj szinte kizárólag egyenesszárnyúakkal táplálkozik, így a gyepek állapota és a tájhasználat valószínűleg közvetlenül hatnak a kígyó populációira.

4.7.1.3. Élőhelyvesztés tájátalakítás miatt

Egyes görögországi élőhelyek télen sí és más téli sport tevékenységnek adnak otthont. A síközpontok, az azokhoz vezető utak és a sípályák kialakítása csökkenti az élőhelyek kiterjedését és a fejlettebb úthálózat növeli a zavarás mértékét. Más élőhelyeken külszíni mészkő és bauxit bányászat, meddőhányók lerakása és nem megfelelően kivitelezett rekultiváció csökkenti az élőhelyek területét.

4.7.1.4. Élőhelyvesztés a klímaváltozás miatt

A klímaváltozás miatt a szubalpin füves élőhelyek egyre magasabbra tolódnak a hegyek lejtőin, így a faj számára alkalmas klímán kialakuló élőhely fokozatosan beszűkül és sok esetben eltűnik. Az elterjedési modellek projekciója alapján a 2080-as évekre az élőhelyek 82-92%-a tűnhet el.

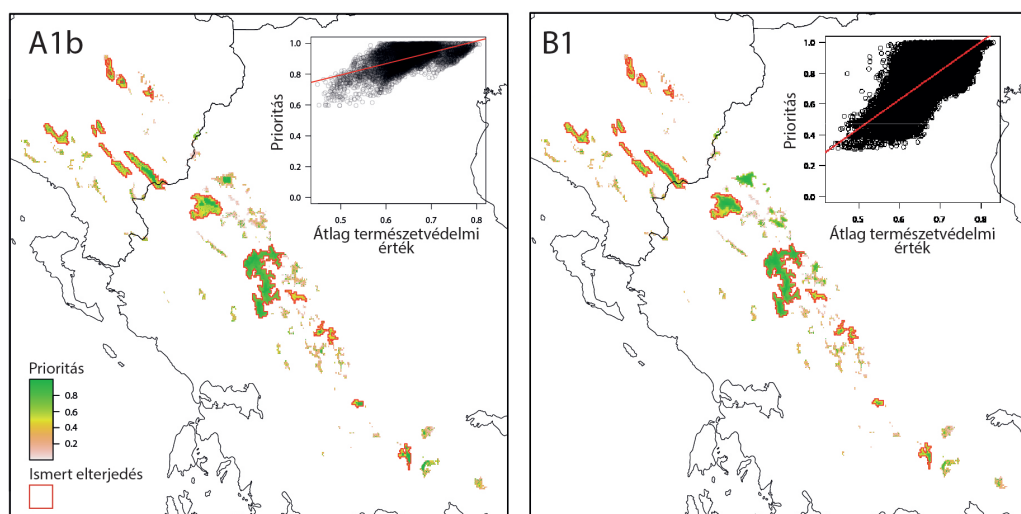
4.7.1.5. Egyedszám csökkenése szándékos pusztítás miatt

A szubalpin füves élőhelyeket legeltetésre használó pásztorok általában szándékosan agyonverik a meglátott kígyókat, mivel elmondásuk szerint évente és nyájanként a juhok átlagosan 1-4%-a letális kígyómarást szenved. A legeltetés révén így természetvédelmi konfliktus alakul ki a helyi közösségek érdekei és a görög karsztvipera védelme között.

4.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás

4.8.1. Kulcsfontosságú élőhelyek

A *V. graeca* hosszú távú fennmaradásával kapcsolatos térbeli prioritizálások több területet jelöltek ki védelemre a nagy természetvédelmi értékességű raszter celláknál, mivel a magterületek kijelölésénél a nagy térbeli kompaktság elérése érdekében alacsonyabb értékességű cellákat is kijelölt a módszer, amely a természetvédelmi értékességet figyelembe véve a marginális elhelyezkedésű és alacsony konnektivitású cellákat kiszelektálta a prioritizálás során (4.22. ábra).



4.22. ábra. A *Vipera graeca* prioritás élőhelyei az A1b („pesszimista”) és a B1 („optimista”) klímaforgatókönyvek szerint. A beillesztett ábrákon a raszter cellák prioritás értéke látható az átlag természetvédelmi értékesség függvényében.

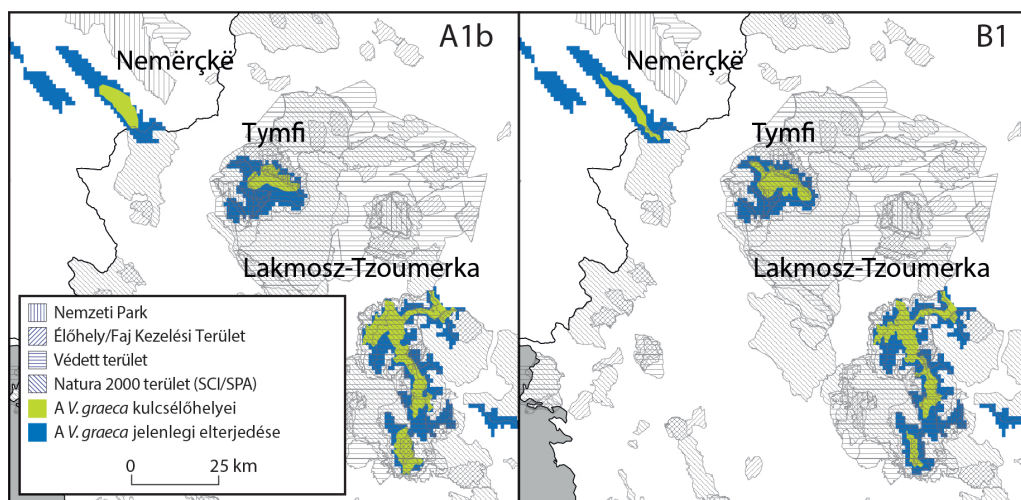
A prioritizálás alapján a kulcsfontosságú élőhelyeket (i) a hegység 1600 méter feletti kiterjedése, valamint a 2200 méter feletti térszínek jelenléte; (ii) az A1b és a B2 scenárió alapján klimatikusan stabil terület nagysága; (iii) alacsony zavarású és extenzív tájhasználatú területek jelenléte a nagy magasságú területeken; és (iii) a potenciálisan alkalmas egybefüggő élőhely nagysága különböztette meg a többi élőhelytől.

A két klímaforgatókönyv alapján külön-külön elkészített prioritizálás konszenzusa nyolc hegység esetében jelöl nagyobb területű, egybefüggő foltokat (4.22. ábra). Ezek közül a jelenlegi ismereteink szerint a vipera csak három hegységen található meg (Nemërckë-hegység Albániában, és a Tymfi-hegység és

Lakmosz-Tzoumerka hegylánc Görögországban). Ezek a hegységek tekinthetők a faj hosszú távú fennmaradásának kulcsterületeinek (4.23. ábra), az ezeken kívüli többi jelenleg ismert populáció esetében magas a kihalás valószínűsége a klímaváltozás miatt. A prioritizálás lehetséges kulcsélőhelyként azonosított olyan területeket is, amelyeken jelenleg nem tudunk a faj előfordulásáról (pl. Smolikas hegység).

4.8.2. Jelenlegi és jövőbeli védelem

A jelenleg ismert *V. graeca* élőhelyek területének 13,3%-a védett Albániában és 90,6%-a védett Görögországban (4.26 ábra). Az A1b klímaforgatókönyv esetében a kulcsélőhelyek 81,8%-a (242,7 km²) van védett területeken, míg a B1 forgatókönyv esetében 83,5%-os a (221,2 km²) lefedettség (4.23. ábra, 4.9. táblázat). A védelem alatt álló kulcsélőhelyek mindegyike Görögországban található, Albániában egyik kulcsfontosságú terület sem rendelkezik védelemmel.



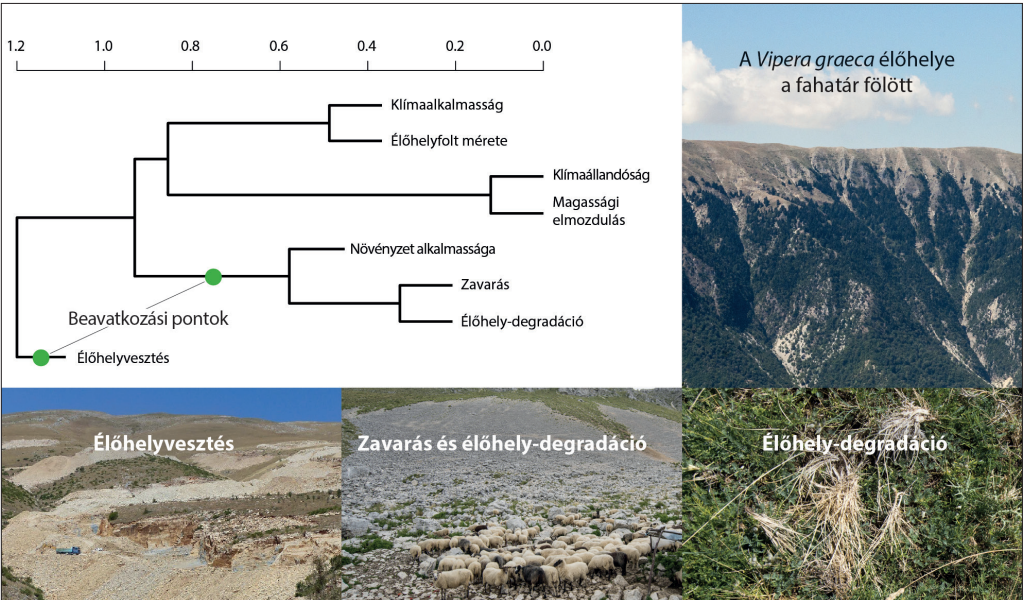
4.23. ábra. A *Vipera graeca* hosszú távú fennmaradása szempontjából kulcsfontosságú élőhelyek az A1b és B1 scenáriók alapján, és azok védett területekkel való lefedettsége.

4.9. táblázat. A kulcsélőhelyek védett területekkel való lefedettsége.

Védett terület típus	Védett-terület-lefedettség			
	A1b SRES		B2 SRES	
	terület (ha)	%	terület (ha)	%
Nemzeti Park (IUCN PA type II)	1959,5	2,4	2039,9	2,9
Élőhely/Faj Kezelési Terület (IUCN PA type IV)	4133,2	5,1	3154,7	4,5
Védett terület (IUCN PA type VI)	35471,8	43,9	31356,4	44,3
Natura 2000 SCI (élőhelyvédelmi irányelv)	16881,4	20,9	13359,7	18,9
Natura 2000 SPA (madárvédelmi irányelv)	22381,3	27,7	20809,5	29,4

4.8.3. Természetvédelmi-értékesség változók

A klaszter elemzés alapján a természetvédelmi-értékesség változók négy csoportot alkotnak (4.24. ábra). Az élőhelyvesztés változó viszonylag független volt a többi változótól. A vegetáció-alkalmasság a zavarás és élőhely-degradáció változókkal alkotott egy klasztert, míg a klímaalkalmasság az élőhelyfolt méretével volt kapcsolatban (4.24. ábra). A klímaállandóság a magassági elmozdulás lehetősége változóval volt erős kapcsolatban ($r_{A1b} = 0,64$, $r_{B1} = 0,73$). A vizsgálati terület egyetlen cellája sem érte el a maximális természetvédelmi értékességet mindegyik változónál. Az átlagos természetvédelmi értékesség növelte a cellák prioritás értékét (A1b: $b = 0,732$, $p < 0,0001$; B1: $b = 1,883$, $p < 0,0001$; 4.22. ábra).



4.24. ábra. A természetvédelmi-értékesség változók agglomeratív hierarchikus klaszterezése és a *Vipera graeca* élőhelyének legfontosabb veszélyeztető tényezői. A jelenleg megvalósítható természetvédelmi beavatkozási pontokat zöld pontok jelölik.

5. Következtetés és javaslatok

5.1. Filogenetika és taxonómia

A két mitokondriális és három nukleáris DNS génfragment elemzésével kapott eredményeink alátámasztják a *Vipera graeca* elkülönülését a *V. ursinii-renardi* komplextől, amelyet először Ferchaud et al. (2012) figyelt meg csak mitokondriális szekvenciák alapján. Ezt a mintázatot mind a négy általunk alkalmazottelemzésimódszer, azaz az allél (haplotípus) hálózatok, a filogenetikai törzsfa rekonstrukció, a filogenetikai hálózat és a koaleszcencia-alapú faj-fa megerősítette: a *graeca* klád a *V. ursinii-renardi* komplex testvérkládja, tehát amíg a *V. ursinii* alfajaként tartották számon, a *V. ursinii* polifiletikus volt (Mizsei et al. 2017). Ezenkívül, az eredmények megerősítik, hogy a Horvátországból származó, taxonómiai szempontból nem vizsgált *V. ursinii* genetikailag különbözik a közeli rokon taxonoktól. További, genom szintű vizsgálatokkal és az integratív taxonómia, a molekuláris mellett ökológiai, viselkedésszerű és morfológiai jellegeket egyaránt figyelembe vevő módszerekkel a jövőben lehetővé válik ennek a földrajzilag és evolúciósan politipikus komplex taxonjai közötti kapcsolatok feltárása.

A *V. graeca* morfológiai bélyegei jelentős átfedést mutatnak a *V. ursinii macrops* és más hegyvidéken előforduló *V. ursinii-renardi* komplex taxonok bélyegeivel, ezért nem meglepő, hogy a felfedezésekor a *V. ursinii* alfajaként írták le (Nilson & Andrén 1988). Bár a morfológiai bélyegek alapján egyértelműen elkülöníthetők ezek a taxonok, így a *V. graeca* is egyértelműen azonosítható, a morfológiai és molekuláris differenciáltság bizonyítékai között ellentmondás van (Freitas et al. 2020). Az európai hullófajok filogenetikájában gyakori a morfológia és a molekuláris adatok közötti inkongruencia (lásd Pisani et al. 2007, Assis 2009, Gvoždík et al. 2010, Kindler et al. 2013 és az azokban található hivatkozások). A *V. ursinii-renardi* komplex feltételezhető kolonizációja és diverzifikációja alapján (Ferchaud et al. 2012, Zinenko et al. 2015), a klimatikus oszcillációkat követő eltolódások a füves élőhelyekben nem csak latitudinális (dél-észak) irányú diszperziót okoztak, hanem a Dinári-hegységben és a Hellenidákban altitudinális (magasabbra-alacsonyabbra) eltolódások is többször bekövetkeztek. Ezek következtében a balkáni viperák diszperziója valószínűleg kisebb távolságon zajlott a többi leszármazási ághoz képest, és a morfológiai hasonlóságot megmagyarázhatja, hogy a radiációs centrumhoz földrajzilag közelebb eső taxonok esetében gyakoribb a plezimorf jellegek megléte.

A *V. ursinii-renardi* komplex filogenetikáját eddig csak részlegesen sikerült feltárni, ám ennek ellenére jelentős előrelépéseket sikerült elérni a főbb evolúciós kapcsolatok feltárásában (Kalyabina-Hauf et al. 2004, Gvoždík et al. 2012, Ferchaud et al. 2012, Zinenko et al. 2015, Mizsei et al. 2017, Freitas et al. 2020). Eközben a transzkaukázusi régióból folyamatosan írtak le újabb és újabb fajokat és alfajokat, túlnyomórészt morfológiai bélyegek alapján (pl. *V. altaica* Tuniyev et al. 2010; *V. olguni* Tuniyev et al., 2012; *V. shemakhensis* Tuniyev et al., 2013, *V. sakoi* Tuniyev et al. 2018), amelyek miatt felmerült a taxonómiai infláció jelenség lehetősége az európai „kis” viperák esetében (Freitas et al. 2020). Egy átfogó, minden leírt taxont vagy korábban azonosított önálló leszármazási ágat érintő, a mitokondriális DNS és a morfológiai bélyegeket egyaránt figyelembe vevő vizsgálat alapján a csoportba sorolható egyes taxonok (pl. *V. altaica*, *V. magnifica*, *V. shemakhensis*) nem tekinthetők valid fajnak (Freitas et al. 2020). Mivel a *V. ursinii-renardi* komplexbe tartozó vagy ahhoz közel álló viperataxonok jelentős része kis földrajzi elterjedésű és kevés számú izolált populációból áll, ezért egy-egy faj vagy alfaj globális természetvédelmi helyzetének értékelése és a természetvédelmi erőforrások allokálása szempontjából alapvető fontosságú a megfelelő taxonómiai pozíció korrekt megállapítása (Maritz et al. 2016).

5.2. Elterjedés feltárása

A *V. graeca* elterjedésének feltárása céljából készített modell terepi tesztelésével kilenc dél-albániai és három görögországi hegységben igazoltuk a faj jelenlétét, ezzel az ismert elterjedési területét kb. 100 km-rel bővítettük északi irányba, és az újonnan talált populációkkal több, mint háromszorosára, ötről tizenhétre emelkedett az ismert populációk száma. A terepi felmérések során megerősítettük az összes korábban jelzett élőhelyen a faj jelenlétét, beleértve a dél-albániai Nemerçké hegyet is. Az ökológiai vizsgálatokban ritka eredmény, hogy a terepi tesztelés során magas arányban mutattuk ki a faj jelenlétét a modell által prediktált helyeken (a vizsgált 24 hegy közül 17 esetben, 70,1%), amely alapján a modell általánosságban magas megbízhatóságúnak tekinthető, a fajra jellemző, kimutathatóságot nehezítő alacsony észlelhetőség ellenére is.

Az elterjedési modell annak ellenére is jól teljesített, hogy kizárólag makroklimatikus változók (hőmérséklet, csapadék, és ezek szezonaritása) alapján készült és kiemelkedően fontos volt benne az évi átlaghőmérséklet. Az évi átlaghőmérséklet fundamentális hatása az ektoterm élőlényekre jól ismert (Scali et al. 2011) és más viperafajoknál is kulcsfontosságú volt az alkalmas élőhelyek lehatárolásában, együtt a préda és a búvóhelyek elérhetőségével (Lyet et al. 2013). A búvóhely és prédakínálat, tehát a növényzet és az ízeltlábú fauna jelentős mértékben függ a

csapadéktól (Marini et al. 2008), amely magyarázhatja, hogy a *V. graeca* elterjedési modelljében az évi átlaghőmérséklet mellett több, mint 20%-os fontosságot ért el az éves csapadék és a csapadék szezonális.

A modell predikciójának és a terepi észleléseknek egybeesése alapján a modell helyesen jelölte ki a makroélőhelyeket (hegységeket), de a hegyeken a fahatár fölötti zónában nem különböztette meg az alkalmas vagy kevésbé alkalmas mikroélőhelyeket, növénytársulásokat. A *V. graeca* által használt mikroélőhelyek hegységenként eltértek, pl. a Tomorr és Kulmak hegyeken főként *Juniperus* spp. cserjékben fordultak elő, a franciaországi *V. ursinii ursinii*-hez hasonlóan (Baron et al. 1996), míg azokon az élőhelyeken, ahol ezek a cserjék hiányoztak vagy ritkák voltak, ott a kígyók *Astragalus angustifolius* és *Daphne oleoides* cserjéket használtak. Egyes élőhelyeken szinte minden cserje hiányzik, feltételezhetően a hosszú ideje zajló intenzív legeltetés és a pásztorok cserjeirtó tevékenysége (égetés vagy „acatolás”) miatt (pl. Trebeshinë hegység). Az ilyen élőhelyeken a *Festuca* spp. és *Sesleria* spp. füvek zsombékjaival jellemezhető mikroélőhelyeken találhatók meg az állatok, amelyeket a cserjés élőhelyeken is használnak a kígyók. Ezen megfigyelések alapján az élőhely biotikus faktorainak megismerése lehetővé tenné az élőhelyalkalmasság finomabb léptékű vizsgálatát, továbbá a faj mikroélőhely preferenciáját és az ezzel összefüggő aktivitási mintázatokat is érdemes lenne vizsgálni a jövőben.

A morfológiai és genetikai azonosítás alapján az összes vizsgált dél-albániai populáció a *V. graeca* fajhoz tartozik, tehát az eredmények megerősítették Korsós et al. (2008) Nemerçké hegyi, első Albániában megfigyelt *V. graeca* egyed határozását. Az általunk Albániában megfigyelt egyedek morfológiai jellegei jól illeszkedtek a faj eredeti leírásába (Nilson & Andrén 1988, 2001), de voltak eltérések is: egyetlen egyedben sem találtunk a nasorostralis pajzzsal fuzionáló nasaliát, valamint a ventrális, szubkaudális és korona pajzsok a leírásnál bővebb tartományt vettek fel. Ezeket az eltéréseket magyarázhatja az, hogy az általunk vizsgált egyedek nem a korábbi leírásban szereplő populációból származtak, illetve, hogy a leírásban jóval kevesebb egyedről volt adat ($n = 13$), mint a mi vizsgálatunkban ($n = 72$).

Az az eredmény, hogy a fajt nem sikerült kimutatni a vizsgált hegységek 29,1%-án, nem feltétlenül jelenti azt, hogy ott nem fordul elő. Általánosságban, a rejtőzködő életmódú kígyófajok tökéletes detektálása rövid terepi felmérések során nem lehetséges (Kéry 2002, MacKenzie et al. 2002). Az észlelési valószínűség becslésünk alapján azokon a helyeken, ahol nem sikerült kimutatni a fajt, a keresési intenzitás nem volt elegendő az előfordulás kizárására (vagy az abszencia megerősítésére), ezért további felmérésekre van szükség ahhoz, hogy eldönthető legyen, hogy ezeken a helyeken találhatók-e vipera populációk (lásd Lyet et al. 2013).

5.3. Jelenlegi és jövőbeli elterjedés

Az elterjedés feltárásánál az exploratív modellhez rendelkezésre álló előfordulási adatbázisnál ($n = 20$, 4.2. fejezet) jelentősen nagyobb adatbázissal ($n = 351$) és kibővített modellezési módszerekkel készített elterjedési modell jelenlegi klímára vetített predikciója nem mutatott az exploratív modellhez képest jelentős térbeli különbséget és a magyarázó változók fontossága is konzisztens volt a korábbi modellel. A bővített modell jövőbeli klímára vonatkozó projekciói jelentős élőhelycsökkenést jeleznek előre, amely alapján a *V. graeca* populációinak nagyrésze kihalhat a 21. század végére és csak néhány hegyen van esélye a fennmaradásra.

A pontosabb jelenlegi és jövőbeli elterjedési modellekben a bizonytalanságnak több forrása lehet, annak ellenére, hogy a modellezés során kontrolláltam a klímaváltozás-vizsgálatok bangyakori fontosabb módszertani bizonytalanságokra (Wiens et al. 2009). Az egyik jellemző hiányossága az ilyen vizsgálatoknak a diszperziós képesség beépítése a modellbe (Araújo et al. 2006; Carvalho et al. 2010; Martínez-Freiría et al. 2013). A *Vipera* fajok diszperziós képességeiről viszonylag keveset tudunk. A *Vipera aspis* újszülöttek a hibernáció megkezdése előtt 75-280 m távolságot tesznek meg (Saint-Girons 1981), míg a *V. aspis* és a *V. latastei* rádiótelemetriás vizsgálata azt mutatta, hogy az adult hím egyedek átlagosan évi 1 km távolságot tesznek meg (Martínez-Freiría et al. 2010). A *V. graeca* legközelebbi rokon taxonjánál, a *V. ursinii rakosiensis* taxonban végzett rádiótelemetriás vizsgálatok szerint a kifejlett egyedek az elengedési pont 200 m-es körzetében mozogtak, míg két észlelés között a legnagyobb megtett távolság 300 m volt (Péchy et al. 2015). Ezen eredmények szerint az európai *Vipera* fajok esetében a diszperzió rendkívül kis távolságú. Mivel a fajok ugyancsak kerülnek a nem alkalmas élőhelyeket, így a diszperzió feltétele a természetes élőhelyekből álló ökológiai korridorok megléte (Bonnet et al. 1999, Santos et al. 2006). Ezek alapján a *V. graeca* mely a legkisebb termetű európai *Vipera* faj és erősen kötődik magashegységi (1600 – 2100 m) élőhelyeihez, melyek más magashegyi élőhelyektől elszigeteltek, az egyes szubpopulációk teljesen izoláltak a többi szubpopulációtól és más alkalmas élőhelyektől. Új élőhelyek kolonizációja csak az élőhelyek folytonossága esetén feltételezhető, mely a vizsgálat időléptékén nem fog létrejönni.

Az elemzésből jól látható, hogy a *V. graeca* elterjedése kifejezetten a hideg klímájú területekre korlátozódik, ahol az évi átlaghőmérséklet sokkal alacsonyabb, mint a környező területeken. Az élőhelyeken az évi átlaghőmérséklet átlaga jelenleg 5,9 °C, amely várhatóan évtizedenként átlagosan 0,41 °C-kal emelkedik, melynek következtében a 2080-as évtizedre a jelenlegi elterjedési területeken az évi átlaghőmérséklet akár a duplájára is emelkedhet (Lelieveld

et al. 2012). Emellett jelentős szárazodás várható, csökkenni fog az erősen esős napok száma, növekedni fog a száraz napok száma és a napi maximális hőmérséklet is 4-8 °C-kal fog emelkedni a század végére (Lelieveld et al. 2012). Emiatt a hideg klímájú, csapadékos területek jelentős része eltűnik, a görög karsztvipera élőhelyeinek jelentős hányadával együtt. Szerencsére néhány hegység olyan magas, hogy a vipera-élőhelyek még magasabbra húzódnak, ezért öt hegységen nagy eséllyel fennmaradnak olyan mikro-refúgiumok, amelyek biztosítják a faj számára szükséges élőhelyi adottságokat még a 2080-as évtized idején is.

A klíma előrejelzések a 2080-as évtizedig érhetőek el jelenleg, de ezen időszakot követően is a klíma további kedvezőtlen változására lehet számítani (Burke et al. 2015). Két független kutatás szerint a Balkán-félsziget ezen térségében az évi átlaghőmérséklet további 3-6 °C-os vagy 3,5-7 °C-os emelkedése várható (Giorgi & Lionello 2008, Lelieveld et al. 2012). Ez alapján várhatóan nem marad olyan hegység a térségben, ahol az éves átlaghőmérséklet a *V. graeca* számára kritikus érték (10 °C) alatt maradna. Mivel a faj esetében a nagy távolságú terjedés lehetősége szinte teljesen kizárható, és nincs lehetősége az északabbra eső hegységeket kolonizálni, a kihalás esélye rendkívül magas. Eredményeinket összegezve elmondható, hogy a *V. graeca* élőhelyei a vizsgált időintervallumban (2000-2089) rendkívüli csökkenést és fragmentációt fognak elszenvedni, habár a faj fennmaradása néhány élőhely-fragmentumban biztosított lehet.

5.4. Atlasz léptékű elterjedés

Az eredeti, 'SEH' európai herpetológiai atlasz (Gasc et al. 1997) és az azon alapuló frissített 'NA2RE' atlasz (Sillero et al. 2014) *Vipera ursinii-renardi* komplexre vonatkozó adatainak revíziója során több hibát és hiányosságot is azonosítottunk. A munkánk kiindulási problémája az volt, hogy a komplex fajok nem szerepeltek külön-külön az atlaszban (*V. ursinii* és *V. renardi*), hanem azokat a szerzők összevonták, továbbá a 'NA2RE' atlasz publikálása óta taxonómiai változás is történt a *V. graeca* faji rangra emelésével (Mizsei et al. 2017). A 'NA2RE' atlasz eredeti '*Vipera ursinii/renardi*' 50×50 km-es celláinak (n = 132) 57,6%-át sikerült validálni, a többi esetben nem találtunk bizonyítékot a faj jelenlegi vagy múltbeli előfordulására (49,2%), amelyekből 6,8%-ot töröltünk hibás lelőhelyadat vagy téves határozás miatt. Az atlasz jelenlét cellái 149,2%-kal bővültek (n = 197), ahol a komplexbe tartozó három faj valamelyike előfordul. Tehát a kiindulási atlasz nem reprezentálta megfelelően a fajok elterjedését, amely más fajoknál is tapasztalható volt (*Triturus* spp., Wielstra et al. 2014; *Lissotriton* spp. Wielstra et al. 2018; *Emys* spp., Vamberger & Fritz 2018; *Anguis* spp., Jablonski et al. 2021).

Az atlasz léptékű térképezések hiányosságai és pontatlanságai nehezíthetik a globális, a regionális és a lokális természetvédelmi problémák azonosítását (Pressey 2004), és torzíthatják a prioritások meghatározását ebben az alapvetően forrásszegény szektorban, így lokális kihalási eseményekhez vezethetnek, melyek akár észrevétlenek maradhatnak (Collen et al. 2010, Botts et al. 2011). Például a *V. ursinii moldavica* esetében szinte az összes populáció kipusztult a szántóföldi művelésbe vonás okozta élőhelyvesztés miatt, ahol az utolsó észlelések az 1970-es évekre datálhatók (Krecsák et al. 2003), miközben ennek a globálisan kritikusan veszélyeztetett alfajnak (European Reptile & Amphibian Specialist Group 1996) az eredeti előfordulási területe szerepelt az atlaszban recens elterjedéseként. Ehhez hasonlóan, a korábbi atlaszok alapján szintén nyom nélkül zajlott le a *V. renardi* elterjedési területének csökkenése, pedig eredményeink alapján az európai elterjedési területének legalább 19,2-40,2 %-át elvesztette az 1970-es évek óta.

Az atlasz általunk készített revíziójában is maradt még teendő: a 'NA2RE' atlasz eredeti celláinak 42,4%-át ($n = 56$) nem tudtuk validálni, amelyek mind a *V. renardi* faj elterjedési területére estek. Ezekből a cellákból annak ellenére nem találtunk bizonyítékot a faj előfordulására, hogy a korábbi atlaszokban előfordulásként szerepeltek. A revideált atlaszban azokat a validálatlan cellákat megtartottuk, amelyek a *V. renardi* elterjedési területén belül helyezkedtek el, mert nem lehetett kizárni a faj jelenlétét. További terepi felmérésekkel a validálni lehetne a faj jelenlétét vagy feltételezhető hiányát, és valószínűleg új területekről is kimutatható lenne, főként az elterjedése déli és keleti régiójában (Mizsei et al. 2018). A *V. ursinii* és *V. graeca* esetében az atlasz léptékén (50×50 km-es rácsháló) további terepmunka feltételezhetőleg nem növelné az elterjedési területüket, mivel kevés esély van eddig ismeretlen területekről kimutatni a jelenlétüket. Nagyobb léptéken azonban növelhetőek lennének az előfordulásukról alkotott ismereteink, mivel főként nehezen megközelíthető hegyvidékeken fordulnak elő, amelyeken egyes régiókban nem történt megfelelő felmérés.

Mindhárom fajt veszélyezteteti az élőhelyek múltbeli és jelenleg is zajló elvesztése és fragmentáltsága, fragmentálódása. A *V. ursinii* az IUCN Vörös Listán globálisan sérülékeny (Vulnerable, VU) (Joger et al. 2009), a *V. renardi* pedig regionálisan, Európában számít sérülékenynek (VU) (Cox & Temple 2009), míg a *V. graeca* globálisan veszélyeztetett (EN) státuszba tartozik (Mizsei et al. 2018, 4.7. fejezet). A frissített és ellenőrzött atlaszaink növelik és pontosítják az ezen fajok védelméhez elengedhetetlenül fontos információkat, amelyek elősegíthetik a fajmegőrzési intézkedések megvalósítását. Eredményeink beépítésre kerültek a 'NA2RE' Új Európai Kételtű és Hulló Atlasz webalapú térinformatikai rendszerébe (<http://na2re.ismai.pt>).

5.5. Táplálkozásbiológia

A táplálkozásbiológiai vizsgálatunk legfőbb ökológiai eredménye, hogy bizonyítékot szolgáltat arra, hogy a prédajellegek alapján prediktálható a prédaválasztás egy specialista predátor esetében. A testméreten túl több prédajelleg, pl. menekülési képesség, mikroélőhely-preferencia, denzitás, is befolyásolta a különböző prédák jelenlétét-hiányát vagy gyakoriságát a ragadozó táplálkozásában. Jelenlegi tudásunk szerint ez volt az első terepi adatokon alapuló jelleg-megfeleltetés (trait-matching) vizsgálat szárazföldi préda-predátor rendszerben. Eredményeink azt mutatják, hogy a *V. graeca* optimális prédája gyakori, nagy testű, rossz menekülési képességű, kevésbé sziklás gyepeket preferáló egyenesszárnyú. A vizsgálatunk bizonyítékot szolgáltat a testméreten kívüli jellegek megfeleltethetőségére is. Ehhez hasonló jelleg-megfeleltethetőséget először Carabidae bogarak kísérletes etetésével bizonyítottak, ahol azt tapasztalták, hogy a préda kutikula keménysége van összefüggésben a ragadozó harapási erejével (Brousseau et al. 2017).

Vizsgálatunk az első, amely adatokat közöl a *V. graeca* táplálkozásáról. Ez a faj azért különleges, mert minden ismert populációjában egyenesszárnyúakra specializálódott obligát rovarevő. A többi *V. ursinii-renardi* komplexbe tartozó taxon táplálkozása is főként egyenesszárnyúakból áll, de azok fogyasztanak gyíkokat és kisemlősöket is (Baron 1992, Filippi & Luiselli 2004, Starkov et al. 2007). A *V. graeca* élőhelyén előfordulnak gyíkok (*Podarcis muralis*, *P. tauricus*, *Lacerta agilis*) és kisemlősök (pl. *Chionomys nivalis*, *Microtus subterraneus*, *Apodemus* spp.), azonban ezek hiánya a *V. graeca* ürülmintáiban azt mutatja, hogy ez a kígyófaj kizárólag szárazföldi ízeltlábúakat fogyaszt. Az ürülminták alapján azt is kimutattuk, hogy (i) a *V. graeca* táplálkozási aktivitása erősen szezonális, késő nyáron van az aktivitási csúcsa, amikor az egyenesszárnyúak denzitása a legnagyobb, (ii) a táplálék fajkompozíciója eltérő a vipera élőhelyein, főként mivel egyes preferált prédafajok csak az élőhelyek egy bizonyos részén fordulnak elő, (iii) a predátor jellegei is befolyásolják a prédaválasztást, a fejszélesség meghatározza a lenyelhető préda maximális méretét. A táplálék fajkompozíciójában megfigyelhető különbségeket az élőhelyek biogeográfiai különbségei okozhatják, pl. két preferált prédafaj is lokális előfordulást mutatott: a *Parnassiana coracis* csak a Vardoussia hegységben, míg a *Psorodonotus macedonicus* csak az Avgó, Lakmosz és Trebeshinë hegységeken fordult elő.

A *V. graeca* táplálkozása szinte teljesen szünetel a tavaszi időszakban: áprilisban és májusban a vizsgált egyedek nem produkáltak ürülmintát, és nem tapintottunk ki prédát a tápcsatornában. Az eredményeink alapján a táplálkozási aktivitás csak júniusban kezdődik el, amikor az Orthoptera

lárvák már megközelítik az adultak méretét vagy át is alakulnak. Energetikai szempontból feltételezhetőleg a legkedvezőbb időszak a nyár második fele (július-augusztus), amikor a nagy méretű és kifejlett egyenesszárnyúak denzitása a legnagyobb. Nem ritka a kígyók esetében, hogy az egyedek csak egy részének van préda a tápcsatornájában (pl. több száz egyedből csak 10-50%) (Šukalo et al. 2014). Más fajok esetében, a kígyók hánytatásával történő mintagyűjtés alapján a préda jelenléte a tápcsatornában jelentős szezonalitást mutatott, pl. a tavaszi időszakban alacsony táplálék jelenléttel (Brito 2004), amely populációk között is változatosságot mutat a prédakínálattal összefüggésben (Šukalo et al. 2014). Ezek alapján azt feltételezzük, hogy ha egy kígyó nem produkál ürüléket a tápcsatorna áthaladási idejét lefedő időtartamú átmeneti fogságban tartás alatt, akkor annak valóban nem volt táplálék a tápcsatornájában, és az eredményeink a valós táplálkozási mintázatokat tükrözik.

A *V. graeca* táplálkozásáról és prédaválasztásáról szerzett ismereteink ellenére keveset tudunk a faj zsákmányszerzési stratégiájáról. Glaudas et al. (2019) eredményei azt mutatják, hogy a lesből vadászó („sit and wait”) kígyófajok a prédák széles mérettartományát zsákmányolják, míg az aktívan vadászó fajoknál megjelenik a méretpreferencia. Ebben a tanulmányban a *V. graeca* tesvérfaját a *V. ursinii*-t a többi *Vipera* fajhoz hasonlóan a lesből vadászó kategóriába sorolták. Eredményeink alapján azonban a *V. graeca* táplálékválasztása szignifikánsan különbözik a táplálékkínálat alapján várttól, amely alapján a faj inkább aktívan vadászó stratégiával jellemezhető a lesből-aktívan vadászó grádiensen. Mindössze egyetlen alkalommal figyeltünk meg zsákmányoló *V. graeca* egyedet a terepmunkák során, amely a feltételezhető búvóhelytől viszonylag távol, több mint egy méterre fogyasztott egy sáskát, amely alapján nem lehetett eldönteni, hogy milyen zsákmányszerzési stratégia jellemzi a fajt. A Rákosi vipera-Védelmi Központban, *ex situ* tartott *V. ursinii rakosiensis* egyedek aktívan keresik és követik a prédát, tehát ez az alfaj aktívan vadászó stratégiát folytat. A *V. graeca* ürülékmintákban tapasztalt nagy méretű és rossz menekülési képességű préda gyakorisága alapján a táplálékszerzési stratégiának része lehet egy marási próbálkozás a kiszemelt préda elérése érdekében, mielőtt az elugorhatna, hasonlóan a csörgőkígyók és kengurupatkányok préda-predátor interakciójához (Higham et al. 2017).

Vizsgálatunk eredményeiből egyértelműen kiderült a prédajellegek fontossága a prédaválasztásban, amely több korábbi préda-predátor interakciót vizsgáló kutatásban is megmutatkozott. Eredményeik szerint a préda mérete pozitívan befolyásolja a prédaválasztást, tehát a *V. graeca* a nagyobb méretű prédát preferálja a véletlenszerű választáshoz képest. A kígyók esetében általános, hogy a kisebb méretű, fiatal egyedek általában kisebb méretű prédát fogyasztanak,

míg a nagyobb termetűek nagyobb prédát zsákmányolnak (Vincent et al. 2006). A préda mérete és a predátor fejszélessége közötti pozitív nem-lineáris összefüggés alapján a prédaválasztást korlátozzák a predátor zsákmányszerzést vagy nyelést befolyásoló jellegei (Shine et al. 1998). Baron (1992) azt tapasztalta, hogy a *V. ursinii* esetében a prédaválasztásban van a prédának egy minimum nagysága: a viperák méretüktől függetlenül 16 mm-nél kisebb egyenesszárnnyút nem zsákmányoltak. Nagyobb méretű préda sikeres elejtése és lenyelése nagyobbra nyitható állkapcsot igényel (King 2002), amelyet a mi eredményeink is alátámasztanak, mivel a *V. graeca* akkor fogyasztja a preferált nagy méretű szöcskéket, ha legalább 10,5 mm fejszélességgel rendelkezik, de emellett a nagyobb fejszélességű egyedek továbbra is fogyasztanak kisebb méretű prédát, amely más fajoknál is jellemző (pl. Dugan & Hayes 2012). Az eredményeinkhez kapcsolódóan meg kell említeni, hogy nem tudtuk kizárni annak a lehetőségét, hogy a kisebb méretű, feltételezhetően kevésbé kitinizált kutikulával rendelkező ízeltlábúk jobban megemészthődnek, ezért nehezebb kimutatni azokat az ürülmintákból (Pincheira-Donoso 2008).

Vizsgálatunkban számos módszertani fejlesztést dolgoztunk ki és alkalmaztunk, amelyek hasznosak lehetnek más jövőbeli kutatásokhoz. A vizsgálathoz saját, terepi adatgyűjtésen alapuló prédajelleg adatbázist hoztunk létre (Mizsei et al 2019), így minimalizáltuk az irodalmi adatok felhasználásából keletkező lehetséges hibákat. Az ürülminták gyűjtéséhez nem-invazív módszert alkalmaztunk, így egyetlen vipera egyed sem sérült meg vagy pusztult el a vizsgálat során, míg a hánytatással járó mintagyűjtés akár 10% feletti egyednél okozhat sérülést vagy pusztulást (Pérez-Mellado et al. 2011). Végül, a prédakínálat és prédajelleg adatok statisztikai elemzése biológiailag plauzibilis kapcsolat feltárását tette lehetővé a prédaválasztás és a prédajellegek között.

Az eredmények táplálkozásbiológiai relevanciáján túl, a kutatásnak konzervációbiológiai jelentősége is van, mivel a táplálékspecialista kígyófajok kihalási esélye nagyobb a generalistákhoz képest (Filippi & Luiselli 2000, Reed & Shine 2002). Ezek alapján a táplálékspecializáció feltárásának és megismerésének részét kell képeznie az alapvető biológiai ismeretnek a bizonyíték-alapú természetvédelmi programok tervezése során. Például, azoknak az élőhelyeknek, ahol a preferált préda elérhetősége magas (4.17. ábra), kiemelt természetvédelmi figyelmet kell kapniuk, míg a gyengébb minőségű területeken olyan természetvédelmi beavatkozásokat kell végezni, amelyek növelik a preferált préda elérhetőségét.

5.6. Populációgenomika

A vizsgálatból kiderült, hogy a *Vipera graeca* populációi között jelentős földrajzi struktúra figyelhető meg, azonban az északi populációk nagyon közel állnak egymáshoz a filogenetikai kapcsolatok és a genetikai távolság alapján is. A délről észak felé csökkenő filogenetikai strukturáltságot feltételezhetően több kihalási-kolonizációs esemény alakította ki, melyek eredményeként az északi elterjedési területre valószínűleg egy kolonizációs esemény során jutott el a faj. Az északi populációk hasonlósága ellenére, valószínűleg nincs génáramlás az egymáshoz közel eső élőhelyeken előforduló populációk között.

A filogenetikai törzsfa-rekonstrukció eredményei alapján a délebbi populációk mutatnak nagyobb divergenciát, míg az északi populációk, amelyek földrajzilag is közelebb helyezkednek el egymáshoz, kevésbé válnak el. Ezek alapján a *V. graeca* görög karsztvipera legutóbbi refúgium területe az elterjedése déli részén a tymfristrosi populáció közlében helyezkedhetett el, ahonnan főként északi irányba kolonizálhatta jelenlegi elterjedési területét az utolsó jégkorszakot követő időszakban. Egy másik lehetséges magyarázat az, hogy a populációk többsége önálló mikro-refúgiumokat alkotott, amelyek közül a legészakabbi mikro-refúgiumból gyors expanzió zajlott végbe a dél-albániai hegységek lábainál, majd a jégkorszak utáni felmelegedő periódusban az élőhely vertikális elmozdulásával az élőhelyek fragmentálódtak és a hegycsúcsokra szorultak fel, amelynek eredményeként izolált populációk jöttek létre (Thanou et al. 2012, Papaioannou et al. 2019).

Mivel a *V. graeca* populációk divergenciája latitudinális grádiens mentén délről északra fokozatos csökkenést mutat, erre a fajra alkalmazható a latitudinális variáció hipotézis, amely szerint alacsonyabb szélességen a populációk divergenciája magasabb (Martin & McKay 2004), ami általában egy déli refúgiumterületről való északi irányú kolonizáció eredményeként alakul ki. Számos tanulmány megerősíti, hogy az utolsó glaciálisnak jelentős hatása volt a fajok jelenlegi elterjedésének és genetikai változatosságának kialakításában (pl. Hewitt 2000, Ray & Adams 2001, Jansson & Dynesius 2002, Martin & McKay 2004), amely az északi féltekén gyakran „déli gazdagságból északi szegénység” mintázat kialakulását eredményezte, az eljegesedett területek melegedést követő alkalmassá válásával járó gyors kolonizáció vagy újrakolonizáció miatt (Hewitt 2000).

A *V. graeca* populációkat folyóvölgyek, erdők, mediterrán élőhelyek választják el egymástól, ezért izoláltnak tekinthetők. Azonban három populáció pár (Tomorri-Kulmak, Llofiz-Lunxherisë, Dhëmbel-Nemerçkë) esetében is feltételezhető a génáramlás lehetősége, mivel az élőhelyeket 1000-1300 m közötti nyergek kötik össze, amely abban a magassági tartományban van, ahol egyszer már megfigyelték

a fajt, de fontos hangsúlyozni, hogy az összes többi észlelés 1500 m fölött történt (Mizsei et al. 2021). Az F_{ST} értékek DAPC analízise alapján azonban ezek a populáció párok egymástól távolabb helyezkednek el, mint más, földrajzilag távolabb eső populációk, amely alapján nincs vagy elenyészően alacsony mértékű a génáramlás a jelenleg izoláltnak tekintett populációk között. A Hardy-Weinberg egyensúlyban lévő SNP-k alapján a kis méretű populációknak alacsonyabb volt a heterozigóta gyakorisága (H_o), a genetikai diverzitása (H_e), de a F_{is} értékek alapján ezekben a populációkban sincs heterozigóta hiány vagy homozigóta többlet, amely alapján nincs jelentős beltenyésztettség a *V. graeca* vizsgált populációiban.

A *V. graeca* SNP adatbázisai különböztek információtartalmukban, mivel az „allSNPs” adathalmaz majdnem 90-szer több SNP-t tartalmazott, mint a jobban szűrt „rndSNPs” adatkészlet. Bár a szűrés nyilvánvalóan csökkenti az SNP-k számát, a szűrés elkerülhetetlen volt az alábbiak miatt. A vizsgálat során alacsony átlagos lefedettséget kaptunk, amely arra vezethető vissza, hogy a feltételezhetően „túl” gyakran vágó *pstI* enzim túl sok klasztert eredményezett a NextSeq platform szekvenálási kimenetéhez képest. A szuboptimális enzim használata miatt az eredmények interpretációját kellő óvatossággal kell kezelni. Azonban több kutatás is bizonyította, hogy az alacsony lefedettség kompenzálható referenciagenom felhasználásával (Davey et al. 2011, Buerkle & Gompert 2013, Andrews & Luikart 2014, Shafer et al. 2017). Ezek alapján a teljes „allSNPs” adathalmazunk megbízhatónak tekinthető a filogenetikai kapcsolatok feltárásában (Rivers et al. 2016, Crotti et al. 2019), azonban a populációink genomikai jellemzőinek megállapítására szigorúbb szűrés alkalmazására volt szükség (Andrews et al. 2016, Shafer et al. 2017). A jövőben érdemes lenne megismételni a *V. graeca* populációinak vizsgálatát más enzim vagy más szekvenálási eljárás alkalmazásával, amely alapján akár a genetikai változatosság táji szintű vizsgálata is elvégezhető lenne.

5.7. Globális természetvédelmi helyzet értékelése

Az IUCN Vörös Listáján jelenleg 19 európai *Vipera* faj szerepel, amelyek 36,9%-a nem sérülékeny vagy veszélyeztetett (*Vipera ammodytes*, *V. aspis*, *V. barani*, *V. lotievi*, *V. monticola*, *V. seoanei*, *V. transcaucasiana*), 26,3% sérülékeny (*V. dinniki*, *V. ebneri*, *V. eriwanensis*, *V. latastei*, *V. ursinii*), 21,1% veszélyeztetett (*V. graeca*, *V. kaznakovi*, *V. magnifica*, *V. pontica*) és 15,8% kritikusan veszélyeztetett (*V. anatolica*, *V. darevskii*, *V. orlovi*). Freitas et al. (2020) szerint ezek közül kilenc taxon (*V. barani*, *V. lotievi*, *V. transcaucasiana*, *V. dinniki*, *V. ebneri*, *V. eriwanensis*, *V. magnifica*, *V. pontica*, *V. orlovi*) nem tekinthető önálló fajnak, így a validnak tekinthető tíz faj között két kritikusan veszélyeztetett és két veszélyeztetett faj marad, amely alapján a *V. graeca* Európa legveszélyeztetettebb *Vipera* fajai közé tartozik.

Annak ellenére, hogy az IUCN Vörös Lista a legszélesebb körben alkalmazott természetvédelmi értékelés, több limitációja is van, melyek a fajok természetvédelmi helyzete alapján végzett elemzésekben torzítást okozhatnak vagy a természetvédelmi stratégiák kialakítását negatívan befolyásolhatják (Hayward et al. 2015). Az egyik legáltalánosabb limitáció az adathiány, mivel a szűk elterjedésű, nehezen észlelhető és ritka fajokról általában nem áll rendelkezésre az értékeléshez szükséges minden adat. Az értékeléseket limitálhatja a bizonytalan vagy adathiányos taxonómia is, valamint előfordulhat, hogy az értékelést végzők az értékelési útmutatót különbözőképpen értelmezik, és sokszor kvalitatív adatok alapján történik egy szakértői vélemény kialakítása (Hayward et al. 2015). Az értékelések egységességét és torzításmentes interpretációját nagyobb taxonómiai egységek (pl. génusz vagy fajcsoport) komparatív értékelésével lehetne elérni.

A természetvédelmi beavatkozások célja általában egy adott faj természetvédelmi helyzetének javítása (Knight et al. 2006). A *V. graeca* globális természetvédelmi helyzete kétféleképpen válhatna kedvezőbbé, (i) ha jelenleg nem elérhető új információk alapján a populációs trendek vagy az állományméretek alapján kevésbé sérülékeny kategóriába kerülne, esetleg földrajzi elterjedéséről kiderülne, hogy jelentősen nagyobb az eddig megismertnél, (ii) valamint, ha az élőhelyek degradációját sikerülne megállítani.

5.8. Térbeli természetvédelmi prioritizálás

A *Vipera graeca* élőhelyeinek térbeli természetvédelmi prioritizálása három fő eredménnyel szolgált: (i) a várható 81-90%-os élőhelycsökkenés mellett (4.3. fejezet), több antropogén tényező is veszélyezteti a faj fennmaradását, (ii) egyes veszélyeztető tényezők térképezhetők és átfordíthatók természetvédelmi értékesség változókká, és (iii) az elsősorban több fajra kifejlesztett térbeli természetvédelmi prioritizálási módszerek (pl. Zonation) hasznosak lehetnek egyetlen faj esetében is.

Az antropogén veszélyeztető tényezők esetében a tájhasználati mintázatok szinte kivétel nélkül mindig térbeli autokorrelációt mutatnak. Ennek oka főként a tájat alkotó objektumok klaszterezett előfordulása és a környezeti grádiensek mentén kialakuló élőhelyek vagy tájhasználati módok (Verburg et al. 2004). Az autokorreláció másik jelentős forrása a tájhasználati típusok térbeli kölcsönhatásai, települések és azok agglomerációja, a gyűrűszerűen elhelyezkedő művelés. A strukturált térbeli függések jelentőségét egyre inkább felismerik a kutatók, így egyre elterjedtebbek a térbeli autokorrelációt számszerűsítő vagy kiküszöbölő statisztikai és térinformatikai módszerek (Bell & Bockstael 2000, Verburg et al. 2004). A legeltetéshez elengedhetetlen víznyerőhelyek egyenetlen eloszlása eredményezi azt a mintázatot is, hogy a görög karsztvipera élőhelyein a tájhasználat

az alacsonyabb tengerszint feletti magasságon (1600-1900 m) a legintenzívebb. Ezek a térszínek a legkönnyebben megközelíthetők és a legkorábban legeltethetők. Ennek következménye az, hogy a magasabb természetvédelmi értékű helyek a vipera vertikális elterjedésének felső hányadába esnek, így a jó minőségű, alacsonyabban fekvő területek értéke alacsonyabb.

A vizsgálatomban alkalmazott, tájhasználattal kapcsolatos változók (élőhelyvesztés, zavarás, élőhely-degradáció) mindegyikét távérzékeléssel rögzített adatokból számítottam. A legelés következtében kialakuló növényi biomassza fogyást az NDVI index szezon eleji és végi különbségével jellemeztem, amely a füves élőhelyek esetében a legelést és legelési nyomást jól jellemzi (Todd et al. 1998, Senay & Elliot 2000, Turner et al. 2003, Kawamura et al. 2005). Azonban a karámok térbeli helyzetének a biomassza fogyással súlyozott interpolációja újszerű megközelítés a tájhasználat intenzitásának jellemzésére. Az ilyen jellegű származtatott vagy modellezett változók alkalmazásához terepi mérésekkel kiegészített vizsgálatokra volna szükség.

A Zonation algoritmuson kívül léteznek más szisztematikus természetvédelmi tervezési módszerek, például Marxan (Possingham et al. 2000), Marxan + Zonation (Watts et al. 2009), ConsNet (Ciarleglio et al. 2009) és C-plan (Pressey et al. 2009). A C-plan egy interaktív tervezési platform, és mint ilyen, jelentősen különbözik a többi optimalizáló megközelítéstől. A Zonation különbözik a Marxan-tól, a Marxan + Zonation-tól és a ConsNet-től, mivel a cél-alapú megoldás helyett a tájban található helyeket rangsorolja. A Zonation egy nagyméretű rasztereken is alkalmazható determinisztikus számítás, amely lehetővé teszi az elterjedési modellek használatát, míg a Marxan, a Marxan + Zonation és a ConsNet poligonok (vektoros állományok) attribútumai alapján sztochasztikus optimalizálást végez, amely rugalmasabb tervezést tesz lehetővé (Lehtomäki & Moilanen 2013). A Marxan + Zonation az alternatív természetvédelmi intézkedések elosztására szolgál, míg a Marxan, a ConsNet és a Zonation elsősorban bináris tervezési problémák megoldására alkalmasak. Továbbá a konnektivitás, bizonytalanság és ökológiai közösségek kezelése is különbözik a módszerek között. Mivel az adataim raszteres természetűek voltak, így a Zonation-t alkalmaztam.

Fontos azonban megjegyezni, hogy e módszerek mindegyikét a biodiverzitás megóvása szempontjából optimális védett-terület-hálózat keresésére hozták létre (Lehtomäki & Moilanen 2013). E módszerek általános célja a fajok elterjedése vagy jelenléte alapján számolt vagy becsült biodiverzitás megvédése, ritka az egy faj élőhelyeire készített szisztematikus természetvédelmi tervezés. Ennek oka elsősorban nem technikai jellegű, mivel a fajok elterjedése (biodiverzitási értékesség) alapján készített prioritizálással analóg az adott faj élőhelyeinek rangsorolása a veszélyeztető tényezők (természetvédelmi értékesség) és/vagy a védelem költségei

alapján (Adams-Hosking et al. 2015, Farzan et al. 2015, Nori et al. 2016). Az én dolgozatomhoz hasonló vizsgálatok ritkasága valószínűleg abból adódik, hogy az elsődleges cél mindig a biodiverzitás megőrzésének kell lennie, majd pedig egyes fajok helyzetének javítása, azonban a kettő nem választható élesen külön. Ernyő- és zászlóshajófajok esetében például indokolt lehet az alkalmas élőhelyek prioritizálása, mert az így kijelölt helyekkel az adott faj élőhelyeire jellemző közösség és azok diverzitása nagyobb eséllyel őrizhető meg (Adams-Hosking et al. 2015).

5.9. Fajmegőrzési javaslatok

A görög karsztvipera élőhelyei a vizsgált időintervallumban (2000-2089) rendkívüli csökkenést és fragmentációt fognak elszenvedni, habár a faj fennmaradása néhány élőhely-fragmentumban biztosított lehet. A legfontosabb hosszú távú természetvédelmi feladat ezeknek a kulcsfontosságú területeknek a megőrzése és az élőhelyek állapotának javítása, zavarásának és degradációjának mérséklése.

Különös tekintettel kell lenni a fenntartható tájhasználatra: az albániai Nemerçké hegységen mérlegelni kell a legelési nyomás csökkentésének lehetőségeit. A görögországi területeken (Tymfi, Lakmosz-Tzoumerka hegységek) pedig erősen ajánlott a szarvasmarhával történő legeltetés fokozatos cseréje juhval és kecskével folytatott legeltetésre, mivel a marhalegelés hatására a viperának búvóhelyet, takarást és a zsákmányának táplálékot nyújtó csenkesz zombékok eltűnnek, a marhák által könnyebben megközelíthető térszíneken eltűntek. Ennek oka, hogy a sekély talajrétegbe gyengén gyökerezett, évtizedek alatt kifejlődő zombékokat a szarvasmarha gyökerestől szakítja ki a talajból legelése során.

A természetvédelmi tevékenységnek központi feladatává kell, hogy váljon a helyi közösségek bevonása, szemléletformálása. Sikeres csak akkor lehet egy ilyen program, ha a területen gazdálkodókat sikerül a természetvédelem, a fenntartható tájhasználat mellé állítani. A juhok elhullásának mérséklésére elindított programunk (Rufford Small Grant #15478-1) célja egy olyan legelési gyakorlat meghonosítása, amely figyelembe veszi a görög karsztvipera élőhely-választását és aktivitási mintázatát. Javaslatunk szerint a marások száma csökkenthető, ha (i) a nyáj elkerüli a dél, dél-keleti kitettséggű lejtőket; (ii) ha mindenképp legeltetni kívánnak ezeken a helyeken, azt 10:00 – 16:00 óra között tegyék, amikor a viperák a hőség miatt kevésbé tartózkodnak a felszínen. Reményeink szerint így minimalizálható a pásztorok és a görög karsztvipera között feszülő természetvédelmi konfliktus, és csökkenhet a szándékos pusztítás mértéke.

Az élőhelyek védelme mellett javasolt egy *ex situ* szaporítási program elindítása, a szintén veszélyeztetett rákosi viperához hasonlóan (Péchy et al. 2015). Remélhetőleg az élőhely-védelem, az *ex situ* génbank és az ismerethiányokat

megszüntető kutatások együttesével kifejleszthető egy olyan komplex védelmi program, amely lehetővé teszi ennek a hideg-adaptált és a túl gyorsan változó klíma csapdájába esett veszélyeztetett hüllőfaj fennmaradását a felmelegedő Mediterráneumban.

5.10. További kutatási irányok

Vizsgálataim alapján a görög karsztvipera nem kizárólag konzervációbiológiai jelentőségű, de feltehetőleg kiváló hideg-adaptált modellszervezet a globális környezeti változások által indukált kihalási folyamat vizsgálatára. Egyes populációk megszűnésének évtizedét már most meg tudjuk határozni, amely a későbbiekben egyre pontosabb és részletesebb felbontású lehet az új adatok és módszerek adta lehetőségek miatt. Tanulmányozható lehetne a populációk genetikai sodródása, a kihalási örvény időbeli dinamikája, az aktivitási mintázatok változása és adaptációk kialakulásának lehetősége.

További feladat a faj védelmét megalapozó ismerethiányok azonosítása és kutatások folytatása ezek pótlására. Természetvédelmi szempontból az élőhelypreferencia és az élőhelyhasználat minél pontosabb ismerete volna kívánatos. További kérdés, hogy a feltehetőleg magas predációs nyomást hogyan képesek a populációk elviselni, milyen a populációk dinamikája, demográfiája, milyen mortalitás és szaporodási ráta jellemzi azokat. A tájhasználat problémakörben célszerű volna a legelés módja, legelő állat faja és a legeltetés intenzitása hatásainak felmérése, hogy meghatározhassuk a különböző élőhelyeken a degradáció nélkül tartható állatállomány nagyságát.

Mivel a fajt leginkább a klímaváltozás veszélyezteti, a termoreguláció feltárása is alapvető információkkal szolgálhatna. A környezetben elérhető hőmérsékletből (operatív hőmérséklet) az ektoterm élőlények a fiziológiailag meghatározott preferált testhőmérséklet szerint választanak, az alatt általában inaktívak, felette pedig eleinte stressz jelentkezik, majd a kritikus maximum hőmérséklet felett az egyed elpusztul (Taylor et al. 2021). Az operatív hőmérséklet éves és napi szinten általában nem nyújtja a preferált hőmérséklet intervallumát egyenletesen. Az éves aktivitásban ez télen hibernációt, nyáron aestivációt eredményez. A napi aktivitást pedig úgy befolyásolja, hogy a reggeli órákban aktív termoreguláció során felveszi az állat a preferált hőmérsékletet, majd ahogy a környezet hőmérséklete tovább emelkedik, alacsonyabb hőmérsékletű helyre rejtőzik (pl. földalatti üregek). A preferált hőmérséklet és a környezeti hőmérséklet alapján prediktálható lenne a napi aktivitás, és a klímaválasz is. Feltehetőleg a melegedés következtében a görög karsztvipera aktivitási ideje csökkenni fog, így a táplálkozásra, termoregulációra fordítható idő is csökken, amely fitness csökkenést, majd a populációk kihalását okozhatja – az élőhelyben bekövetkező változásoktól függetlenül.

6. Összefoglalás

A ritka, veszélyeztetett fajok esetében sokszor nem állnak rendelkezésre azok az ismeretek, adatok vagy kutatási eredmények, amelyek a védelmi intézkedések tervezéséhez szükségesek. A parlagi-sztyeppi vipera komplex (*Vipera ursinii-renardi* komplex) Európa egyik legveszélyeztetettebb gerinces fajcsoportja, amelyek közül a görög karsztvipera (*Vipera graeca*) volt a legkevésbé ismert. A disszertációban bemutatott vizsgálatok célja a taxon védelmét eddig akadályozó ismerethiány megszüntetése a hatékony védelmet megalapozó ismeretek biztosításával.

A *V. ursinii-renardi* komplex átfogó mitokondriális és sejtmagi DNS-en alapuló filogenetikai vizsgálata megerősítette, hogy az eredetileg *V. ursinii* alfajként leírt *graeca* taxon önálló kládot alkot, az ursinii és renardi kládok testvérládjaként, amely polifiletikussá tette a *V. ursinii* fajt. A taxon filogenetikai és taxonómiai helyzetét tisztázó vizsgálatunkban további minták és három sejtmagi DNS marker alapján a *graeca* klád a *V. ursinii-renardi* fajcsoport jól elkülönülő, bazálisan divergált kládjá, ezért javasoltuk faji rangra emelését, hogy a *V. ursinii* polifiletikus helyzetét feloldjuk.

Vizsgálataink megkezdése előtt a *V. graeca* elterjedéséről rendkívül kevés információ állt rendelkezésre, valamint a dél-albániai *V. ursinii-renardi* komplexbe sorolható vipera populációk határozása is bizonytalan volt. Bioklimatikus változók alapján elterjedési modellt illesztettünk az elterjedés feltárása céljából. A modell terepi tesztelése során kilenc dél-albániai és három görögországi hegységben igazoltuk a faj jelenlétét, ezzel az ismert elterjedési területét kb. 100 km-rel bővítettük északi irányba, és az újonnan talált populációkkal több, mint háromszorosára, ötről tizenhétre emelkedett az ismert populációk száma. A megfigyelt egyedek a diszkriminatív morfológiai és az mtDNS ND4 szekvencia alapján a *V. graeca* taxonhoz tartoztak.

Az elterjedés feltárása során gyűjtött új előfordulási adatok alapján a jelenlegi potenciális elterjedés minél pontosabb lehatárolása és a pontosabb elterjedési modell jövőbe mutató projekciója alapján az élőhelyek alkalmasságában várható változások becsléséhez és a várhatóan stabil klímájú mikro-refúgiumok azonosítása céljából újabb elterjedést modellt illesztettünk. A nagyobb előfordulási adatbázissal és kibővített modellezési módszerekkel készített elterjedési modell jelenlegi klímára vetített predikciója nem mutatott az exploratív modellhez képest jelentős térbeli különbséget. A bővített modell jövőbeli klímára vonatkozó projekciói jelentős élőhelycsökkenést jeleznek előre, amely alapján a *V. graeca* populációinak nagy része kihalhat, a 21. század végére az alkalmas élőhelyek 72,8-91,8%-a eltűnik.

A 2014-ben közzétett Új Európai Kételtű és Hüllő Atlasz (NA2RE) revízióra szorult, mivel több faj esetében is pontatlannak bizonyult, valamint a *V. graeca* még nem szerepelt benne külön fajként, mivel ekkor még nem volt faji rangra emelve, továbbá a *V. ursinii* és a *V. renardi* fajok is összevonva voltak feltüntetve. A NA2RE által jelzett 50×50 km-es cellák 57,6%-át sikerült validálni, a többi esetben nem találtunk bizonyítékot a faj jelenlegi vagy múltbeli előfordulására (49,2%), amelyekből 6,8%-ot töröltünk hibás lelőhelyadat vagy téves határozás miatt. Az atlasz jelenlét cellái 149,2%-kal bővültek, ahol a komplexbe tartozó három faj valamelyike előfordul. A *V. graeca* esetében az eredetileg jelölt két előfordulási cella közül az egyik esetében validáltuk a faj jelenlétét, a másikat töröltük és további hét új cellában mutattuk ki új előfordulását.

Táplálkozásbiológiai vizsgálatokat végeztünk a *V. graeca* predátor-préda kapcsolatainak feltárása céljából, a préda menekülési képességét befolyásoló jellegek figyelembevételével. A faj táplálkozása a tavaszi időszakban szinte teljesen szünetel, július-augusztus során táplálkoznak főként, és kizárólag ízeltlábúakat zsákmányol, az azonosított prédák 96,3%-a Orthoptera volt. A prédaválasztást az egyenesszárnyúak látható testfelületének nagysága, a „lomhaság” és a „röpképtelenség” jellegek szignifikánsan pozitívan befolyásolták, míg a „gyors ugrás”, és a geo-chortobiont és geobiont életformatípus változók negatívan hatottak rá. A preferált prédafajok elérhetősége limitált, az egyes élőhelyek prédakínálatának minősége eltérő.

A *V. graeca* filogenomikai, populáció- és konzervációgenomikai vizsgálatokat RADseq teljes genomot reprezentáló szekvenálási eljárással végeztük, amelyből kiderült, hogy a populációk divergenciája latitudinális grádiens mentén délről északra fokozatos csökkenést mutat, ami általában egy déli refúgiumterületről való északi irányú kolonizáció eredményeként alakul ki. A földrajzilag egymáshoz közel eső populáció párok esetében nincs vagy elenyészően alacsony mértékű a génáramlás. A Hardy-Weinberg egyensúlyban lévő SNP-k alapján a kis méretű populációknak alacsonyabb volt a heterozigóta gyakorisága (H_o), a genetikai diverzitása (H_e), de ezekben a populációkban sincs heterozigóta hiány vagy homozigóta többlet, és nincs jelentős beltenyésztettség a vizsgált populációkban.

A *V. graeca* a vizsgálatainkat megelőzően nem szerepelt az IUCN Vörös Listáján, de szűk elterjedése alapján várható volt, hogy nagyobb kihalási kockázatú kategóriába tartozhat. Az értékelés alapján az előfordulásainak területe (AOO) a jelenlegi ismereteink szerint 252 km², populációi egymástól teljesen izoláltak, továbbá minden ismert élőhelyén tapasztalható vagy prediktálható az élőhelydegradáció és élőhelyvesztés, ezért a kritériumok alapján a *V. graeca* a veszélyeztetett (EN) kategóriába tartozik.

A nagy felbontású ökológiai niche modellek alkalmazásával és a természetvédelmi helyzetet meghatározó veszélyeztető tényezők térbeli mintázatainak elemzésével azonosítottuk a *V. graeca* hosszú távú megőrzése szempontjából kulcsfontosságú területeket és vizsgáltuk azok védettségét. A prioritizálás alapján a kulcsfontosságú élőhelyeket a hegység 1600 méter feletti kiterjedése, valamint a 2200 méter feletti térszínek jelenléte, a klimatikusan stabil terület nagysága, az alacsony zavarású és extenzív tájhasználatú területek jelenléte a nagy magasságú területeken és a potenciálisan alkalmas egybefüggő élőhely nagysága különböztette meg a többi élőhelytől. A jelenleg ismert *V. graeca* élőhelyek területének 13,3%-a védett Albániában és 90,6%-a védett Görögországban. A védelem alatt álló kulcsélőhelyek mindegyike Görögországban található, Albániában egyik kulcsfontosságú terület sem rendelkezik védelemmel. A klímaforatókönyvek alapján a kulcsélőhelyek védett-terület-lefedettsége 81,8-83,5% között alakul a jövőben újabb védett területek kijelölése nélkül.

A *V. graeca* populációk hosszú távú fennmaradása érdekében szükséges a kulcsfontosságú területeknek a megőrzése és az élőhelyek állapotának javítása, zavarásának és degradációjának mérséklése. További feladat az élőhelypreferencia és az élőhelyhasználat minél pontosabb megismerése, a legeltetés módja, a legelő állat faja és a legeltetés intenzitása hatásainak felmérése, valamint a klímaváltozás egyedre és demográfiára gyakorolt hatásának vizsgálata.

7. Summary

The knowledge needed to plan conservation measures is often unavailable in the case of rare and endangered species. The meadow and steppe viper complex (*Vipera ursinii-renardi* complex) is one of the most threatened vertebrate groups in Europe, the least known of which is the greek meadow viper (*Vipera graeca*). The studies presented in the dissertation aim to eliminate knowledge gaps that have hindered the protection of the taxon so far by providing the essential information that underpins effective protection.

As a result of the first comprehensive mtDNA-based phylogenetic study of the *V. ursinii-renardi* complex, the *graeca* taxon, originally described as a subspecies of *V. ursinii*, forms a separate sister clade of *ursinii* and *renardi* clades that have made *V. ursinii* polyphyletic. In our study to elucidate the phylogenetic and taxonomic position of the taxon, we used additional samples and three nuclear DNA markers. The results show that the *graeca* clade is a basally divergent clade of the *V. ursinii-renardi* species group, thus we proposed to elevate it to species level to resolve the polyphyletic state of *V. ursinii*.

Before the start of our studies, very little information was available on the distribution of *V. graeca*, and in southern Albania the taxonomic state was uncertain of the viper populations related to the *V. ursinii-renardi* complex. Based on bioclimatic variables, we fitted a species distribution model to explore the distribution of the species. During the fieldwork to test the model prediction, the presence of the species was confirmed in nine mountains in southern Albania and three in Greece, thus we expanded the known distribution area by 100 km to the north approximately, and with the newly found populations, the number of known populations more than tripled, from five to seventeen. According to the discriminative morphological characters and the mtDNA ND4 sequences, the observed individuals belong to the taxon *V. graeca*.

Based on the new occurrence data collected during the exploration of the distribution we fitted a new distribution model to estimate the expected changes in the suitability of the habitats and to identify the micro-refuges with a stable climate. Prediction of the model for the current climate with the larger presence dataset and extended modelling methods did not show a significant spatial difference compared to the exploratory model. The future climate projections of the extended model predict significant habitat loss, which could lead to the extinction of a large proportion of *V. graeca* populations by the end of the 21st century, 72.8-91.8% of suitable habitats will disappear.

The New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe (NA2RE), published in 2014, needed to be revised because it was inaccurate for several species, and *V. graeca* was not yet included as a separate species, as it had not yet been elevated to species rank at that time, while the occurrence of the species *V. ursinii* and *V. renardi* were pooled. 57.6% of the 50 × 50 km cells indicated by NA2RE were validated during the reassessment, in the other cases no evidence of the current or past occurrence of the species was found (49.2%), of which 6.8% were erroneous or erroneously deleted. The occurrence grid cells in the atlas were expanded by 149.2%. For *V. graeca*, the presence of the species was validated in one of the two originally labelled occurrence cells, the other was deleted, and a new occurrence was detected in seven further grid cells.

We conducted a dietary study to explore predator-prey relationships at the trait level by evaluating the importance of predator traits and prey traits in prey selection. We show that *V. graeca* is a unique, venomous snake specialized in bush-crickets and grasshoppers (Orthoptera). Prey selection showed that the ideal prey of *V. graeca* is abundant, large-bodied, has poor escape abilities (flightless, slow-moving and bad jumper) and prefers loose grasslands (as opposed to bare ground/rock or closed sward). Vipers restrict their feeding to periods of high Orthoptera abundance in the late summer and need to reach a certain body size to become able to catch large-sized prey.

Summary

Analysis has been conducted to discover the phylogenomic, the population and the conservation genomic characteristics *V. graeca* populations using a RADseq whole-genome sequencing procedure, which showed that the divergence of populations along a latitude gradient is gradually decreasing from south to north, usually resulting from north colonization from a southern refuge area. There is no or negligible gene flow among the geographically close population. Based on the SNPs in Hardy-Weinberg equilibrium, small populations had lower observed heterozygosity (Ho), genetic diversity (He), but no heterozygous deficiency or homozygous surplus in these populations, and there is no significant inbreeding coefficient (Fis) in the populations studied.

V. graeca was not assessed on the IUCN Red List before our studies. Based on its narrow distribution, it was expected to be in a higher extinction risk category. This viper has an area of occupancy (AOO) of around 252 km², and has a severely fragmented population. The species lives only on mountain tops and its 17 subpopulations are completely isolated from each other by unsuitable habitat of deep valleys, forests and rivers, thus eliminating gene flow throughout the population. Habitat is continuing to decline in quality and area. Therefore, this species is assessed as Endangered.

Spatial prioritization in systematic conservation planning has traditionally been developed for biodiversity or several to many species and/or habitats, and single-species applications have mostly been neglected. We applied the Zonation systematic conservation planning algorithm with conservation value variables as biodiversity features to rank the areas currently occupied by the *V. graeca* to identify priority areas where the chances for population persistence are the highest. Our model shows that 90% of current habitats of this species will become unsuitable until 2080s and 13.3% of the currently known *V. graeca* habitat area is protected in Albania and 90.6% in Greece. All of the protected key habitats are located in Greece, and none of the key areas in Albania is protected. Based on the climate scenarios, the protected area coverage of key habitats will be between 81.8-83.5% in the future without the designation of additional protected areas.

For the long term survival of *V. graeca* populations, it is necessary to protect key areas and improve the condition, mitigation of disturbance and degradation of habitats. Further studies are needed to accurately know the habitat preference and habitat use, to assess the effects of grazing methods and grazing intensity, and to study the effects of climate change on individuals and demographics.



Nyilvántartási szám: DEENK/107/2022.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Mizsei Edvárd

Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

MTMT azonosító: 10068039

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (6)

1. **Mizsei, E.**, Szabolcs, I. M., Szabó, L., Boros, Z., Mersini, K., Roussos, S. A., Dimaki, M., Ioannidis, Y., Végvári, Z., Lengyel, S.: Determining priority areas for an Endangered cold-adapted snake on warming mountaintops.
Oryx. 55 (3), 334-343, 2020. ISSN: 0030-6053.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0030605319000322>
IF: 2.699
2. **Mizsei, E.**, Boros, Z., Lovas-Kiss, Á., Szepesváry, C., Szabolcs, I. M., Rák, G., Ujszegi, J., Gál, Z., Lengyel, S., Puskás, G.: A trait-based framework for understanding predator-prey relationships: Trait matching between a specialist snake and its insect prey.
Funct. Ecol. 33 (12), 2354-2368, 2019. ISSN: 0269-8463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.13446>
IF: 4.434
3. **Mizsei, E.**, Zinenko, O., Sillero, N., Ferri, V., Roussos, S. A., Szabolcs, I. M.: 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, 1-7, 2018. ISSN: 2255-1468.
DOI: <http://dx.doi.org/10.11160/bah.94>
4. **Mizsei, E.**, Szabolcs, I. M., Dimaki, M., Roussos, S. A., Ioannidis, Y.: *Vipera graeca*.
The IUCN Red List of Threatened Species. 2018, 1-11, 2018. ISSN: 2307-8235.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-1.RLTS.T53789650A53790137.en>
5. **Mizsei, E.**, Jablonski, D., Roussos, S. A., Dimaki, M., Ioannidis, Y., Nilson, G., Nagy, Z. T.: Nuclear markers support the mitochondrial phylogeny of *Vipera ursinii-renardi* complex (Squamata: Viperidae) and species status for the Greek meadow viper.
Zootaxa. 4227 (1), 75-88, 2017. ISSN: 1175-5326.
DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4227.1.4>
IF: 0.931





6. **Mizsei, E.**, Üveges, B., Vági, B., Szabolcs, I. M., Lengyel, S., Pfliegler, V. P., Nagy, Z. T., Tóth, J.
P.: Species distribution modelling leads to the discovery of new populations of one of the
least known European snakes, *Vipera ursinii graeca*, in Albania.
Amphib. Reptil. 37 (1), 55-68, 2016. ISSN: 0173-5373.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1163/15685381-00003031>
IF: 1.287

További közlemények

Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (2)

7. Gyulai, I., Kunderát, J. T., **Mizsei, E.**, Braun, M., Lakatos, G., Simon, E.: Termáltavak hatása a
befogadó folyóra, toxikológiai és üledékvizsgálatok Albániában.
Hidrol. Közöny. 93 (5-6), 35-36, 2013. ISSN: 0018-1323.
8. Kunderát, J. T., Gyulai, I., **Mizsei, E.**, Braun, M., Lakatos, G., Simon, E.: Termáltavak hatásának
vizsgálata a befogadó folyó vízminőségére.
Hidrol. Közöny. 93 (5-6), 59-60, 2013. ISSN: 0018-1323.

Idegen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

9. **Mizsei, E.**, Fejes, Z., Malatinszky, Á., Lengyel, S., Vadász, C.: Reptile responses to vegetation
structure in a grassland restored for an endangered snake.
Community Ecol. 21 (2), 203-212, 2020. ISSN: 1585-8553.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s42974-020-00019-2>
IF: 1.185

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (17)

10. Jablonski, D., Sillero, N., Oskyrko, O., Bellati, A., Čeirāns, A., Cheylan, M., Cogălniceanu, D.,
Crnobrnja-Isailović, J., Crochet, P. A., Crottini, A., Doronin, I., Džukić, G., Géniez, P., Ilgaz,
Ç., Iosif, R., Jandzik, D., Jelić, D., Litvinchuk, S. N., Ljubicavljević, K., Lymberakis, P.,
Mikulíček, P., **Mizsei, E.**, Moravec, J., Najbar, B., Pabijan, M., Pupins, M., Sourrouille, P.,
Strachinis, I., Szabolcs, I. M., Thanou, E., Tzoras, E., Vergilov, V., Vörös, J., Gvozdík, V.: The
distribution and biogeography of slow worms (*Anguis*, Squamata) across the Western
Palearctic, with an emphasis on secondary contact zones.
Amphib. Reptil. 42, 519-530, 2021. ISSN: 0173-5373.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1163/15685381-bja10069>
IF: 1.839 (2020)



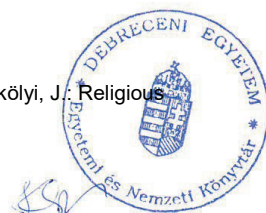


11. Szabolcs, I. M., **Mizsei, E.**, Golemaj, A., Jablonski, D.: The Moorish gecko, *Tarentola mauritanica* Linnaeus, 1758 (Squamata, Phyllodactylidae), in Albania.
Herpetozoa. 34, 159-162, 2021. ISSN: 1013-4425.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/herpetozoa.34.e69381>
IF: 0.841 (2020)
12. Freitas, I., Ursenbacher, S., Mebert, K., Zinenko, O., Schweiger, S., Wüster, W., Brito, J. C., Crnobrnja-Isailović, J., Halpern, B., Fahd, S., Santos, X., Pleguezuelos, J. M., Joger, U., Orlov, N., **Mizsei, E.**, Lourdaïs, O., Zuffi, M. A. L., Strugariu, A., Zamfirescu, Ș. R., Martínez-Solano, Í., Velo-Antón, G., Kaliontzopoulou, A., Martínez-Freiría, F.: Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae).
Amphib. Reptil. 41 (3), 285-311, 2020. ISSN: 0173-5373.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1163/15685381-bja10007>
IF: 1.839
13. Németh, A., Csorba, G., Laczkó, L., **Mizsei, E.**, Bereczki, J., Pásztor, J. A., Petró, P., Sramkó, G.: Multi-Locus Genetic Identification of a Newly Discovered Population Reveals a Deep Genetic Divergence in European Blind Mole Rats (Rodentia: Spalacidae: Nannospalax).
Ann. Zool. Fenn. 57 (1-6), 89-98, 2020. ISSN: 0003-455X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.5735/086.057.0110>
IF: 1.324
14. Lengyel, S., Mester, B., Szabolcs, I. M., Szepesváry, C., Szabó, G., Polyák, L., Boros, Z., **Mizsei, E.**, Málnás, K., Mérő, T. O., Aradi, C.: Restoration for variability: emergence of the habitat diversity paradigm in terrestrial ecosystem restoration.
Restor. Ecol. 28 (5), 1087-1099, 2020. ISSN: 1061-2971.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/rec.13218>
IF: 3.404
15. Mester, B., Szepesváry, C., Szabolcs, I. M., **Mizsei, E.**, Mérő, T. O., Málnás, K., Lengyel, S.: Salvaging bycatch data for conservation: Unexpected benefits of restored grasslands to amphibians in wetland buffer zones and ecological corridors.
Ecol. Eng. 153, 1-10, 2020. ISSN: 0925-8574.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105916>
IF: 4.035
16. Szentiványi, T., Haelewaters, D., Rádai, Z., **Mizsei, E.**, Pfliegler, V. P., Báthori, F., Tartally, A., Christe, P., Glaizot, O.: Climatic effects on the distribution of ant- and bat fly-associated fungal ectoparasites (Ascomycota, Laboulbeniales).
Fungal Ecol. 39, 371-379, 2019. ISSN: 1754-5048.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2019.03.003>
IF: 2.656





17. Dufresnes, C., Strachinis, I., Suriadna, N., Mykytynets, G., Cogălniceanu, D., Székely, P., Vukov, T., Arntzen, J. W., Wielstra, B., Lymberakis, P., Geffen, E., Gafny, S., Kumlutaş, Y., Ilgaz, Ç., Candan, K., **Mizsei, E.**, Szabolcs, I. M., Kolenda, K., Smirnov, N., Géniez, P., Lukanov, S., Crochet, P. A., Dubey, S., Perrin, N., Litvinchuk, S. N., Denoël, M.: Phylogeography of a cryptic speciation continuum in Eurasian spadefoot toads (*Pelobates*).
Mol. Ecol. 28 (13), 3257-3270, 2019. ISSN: 0962-1083.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/mec.15133>
IF: 5.163
18. Jablonski, D., Szabolcs, I. M., Simović, A., **Mizsei, E.**: Color and pattern variation of the Balkan whip snake, *Hierophis gemonensis* (Laurenti, 1768).
Turk. J. Zool. 41, 363-369, 2017. ISSN: 1300-0179.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3906/zoo-1606-15>
IF: 0.558
19. Szabolcs, I. M., **Mizsei, E.**, Jablonski, D., Vági, B., Mester, B., Végvári, Z., Lengyel, S.: Distribution and diversity of amphibians in Albania: new data and foundations of a comprehensive database.
Amphib. Reptil. 38 (4), 435-448, 2017. ISSN: 0173-5373.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1163/15685381-00003126>
IF: 1.105
20. **Mizsei, E.**, Jablonski, D., Végvári, Z., Lengyel, S., Szabolcs, I. M.: Distribution and diversity of reptiles in Albania: a novel database from a Mediterranean hotspot.
Amphib. Reptil. 38 (2), 157-173, 2017. ISSN: 0173-5373.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1163/15685381-00003097>
IF: 1.105
21. Szabolcs, I. M., **Mizsei, E.**: First record of the eastern spadefoot toad (*Pelobates syriacus* Boettger, 1889) in Albania.
North-West. J. Zool. 13, 175-176, 2017. ISSN: 1584-9074.
IF: 0.596
22. Szabolcs, I. M., **Mizsei, E.**: First record of the eastern spadefoot toad (*Pelobates syriacus* Boettger, 1889) in Albania.
North-West. J. Zool. 13, 175-176, 2017. ISSN: 1584-9074.
IF: 0.596
23. Molnár, V. A., Takács, A., **Mizsei, E.**, Löki, V., Barina, Z., Sramkó, G., Tököllyi, J.: Religious differences affect orchid diversity of Albanian graveyards.
Pak. J. Bot. 41 (1), 289-303, 2017. ISSN: 0556-3321.
IF: 0.75





24. Kundrať, J. T., Gyulai, I., Simon, E., **Mizsei, E.**, Braun, M., Tóthmérész, B.: Study of the effects of high levels of nutrients on seed germination and root elongation.
Pol. J. Environ. Stud. 26 (4), 1585-1590, 2017. ISSN: 1230-1485.
DOI: <http://dx.doi.org/10.15244/pjoes/68879>
IF: 1.12
25. **Mizsei, E.**, Uhrin, M., Jablonski, D., Szabolcs, I. M.: First records of the Italian wall lizard, *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) (Squamata: Lacertidae) in Albania.
Turk. J. Zool. 40, 814-817, 2016. ISSN: 1300-0179.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3906/zoo-1601-22>
IF: 0.785
26. **Mizsei, E.**, Üveges, B.: Novel defensive behaviours of both sexes of *Vipera ursinii graeca* (Serpentes: Viperidae).
Herpetol Notes. 5, 481-483, 2012. ISSN: 2071-5773.

Magyar nyelvű absztrakt kiadványok (13)

27. **Mizsei, E.**, Jablonski, D., Cogălniceanu, D., Iosif, R., Strachinis, I., Tzoras, E., Sós, T., Speybroeck, J., Ilgaz, Ç., Burić, I., Vörös, J., Lengyel, S., Végvári, Z., Bán, M., Szabolcs, I. M.: A Balkán-félsziget természetvédelmi prioritásai herpetológiai szempontból: a Balkan Herps projekt előzetes eredményei.
In: VI. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 26, 2019.
28. Móré, A., **Mizsei, E.**, Heltai, M., Márton, M.: Borz és róka hullőpredációja a rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) kiskunsági élőhelyein.
In: VI. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 15, 2019.
29. Fejes, Z. A., Vadász, C., Malatinszky, Á., **Mizsei, E.**: Hullőpopulációk abundanciaviszonyai és az azokat befolyásoló vegetációs szerkezeti elemek egy rekonstruált rákosivipera-élőhelyen.
In: VI. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 14, 2019.
30. **Mizsei, E.**, Boros, Z., Lovas-Kiss, Á., Szepesváry, C., Szabolcs, M., Rák, G., Ujszegi, J., Gál, Z., Lengyel, S., Puskás, G.: Legyen lomha és nagy: préda jellegek határozzák meg a szélsőségesen specialista görög karsztvipera (*Vipera graeca*) zsákmányválasztását.
In: VI. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 16, 2019.
31. **Mizsei, E.**, Szabolcs, I. M., Szabó, L., Boros, Z., Végvári, Z., Lengyel, S.: A görög karsztvipera (*Vipera graeca*) élőhelyeinek természetvédelmi rangsorolása.
In: XI. Magyar Természetvédelmi Biológia Konferencia : Absztrakt kötet / Szerkesztette: Mizsei Edvárd és Szepesváry Csaba, Magyar Biológiai Társaság, Budapest, 111-112, 2017.





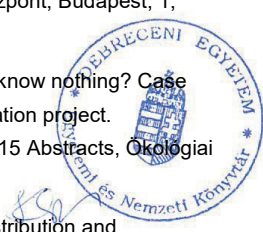
32. Szabolcs, I. M., Jablonski, D., Lengyel, S., Végvári, Z., **Mizsei, E.**: Az albán herpetofauna természetvédelmi értékelése.
In: V. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 15, 2016.
33. **Mizsei, E.**, Végvári, Z., Jablonski, D., Lengyel, S., Szabolcs, I. M.: Kételtűek és hüllők elterjedése és diverzitása Albániában.
In: V. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 14, 2016.
34. **Mizsei, E.**, Szabolcs, M., Vági, B., Puskás, G., Lengyel, S.: Gyakran ismételt kérdések és válaszok a görög karsztvipera (Vipera 'ursinii' graeca) kapcsolatban.
In: 17. Kolozsvári Biológus Napok : Kivonatfüzet, Babeş-Bolyai Tudományegyetem, Kolozsvár, 35, 2015.
35. **Mizsei, E.**, Üveges, B., Vági, B.: A görög karsztvipera (Vipera 'ursinii' graeca) természetvédelmi helyzete.
In: IV. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 27, 2014.
36. **Mizsei, E.**: A távolsági mintavétel alkalmazása vöröshasú unka (Bombina bombina) és görög karsztvipera (Vipera ?ursinii' graeca) állományok denzitásbecslésére.
In: IV. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 24, 2014.
37. **Mizsei, E.**, Üveges, B., Tóth, J. P.: A görög karsztvipera (Vipera ursinii graeca) elterjedési modellje és annak tesztelése.
In: III. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 5, 2012.
38. **Mizsei, E.**, Rahmé, N., Kotán, A., Németh, T.: A libanoni hegyvipera (Montivipera bornmuelleri) An-Nusayriyah-hegységi (Szíria) előfordulásának megerősítése.
In: III. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 30, 2012.
39. **Mizsei, E.**: Két rendkívül ritka lándzsakígyó-faj, a Bothriopsis pulchra és a Bothrocophias campbelli nevezéktani problémáinak áttekintése.
In: III. Herpetológiai Előadókülés : Előadások összefoglalói, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 31, 2012.





Idegen nyelvű absztrakt kiadványok (17)

40. **Mizsei, E.**, Jablonski, D., Cogălniceanu, D., Ruben, I., Strachinis, I., Tzoras, E., Sós, T., Speybroeck, J., Ilgaz, Ç., Burić, I., Vörös, J., Lengyel, S., Végvári, Z., Bán, M., Szabolcs, I.
M.: Balkan herps project: spatial conservation priorities for the amphibians and reptiles in the Balkan Peninsula.
In: XX. European Congress of Herpetology : Programme & Abstracts, University of Milan, Milano, 44, 2019. ISBN: 9791220052849
41. Móré, A., **Mizsei, E.**: Predation on the endangered Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*) by badger (*Meles meles*) and fox (*Vulpes vulpes*).
In: XX. European Congress of Herpetology : Programme & Abstracts, University of Milan, Milano, 76, 2019. ISBN: 9791220052849
42. Martínez-Freiría, F., Freitas, I., Mebert, K., Zinenko, O., Schweiger, S., Wüster, W., Brito, J. C., Crnobrnja-Isailović, J., Alpern, B., Fahd, S., Santos, X., Pleguezuelos, J. M., Joger, U., Orlov, N., **Mizsei, E.**, Lourda, O., Zuffi, M. A. L., Strugariu, A., Zamfirescu, Ş. R., Martínez-Solano, Í., Velo-Antón, G., Kaliontzopoulou, A., Ursenbacher, S.: Towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers.
In: XX. European Congress of Herpetology : Programme & Abstracts, University of Milan, Milano, 102-103, 2019. ISBN: 9791220052849
43. **Mizsei, E.**: Protected areas mismatch spatial conservation priorities of amphibians and reptiles in the Balkan Peninsula - the Balkan Herps project.
In: Student Conference on Conservation Science : Talks and posters of the 4th SCCS Europe, Ökológiai Kutatóközpont, Budapest, 1, 2018.
44. **Mizsei, E.**, Szabolcs, I. M., Szabó, L., Boros, Z., Roussos, S. A., Dimaki, M., Ioannidis, Y., Végvári, Z., Lengyel, S.: Conservation ecology of the Greek meadow viper I: threats.
In: 5th Biology of the Vipers, [s.n.], Chefchaouen, Morocco, 36, 2017.
45. Szabolcs, I. M., **Mizsei, E.**, Szabó, L., Boros, Z., Végvári, Z., Lengyel, S.: Conservation ecology of the Greek meadow viper II: spatial prioritization.
In: 5th Biology of the Vipers, [s.n.], Chefchaouen, Morocco, 37, 2017.
46. **Mizsei, E.**: Uninvited conservation of venomous snakes.
In: Student Conference on Conservation Science, Ökológiai Kutatóközpont, Budapest, 1, 2016.
47. **Mizsei, E.**, Szabolcs, M., Vági, B., Lengyel, S.: How to jump ahead if you know nothing? Case studies from the Greek meadow viper (*Vipera ursinii graeca*) conservation project.
In: Student Conference on Conservation Science : SCCS Hungary 2015 Abstracts, Ökológiai Kutatóközpont, Budapest, 1, 2015.
48. **Mizsei, E.**, Szabolcs, I. M.: A missing piece of the Balkan viper puzzle: distribution and conservation threats of vipers in Albania.
In: 4th Biology of the Vipers Conference, [s.n.], Athen, 53, 2014.





49. **Mizsei, E.**, Szabolcs, M., Üveges, B., Vági, B.: Conservation efforts and grazing exclusion study of the endangered *Vipera ursinii graeca* in Albania - preliminary results.
In: 4th Biology of the Vipers Conference, [s.n.], Athen, 54, 2014.
50. Mack, E. W., Roussos, S. A., Dimaki, M., **Mizsei, E.**, Kokkini, P., Densmore III, L. D.: Predicting activity of the Greek Meadow Viper (*Vipera ursinii graeca*) using environmental data from the Pindos.
In: 4th Biology of the Vipers Conference, [s.n.], Athen, 29, 2014.
51. **Mizsei, E.**, Üveges, B., Vági, B., Roussos, S. A., Tóth, J. P., Ioannidis, Y.: Present and future of an overlooked european viper: distribution, detectability, population size and conservation status of the Greek Meadow Viper, *Vipera graeca*.
In: 4th Biology of the Vipers Conference, [s.n.], Athen, 52, 2014.
52. Simon, E., **Mizsei, E.**, Kunderát, J. T., Gyulai, I., Braun, M., Tóthmérész, B.: Effects of thermal spring on elemental concentration of frog toe bones.
In: 17th European Congress of Herpetology Veszprém, Hungary : Programme & Abstracts, University of Pannonia, Veszprém, 290, 2013.
53. **Mizsei, E.**, Szabolcs, I. M., Katona, P., Lengyel, S.: Evidence for niche conservatism in the *Vipera ursinii* complex.
In: 17th European Congress of Herpetology Veszprém, Hungary : Programme & Abstracts, University of Pannonia, Veszprém, 150, 2013.
54. **Mizsei, E.**, Üveges, B., Tóth, J. P.: Use of distribution modelling for exploring new localities of an endangered European viperid, *Vipera ursinii graeca*.
In: 17th European Congress of Herpetology Veszprém, Hungary : Programme & Abstracts, University of Pannonia, Veszprém, 149, 2013.
55. **Mizsei, E.**, Üveges, B.: Confirming the presence of *Vipera ursinii graeca* in Albania with regards of a new locality: preliminary results.
In: SEH European Congress of Herpetology & DGHT Deutscher Herpetologentag, Societas Europaea Herpetologica : Deutsche Gesellschaft für Herpetologie und Terrarienkunde, Luxembourg ; Trier, 53, 2011.





56. Mizsei, E., Üveges, B.: Novel defensive behaviours in both sexes of *Vipera ursinii graeca* (Serpentes: Viperidae).

In: SEH European Congress of Herpetology & DGHT Deutscher Herpetologentag, Societas Europaea Herpetologica : Deutsche Gesellschaft für Herpetologie und Terrarienkunde, Luxembourg ; Trier, 115-116, 2011.

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 38,252

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre):
9,351**

A DEENK a Jelölt által az iDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2022.03.07.



9. Irodalomjegyzék

- Adamopoulou, C., Valakos, E. and Legakis, A. (1997): Notes on the diet and reproduction of the Cyclades Blunt-nosed Viper, *Macrovipera schweizeri* (Werner, 1935) (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Herpetozoa* 10: 173-175.
- Adam-Hosking, C., McAlpine, C. A., Rhodes, J. R., Moss, P. T. and Grantham, H. S. (2015): Prioritizing regions to conserve a specialist folivore: considering probability of occurrence, food resources, and climate change. *Conservation Letters* 8: 162-170.
- Agrimi, U. and Luiselli, L. (1992): Feeding strategies of the vipera *Vipera ursinii ursinii* (Reptilia: Viperidae) in the Appennines. *Herpetological Journal* 2: 37-42.
- Akani, G. C. and Luiselli, L. (2000): Aspects of the natural history of Natriciteres (Serpentes: Colubridae) in Nigeria, with special reference to *N. variegata* and *N. fuliginoides*. *Herpetological Natural History* 7: 163-168.
- Akani, G. C., Eniang, E. A., Ekpo, I. J., Angelici, F., M. And Luiselli, L. (2003): Food Habits of the Snake *Psammodphis phillipsi* from the Continuous Rain-Forest Region of Southern Nigeria (West Africa). *Journal of Herpetology* 37: 208-211.
- Allendorf, F. W. (2017): Genetics and the conservation of natural populations: allozymes to genomes. *Molecular Ecology* 26: 420-430.
- Allendorf, F. W., Hohenlohe, P. A. and Luikart, G. (2010): Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics* 11: 697-709.
- Allendorf, F. W., Luikart, G. H. and Aitken, S. N. (2013): Conservation and the Genetics of Populations. 2nd Edition. Wiley- Blackwell, London.
- Allouche, O., Tsoar, A. and Kadmon, R. (2006): Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43: 1223-1232.
- Amos, W. and Balmford, A. (2001): When does conservation genetics matter? *Heredity* 87: 257-265.
- Anderson, R. P. and Raza, A. (2010): The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 37: 1378-1393.
- Andrews, K. R. and Luikart, G. (2014): Recent novel approaches for population genomics data analysis. *Molecular Ecology* 23: 1661-1667.
- Andrews, K. R., Good, J. M., Miller, M. R., Luikart, G. and Hohenlohe, P. A. (2016): Harnessing the power of RADseq for ecological and evolutionary genomics. *Nature Reviews Genetics* 17: 81-92.
- Angelici, F. M., Luiselli, L. And Rugiero, L. (1997). Food habits of the green lizard, *Lacerta bilineata*, in central Italy and a reliability test of faecal pellet analysis. *Italian Journal of Zoology* 64: 267-72.
- Araújo, M. B., Thuiller, W. and Pearson, R. G. (2006): Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712-1728.
- Assis, L. C. S. (2009): Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics* 25: 528-544.
- Austin M. P. (2002): Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118
- Avise, J. C. (2010): Perspective: conservation genetics enters the genomics era. *Conservation Genetics* 11: 665-669.
- Baird, N. A., Etter, P. D., Atwood, T. S., Currey, M. C., Shiver, A. L., Lewis, Z. A., Selker, E. U., Cresko, W. A and Johnson, E. A. (2008): Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS ONE* 3: e3376.

- Baker, R. J. and Bradley, R. D. (2006): Speciation in Mammals and the Genetic Species Concept. *Journal of Mammalogy* 87: 643-662.
- Bakiev, A. G., Garanin, V. I., Gelashvili, D. B., Gorelov, R. A., Doronin, I. V., Zaitseva, O. V., Zinenko, O. I., Klyonina, A. A., Makarova, T. N., Malenyov, A. L., Pavlov, A. V., Petrova, I. V., Ratnikov, V. Yu., Starkov, V. G., Shiryayeva, I. V., Yusupov, R. Kh. and Yakovleva, T. I. (2015): The Vipers (Reptilia: Serpentes: Viperidae: *Vipera*) of the Volga basin. Part 1. Tolyatti, Kassandra. [in Russian]
- Bakiev, A. G., Gorelov, R. A., Klyonina, A. A., Ryzhov, M. K. and Solomaykin, E. I. (2016): Snakes from the Red book of the Samara area: new places of finds. *Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology* 25: 129-130.
- Baldwin, T. E. (2007): Ecology and morphological comparison between rough greensnakes (*Opheodrys a. aestivus*) and eastern smooth greensnakes (*Opheodrys v. vernalis*) in West Virginia. *Teses, Dissertations and Capstones* 451.
- Bannikov, A. G., Darevsky, I. S., Ishchenko, V. G., Rustamov, A. K. and Shcherbak, N. N. (1977): Guide to Amphibians and Reptiles of the USSR. Moscow, Prosveshchenie. [in Russian]
- Barlov, A., Pook, C. E., Harrison, R. A. and Wolfgang, W. (2009): Coevolution of diet and prey-specific venom activity support the role of selection in snake venom evolution. *Proceeding of the Royal Society B*. 276: 2433-2449.
- Baron, J. P. (1992). Régime et cycles alimentaires de la vipère d'Orsini (*Vipera ursinii* Bonaparte, 1835) au Mont Ventoux, France. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)* 47: 287-311.
- Baron, J. P., Ferrière, R., Clobert, J. and Saint Girons, H. (1996): Life history of *Vipera ursinii ursinii* at Mont-Ventoux (France). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie* 319: 57-69.
- Bartoń, K. (2018): MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M. and Walker, S. (2014): lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-5. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Beane, J. C., Graham, S. P., Thorp, T. J. and Pusser, L. T. (2014): Natural History of the Southern Hognose Snake (*Heterodon simus*) in North Carolina, USA. *Copeia* 2014: 168-175.
- Beebee, T. and Rowe, G. (2001): Application of Genetic Bottleneck Testing to the Investigation of Amphibian Declines: a Case Study with Natterjack Toads. *Conservation Biology* 15: 266-270.
- Beger, M., Grantham, H. S., Pressey, R. L., Wilson, K. A., Peterson, E. L., Dorfman, D., Mumby, P. J., Lourival, R., Brumbaugh, D. R and Possingham, H. P. (2010): Conservation planning for connectivity across marine, freshwater, and terrestrial realms. *Biological Conservation* 143: 565-575.
- Bell, K. P. And Bockstael, N. E. (2000): Applying the Generalized-Moments Estimation Approach to Spatial Problems Involving Micro-Level Data. *The Review of Economics and Statistics* 82: 72-82.
- Bennett, N. J. (2016): Using perceptions as evidence to improve conservation and environmental management. *Conservation Biology* 30: 582-592.
- Besnier, F. and Glover, K. A. (2013): ParallelStructure: A R package to distribute parallel runs of the population genetics program STRUCTURE on multi-core computers. *PLoS ONE* 8: e70651.
- Blanco, L. J., Aguilera, M. O., Paruelo, J. M. and Biurrun, F. N. (2008): Grazing effect on NDVI across an aridity gradient in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 764-776.

- Boakes, E. H., McGowan, P. J. K., Fuller, R. A., Chang-qing, D., Clark, N. E., O'Connor, K. and Mace, G. M. (2010): Distorted Views of Biodiversity: Spatial and Temporal Bias in Species Occurrence Data. *PLoS Biology* 8: e1000385.
- Bonnet, X., Naulleau, G. and Shine, R. (1999): The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation* 89: 39-50.
- Botts, E. A., Erasmus, B. F. N. and Alexander, G. J. (2011): Geographic sampling bias in the South African Frog Atlas Project: implications for conservation planning. *Biodiversity and Conservity* 20: 119-139.
- Bouckaert, R. R. (2010): DensiTree: making sense of sets of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 26: 1372-1373.
- Boutaris, T. (2017): colf: Constrained Optimization on Linear Function. R package version 0.1.3. <https://CRAN.R-project.org/package=colf>
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J. E. M. et al. (2013): The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157: 372-385.
- Breiner, F. T., Guisan, A., Nobis, M. P. and Bergamini, A. (2017): Including environmental niche information to improve IUCN Red List assessments. *Diversity and Distribution* 23: 484- 495.
- Brito, J. C. (2004): Feeding ecology of *Vipera latastei* in northern Portugal: ontogenetic shifts, prey size and seasonal variations. *Herpetological Journal* 14:13-19.
- Brose, U. (2010): Body-mass constraints on foraging behaviours determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology* 24: 28-34.
- Brose, U., Cushing, L., Berlow, E. L., Jonsson, T., Banasek-Richter, C., Bersier, L., Blanchard, J. L., Brey, T., Carpenter, S. R., Blandenier, M. C., Cohen, J. E., Dawah, H. A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Knapp, R. A., Ledger, M. E., Memmott, J., Mintenbeck, K., Pinnegar, J. K., Rall, B. C., Rayner, T., Ruess, L., Ulrich, W., Warren, P., Williams, R. J., Woodward, G., Yodzis, P. and Martinez, N.D. (2005): Body sizes of consumers and their resources. *Ecology*, 86: 2545-2545.
- Brousseau, P.-M., Gravel, D. and Handa, T. I. (2017): Trait matching and phylogeny as predictors of predator-prey interactions involving ground beetles. *Functional Ecology* 32: 192-202.
- Bruno, S. (1989): Introduction to a study of the herpetofauna of Albania. *British Herpetological Bulletin*. British Herpetological Society Bulletin 29: 16-41.
- Bryant, D. and Moulton, V. (2004): NeighborNet: an agglomerative algorithm for the construction of planar phylogenetic networks. *Molecular Biology and Evolution* 21: 255-265.
- Buerkle, A. C. and Gompert, Z. (2013): Population genomics based on low coverage sequencing: how low should we go? *Molecular Ecology* 22: 3028-3035.
- Burgess, M., Gregory, R., Wilson, J., Gillings, S., Evans, A., Chisholm, K., Southern, A. And Eaton, M. (2019): A new framework of spatial targeting for single-species conservation planning. *Landscape Ecology* 34: 2765-2778.
- Burke, M., Dykema, J., Lobell, D. B., Miguel, R. and Satyanath, S. (2015): Incorporating climate uncertainty into estimates of climate change impacts. *The Review of Economics and Statistics* 97: 461-471.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (2002): *Model Selection and Multimodel Inference*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- Busby, J. R. (1991): BIOCLIM - a bioclimate analysis and prediction system. *Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis* pp. 64-68. CSIRO Australia.
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B. et al. (2010): Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328: 1164-1168.

- Carlson, T. N., Gillies, R. R. and Perry, E. M. (1994): A method to make use of thermal infrared temperature and NDVI measurements to infer surface soil water content and fractional vegetation cover. *Remote Sensing Reviews* 9: 161-173.
- Carter, T. R. (2007): General Guidelines on the Use of Scenario Data for Climate Impact and Adaptation Assessment, Version 2. Task Group on Data and Scenario Support for Impact and Climate Assessment, Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva Switzerland.
- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Crespo, E. J. and Possingham, H. P. (2010): From climate change predictions to actions - conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology* 16: 3257-3270.
- Catchen, J. M., Hohenlohe, P. A., Bernatchez, L., Funk, W. C., Andrews, K. R. and Allendorf, F. W. (2017): Unbroken: RADseq remains a powerful tool for understanding the genetics of adaptation in natural populations. *Molecular Ecology Resources* 17: 362-365.
- Cheers, C. (2005): *Geographica – The Complete Illustrated Atlas of the World*. Random House, Australia.
- Chondropoulos, B. P. (1989): A checklist of Greek reptiles. II. The snakes. *Herpetozoa* 2: 3-36.
- Christensen, V., Coll, M., Steenbeek, J., Buszowski, J., Chagaris, D. and Walters, C. J. (2014): Representing Variable Habitat Quality in a Spatial Food Web Model. *Ecosystems* 17: 1397-1412.
- Ciarleglio, M., Barnes, J. W. and Sarkar, S. (2009): ConsNet: new software for the selection of conservation area networks with spatial and multi-criteria analyses. *Ecography* 32: 205-209.
- Cicek, K. and Mermer, A. (2007): A preliminary study of the food of the dwarf snake, *Eirenis modestus* (Martin, 1838) (Serpentes: Colubridae), in Izmir and Manisa provinces. *Turkish Journal of Zoology* 31: 399-402.
- Clement, M., Posada, D. and Crandall, K. A. (2000): TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657-1659.
- Cobb, V. A. (2004): Diet and Prey Size of the Flathead Snake, *Tantilla gracilis*. *Copeia* 2: 397-402.
- Cogălniceanu, D., Rozyłowicz, L., Székely, P., Samoilă, C., Stănescu, F., Tudor, M., Székely, D. and Iosif, R. (2013): Diversity and distribution of reptiles in Romania. *ZooKeys* 341: 49-76.
- Collen, B., Purvis, A. and Mace, G. M. (2010): Biodiversity research: When is a species really extinct? Testing extinction inference from a sighting record to inform conservation assessment. *Diversity and Distributions* 16: 755-764.
- Collins, M., Tett, S. F. B. and Cooper, C. (2001): The internal climate variability of HadCM3, a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments. *Climate Dynamics* 17: 61-81.
- Cottone, A. M. and Bauer, A. M. (2009): Sexual size dimorphism, diet, and reproductive biology of the Afro-Asian Sand Snake, *Psammophis schokari* (Psammophiidae). *Amphibia-Reptilia* 30: 331-340.
- Cox, N. A. and Temple, H. J. (2009): *European Red List of Reptiles*. Luxembourg, Office for Official Publications of the European Communities.
- Cracraft, J. (1983): Species concepts and speciation analysis. In: Johnston, R.F. (Ed.), *Current Ornithology*. Vol. 1. Springer US, Boston, pp. 159-187.
- Creer, S., Chou, W.-H., Malhotra, A. and Thorpe, R. S. (2002): Offshore Insular Variation in the Diet of the Taiwanese Bamboo Viper *Trimeresurus stejnegeri* (Schmidt). *Zoological Science* 19: 907-913.

- Crotti, M., Barratt, C. D., Loader, S. P., Gower, D. J., & Streicher, J. W. (2019). Causes and analytical impacts of missing data in RADseq phylogenetics: Insights from an African frog (*Afrivalus*). *Zoologica Scripta*, 48(2), 157-167. doi:<https://doi.org/10.1111/zsc.12335>
- Cserkés, T., Aczél-Fridrich, Z., Hegyeli, Z., Sugár, S., Czabán, D., Horváth, O. and Sramkó, G. (2014): Rediscovery of the Hungarian birch mouse (*Sicista subtilis trizona*) in Transylvania (Romania) with molecular characterisation of its phylogenetic affinities. *Mammalia* 79: 215-224.
- Daltry, J. C., Wüster, W. And Thorpe, R. S. (1998): Intraspecific Variation in the Feeding Ecology of the Crotaline Snake *Calloselasma rhodostoma* in Southeast Asia. *Journal of Herpetology* 32: 198-205.
- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C. A., Banks, E., DePristo, M. A. and 1000 Genomes P. A. G. (2011): The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics* 27: 2156-2158.
- Davey, J. W., Hohenlohe, P. A., Etter, P. D., Boone, J. Q., Catchen, J. M. and Blaxter, M. L. (2011): Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. *Nature Reviews Genetics* 12: 499-510.
- Dawson, T. P., Jackson, S. T., House, J. I., Prentice, I. C. and Mace, G. M. (2011): Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science* 332: 53-58.
- de Queiroz, K. (1998): The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. In: Howard, D.J., Berlocher, S.H. (Eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press, New York, pp. 57-75.
- Debelo, P. V. and Chibilyov, A. A. (2013): The Amphibians and Reptiles of the Ural-Caspian region. Natural diversity in the Ural - Caspian region series. Vol. 3. Yekaterinburg, Ural branch of Russian Academy of Sciences.
- Georgiev, D. and Raichev, E. (2009): A record of Horned viper *Vipera ammodytes* (L.) in the diet of the Stone marten *Martes foina* (Erxl.) (Mammalia: Mustelidae) in Bulgaria. *ZooNotes* 5: 1-2.
- Dimitropoulos, A. (1985): First records of Orsini's Viper, *Vipera ursinii* (Viperidae) in Greece. *Annales Musei Goulandris* 7: 319-323.
- Dotsenko, I. B. (2003): Catalogue of the collections of Zoological Museum, NSNHM, NAS of Ukraine. The snakes. Kiev, NSNHM.
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D. and Rambaut, A. (2012): Bayesian Phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1969-1973.
- Dueñas, M.-A., Hemming, D. J., Roberts, A., Diaz-Soltero, H. (2021): The threat of invasive species to IUCN-listed critically endangered species: A systematic review. *Global Ecology and Conservation* 26: e01476.
- Dugan, E. A. and Hayes, W. K. (2012): Diet and feeding ecology of the red diamond rattlesnake, *Crotalus ruber* (Serpentes: Viperidae). *Herpetologica* 68: 203-217.
- Earl, D. A. and vonHoldt, B. M. (2012): STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4: 359-361.
- Eitzinger, B., Rall, B. C., Traugott, M. and Scheu, S. (2018): Testing the validity of functional response models using molecular gut content analysis for prey choice in soil predators. *Oikos* 127: 915-926.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. (2005): Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611-2620.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E. and Yates, C. J. (2011): A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-47.

- Evanno, G., Regnaut, S. and Goudet, J. (2005): Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611-2620.
- Farzan, S., Young, D. J. N., Dedrick, A. G., Hamilton, M., Porse, E. C., Coates, P. S. and Sampson, G. (2015): Western juniper management: assessing strategies for improving Greater Sage-grouse habitat and rangeland productivity. *Environmental Management* 56: 675-683.
- Ferchaud, A.-L., Lyet, A., Cheylan, M., Arnal, V., Baron, J.-P., Montgelard, C. and Ursenbacher, S. (2010): High Genetic Differentiation Among French Populations of the Orsini's Viper (*Vipera ursinii ursinii*) Based on Mitochondrial and Microsatellite Data: Implications for Conservation Management. *Journal of Heredity* 102: 67-78.
- Ferchaud, A.-L., Ursenbacher, S., Cheylan, M., Luiselli, L., Jelić, D., Halpern, B., Major, Á., Kotenko, T., Keyan, N., Crnobrnja-Isailović, J., Tomović, L., Ghira, I., Ioannidis, Y., Arnal, V. and Montgérald, C. (2012): Phylogeography of the *Vipera ursinii* complex (Viperidae): mitochondrial markers reveal an east-west disjunction in the Palaearctic region. *Journal of Biogeography* 39: 1836-1847.
- Ferri, V. and Marconi, M. (2006): *Vipera di Orsini, Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835), In: Sindaco, R., Doria, G., Razzetti, E. & Bernini, F. (Eds.) *Atlante degli anfibi e dei rettili d'Italia / Atlas of Italian Amphibians and Reptiles*. Societas Herpetologica Italica, Edizioni Polistampa, Firenze, pp. 606-611.
- Ferri, V. and Pellegrini, Mr. (2008): *Vipera di Orsini, Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835), In: Di Tizio, L., Pellegrini, Mr., Di Francesco, N. & Carafa, M. (Eds.) *Atlante dei Rettili d'Abruzzo*, Ianieri-Talea Edizioni, Pescara, pp. 184-189.
- Fielding, A. H. and Bell, J. F. (1997): A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38-49.
- Filippi, E. and Luiselli, L. (2000): Status of the Italian snake fauna and assessment of conservation threats. *Biological Conservation* 93: 219-225.
- Filippi, E. and Luiselli, L. (2004): Ecology and conservation of the Meadow viper, *Vipera ursinii*, in three protected mountainous areas in central Italy. *Italian Journal of Zoology* 71: 159-161.
- Flot, J. F. (2010): Seqphase: A web tool for interconverting phase input/output files and fasta sequence alignments. *Molecular Ecology Resources* 10: 162-166.
- Fordham, D. A., Wigley, T. M. L. and Brook, B. W. (2011): Multi-model climate projections for biodiversity risk assessments. *Ecological Applications* 21: 3317-3331.
- Franca, F. G. R., Mesquita, D. O., Nogueria, C. C. and Araújo, A. F. B. (2008): Phylogeny and Ecology Determine Morphological Structure in a Snake Assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia* 2008: 23-38.
- Frankham R. (2009): Genetic Architecture of Reproductive Fitness and its Consequences. In: van der Werf J., Graser HU., Frankham R., Gondro C. (eds) *Adaptation and Fitness in Animal Populations*. Springer, Dordrecht.
- Franklin, J. and Miller, J.A. (2009): Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press: Cambridge, England.
- Freitas, I., Ursenbacher, S., Mebert, K., Zinenko, O., Schweiger, S., Wüster, W., Brito, J.C., Crnobrnja-Isailovic, J., Halpern, B., Fahd, S., Santos, X., Plegeuzuelos, J.M., Joger, U., Orlov, N., Mizsei, E., Lourdais, O., Zuffi, M., Strugariu, A., Zamfirescu, S., Martínez-Solano, I., Velo-Antón, G., Kaliontzopoulou, A. and Martínez-Freifría, F. (2020): Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperidae). *Amphibia-Reptilia* 41: 285-311.

- Frolova, E. N. and Klimov, A. S. (2013): Some morphological characters of the steppe viper (*Pelias renardi*) vicinity of museum-reserve "Divnogorye". Modern herpetology: problems and ways of their solutions. The first international conference of the young herpetologists of Russia and neighbouring countries. Saint-Petersburg.
- Garton, J. S. and Dimmick, R. W. (1969): Food habits of the copperhead in middle Tennessee. Journal of The Tennessee Academy of Science 44: 113-117.
- Gasc, J.-P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailović, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez-Rica, J.P., Maurin, H., Oliveira, M.E., Sofianidou, T.S., Veith, M. and Zuiderwijk, A. (1997): Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Societas Europaea Herpetologica and Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Ghira, I. (2007): Rediscovery of *Vipera ursinii rakosiensis* in Transylvania. Herpetologica Romanica 1: 77-81.
- Gibbons, J. W., Scott, D. E., Ryan, T. J., Buhlmann, K. A., Tuberville, T. D., Metts, B. S., Greene, J. L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S. and Winnem C. T. (2000): The global decline of reptile, déjà vu amphibians. Bio Science 50: 653-666.
- Giorgi, F. and Lionello, P. (2008): Climate change projections for the Mediterranean region. Global and Planetary Change 63: 90-104.
- Glaudas, X., Glennon, K. L., Martins, M., Luiselli, L., Fearn, S., Trembath, D. F., Jelić, D. and Alexander, G. J. (2019): Foraging mode, relative prey size and diet breadth: a phylogenetically-explicit analysis of snake feeding ecology. Journal of Animal Ecology 88: 757-767.
- Gordon, H. B., Rotstayn, J. L., McGregor, M. R., Dix, E. A., Kowalczyk, S. and O'Farrel, P. (2002): The CSIRO Mk3 Climate System Model. CSIRO Atmospheric Research Technical Paper No. 60.
- Goudet, J. (2005): hierfstat, a package for r to compute and test hierarchical F-statistics. Molecular Ecology Notes 5: 184-186.
- Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L. and Mouillot, D. (2013): Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. Methods in Ecology and Evolution 4: 1083-1090.
- Gravel, D., Albouy, C. and Thuiller, W. (2016): The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences 371: 20150268.
- Greene, H. W. (1983): Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. American Zoologist 23: 431-441.
- Groom, M. J., Meffe, G. K. and Carroll, R. C. (2006): Principles of Conservation Biology. Third Edition. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates. 779 pp.
- Gurevitch, J. and Padilla, D. (2004): Are invasive species a major cause of extinctions? Trends in Ecology & Evolution 19: 470-474.
- Gvoždík, V., Jandzik, D., Lymberakis, P., Jablonski, D. and Moravec, J. (2010): Slow worm, *Anguis fragilis* (Reptilia: Anguidae) as a species complex: Genetic structure reveals deep divergences. Molecular Phylogenetics and Evolution 55: 460-472.
- Gvoždík, V., Jandzik, D., Cordos, B., Rehák, I. and Kotlík, P. (2012): A mitochondrial DNA phylogeny of the endangered vipers of the *Vipera ursinii* complex. Molecular Phylogenetics and Evolution 62: 1019-1024.
- Hamilton, W. J. and Pollack, J. A. (1955): The food of some crotalid snakes from Fort Benning, Georgia. Chicago Academy of Sciences. No. 140
- Harfoot, M. B. J., Johnston, A., Balmford, A. et al. (2021): Using the IUCN Red List to map threats to terrestrial vertebrates at global scale. Nature Ecology and Evolution 5: 1510-1519.
- Hartmann, M. T., Hartmann, P. A., Cechin, S. Z. and Martins, M. (2005): Feeding habits and habitat use in *Bothrops pubescens* (Viperidae, Crotalinae) from Southern Brazil. Journal of Herpetology 39: 664-667.

- Harz, K. (1969): Die Orthopteren Europas I./The Orthoptera of Europe I. Series Entomologica 5. Dr.W. Junk, The Hague: xx + 749 pp.
- Harz, K. (1975): Die Orthopteren Europas II./The Orthoptera of Europe II. Series Entomologica 11. Dr. W. Junk, The Hague: 939 pp.
- Haxhiu, I. (1998): The Reptilia of Albania: Species composition, distribution, habitats. Bonner zoologische Beiträge 48: 35-57.
- Hayward, M. W. (2009): The Need to Rationalize and Prioritize Threatening Processes Used to Determine Threat Status in the IUCN Red List. Conservation Biology 23: 1568-1576.
- Hayward, M. W., Child, M. F., Kerley, G. I. H., Lindsey, P. A., Somers, M. J. and Burns, B. (2015): Ambiguity in guideline definitions introduces assessor bias and influences consistency in IUCN Red List status assessments. Frontiers in Ecology and Evolution 3: 87.
- Heled, J. and Drummond, A. J. (2010): Bayesian inference of species trees from multilocus data. Molecular Biology and Evolution 27: 570-580.
- Hewitt, G. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature 405: 907-913.
- Higham, T. E., Clark, R. W., Collins, C. E., Whitford, M. D. and Freymiller, G. A. (2017): Rattlesnakes are extremely fast and variable when striking at kangaroo rats in nature: Three-dimensional high-speed kinematics at night. Scientific Reports 7: 40412.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. and Jarvis, A. (2005): Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25: 1965-1978.
- Hijmans, R. J. (2016): raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.5-8. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hof, C., Araújo, M. B., Jetz, W. and Rahbek, C. (2011): Additive threats from pathogens, climate and landuse change for global amphibian diversity. Nature 480: 516-519.
- Hoffmann, A. A. and Sgró, C. M. (2011): Climate change and evolutionary adaptation. Nature 470: 479-485.
- Hohenlohe, P. A., Hand, B. K., Andrews, K. R. and Luikart, G. (2019): Population Genomics Provides Key Insights in Ecology and Evolution. In: Rajora, O. P. (ed) Population Genomics: Concepts, Approaches and Applications. Springer International Publishing, Cham. pp. 483-510.
- Hohenlohe, P. A., Funk, W. C. and Rajora, O. P. (2021) Population genomics for wildlife conservation and management. Molecular Ecology 30: 62-82.
- Hui, F. K. C. (2016): boral: Bayesian Ordination and Regression Analysis of Multivariate Abundance Data in R. Methods in Ecology and Evolution 7: 744-750.
- Hui, F. K. C. (2018): boral: Bayesian Ordination and Regression AnaLysis. R package version 1.7.
- Huson, D. H. and Bryant, D. (2006): Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. Molecular Biology and Evolution, 23: 254-267.
- IPCC (2013): Annex I: Atlas of global and regional climate projections (van Oldenborgh, G. J., Collins, M., Arblaster, J., Christensen, J.-H., Marotzke, J., Power, S. B., Rummukainen, M., Zhou, T. eds.), In Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tognor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P. M. (eds.) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, USA.
- IUCN (International World Conservation Union) (2001): IUCN red list categories. Version 3.1. Species Survival Commission, IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, United Kingdom.

- IUCN Standards and Petitions Subcommittee (2013): Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 10.1.
- Jablonski, D., Sillero, N., Oskyrko, O., Bellati, A., Čeirāns, A., Cheylan, M., Cogălniceanu, D., Crnobrnja-Isailović, J., Crochet, P.-A., Crottini, A., Doronin, I., Džukić, G., Geniez, P., Ilgaz, Ç., Iosif, R., Jandzik, D., Jelić, D., Litvinchuk, S., Ljubisavljević, K., Lymberakis, P., Mikulíček, P., Mizsei, E., Moravec, J., Najbar, B., Pabijan, M., Pupins, M., Sourrouille, P., Strachinis, I., Szabolcs, M., Thanou, E., Tzoras, E., Vergilov, V., Vörös, J. and Gvoždík, V. (2021): The distribution and biogeography of slow worms (*Anguis*, Squamata) across the Western Palearctic, with an emphasis on secondary contact zones. *Amphibia-Reptilia* 42: 519-530.
- Jadin, R.C. (2007): Prey items of the Tzotzil montane pitviper (*Cerrophidion tzotzilorum*). *The Southwestern Naturalist* 52: 437-438.
- Jansson, R. and Dynesius, M. (2002): The Fate of Clades in a World of Recurrent Climatic Change: Milankovitch Oscillations and Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 741-777.
- Jarvis, A., Reuter, H. I., Nelson, A. and Guevara, E. (2008): Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database (<http://srtm.csi.cgiar.org>).
- Jelić, D., Ajtić, R., Sterijovski, B., Crnobrnja-Isailović, J., Lelo, S. and Tomović, L. (2013): Distribution of the genus *Vipera* in the western and central Balkans (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Herpetozoa* 25: 109-132.
- Joger, U., Fritz, U., Guicking, D., Kalyabina-Hauf, S. A., Nagy, Z. T. and Wink, M. (2007): Phylogeography of western Palearctic reptiles – Spatial and temporal speciation patterns. *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology* 246: 293-313.
- Joger, U., Crnobrnja-Isailović, J., Vogrin, M., Corti, C., Sterijovski, B., Westerström, A., Krecsák, L., Pérez Mellado, V., Sá-Sousa, P., Cheylan, M., Pleguezuelos, J. M. and Sindaco, R. (2009): *Vipera ursinii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T22997A9406628.
- Kalinowski, R. M. and DeLong, J. P. (2016): Beyond body mass: how prey traits improve predictions of functional response parameters. *Oecologia* 180: 543-550.
- Kalyabina-Hauf, S. A., Schweiger, S., Joger, U., Mayer, W., Orlov, N. and Wink, M. (2004): Phylogeny and systematics of adders (*Vipera berus* complex). In: Joger, U. & Wollesen, R. (Eds.), *Mertensiella*. Vol. 15. Verbreitung, Ökologie und Schutz der Kreuzotter (*Vipera berus* [Linnaeus, 1758]). Deutsche Gesellschaft für Herpetologie und Terrarienkunde, pp. 7–16.
- Karanth, K., Nichols, J., Seidenstricker, J. et al. (2003). Science deficiency in conservation practice: The monitoring of tiger populations in India. *Animal Conservation* 6: 141-146.
- Katabuchi, M. (2017): LeafArea: Rapid Digital Image Analysis of Leaf Area. R package version 0.1.7. <https://CRAN.R-project.org/package=LeafArea>
- Kawamura, K., Akiyama, T., Yokota H., Tsutsumi, M., Yasuda, T., Watanabe, O. and Wang, S. (2005): Quantifying grazing intensities using geographic information systems and satellite remote sensing in the Xilingol steppe region, Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 107: 83-93.
- Kéry, M. (2002): Inferring the Absence of Species: A Case Study of Snakes. *The Journal of Wildlife Management* 66: 330-338.
- Kindler, C., Böhme, W., Corti, C., Gvoždík, V., Jablonski, D., Jandzik, D., Metallinou, M., Široký, P. and Fritz, U. (2013): Mitochondrial phylogeography, contact zones and taxonomy of grass snakes (*Natrix natrix*, *N. megaloccephala*). *Zoologica Scripta* 42: 458-472.
- King, R. B. (2002): Predicted and observed maximum prey size – snake size allometry. *Functional Ecology* 16: 766-772.

- Kissling, W. D., Dormann, C. F., Groeneveld, J., Hickler, T., Kühn, I., McNerny, G. J., Montoya, J. M., RÖmermann, C., Schiffrers, K., Schurr, F. M., Singer, A., Svenning, J.-C., Zimmermann, N.E. and O'Hara, R. B. (2012): Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. *Journal of Biogeography* 39: 2163-2178.
- Knaus, B. J. and Grünwald, N. J. (2017): vcfr: a package to manipulate and visualize variant call format data in R. *Molecular Ecology Resources* 17: 44-53.
- Knight, A. T., Cowling, R. M. and Campbell, B. M. (2006): An Operational Model for Implementing Conservation Action. *Conservation Biology* 20: 408-419.
- Kopelman, N. M., Mayzel, J., Jakobsson, M., Rosenberg, N. A. and Mayrose, I. (2015): Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources* 15: 1179-1191.
- Kopstein, F. and Wettstein, O. (1920): Reptilien und Amphibien aus Albanien.
- Korsós, Z., Barina, Z. and Pifkó, D. (2008): First record of *Vipera ursinii graeca* in Albania (Reptilia: Serpentes, Viperidae). *Acta Herpetologica* 3: 167-173.
- Kotenko, T. I. and Kukushkin, O. V. (2008): Steppe viper, *Vipera renardi* (Christ.), - a species of the Red Data Book of Ukraine. Kiev, Registration of Animals under Red Data Book of Ukraine.
- Kotenko, T. I. and Kukushkin, O. V. (2009): Steppe viper, *Vipera renardi* (Christ.). In.: The Red Data Book of Ukraine. Animals, Akimov I. A., Ed., Kiev, Globalkonsalting.
- Kotenko, T., Morozov-Leonov, S.Y. and Mezhzherin, S.V. (1999): Biochemical genetic differentiation of the steppe viper (*Vipera ursinii* group) in Ukraine and Romania. In: 10th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Natural History Museum of Crete, Irakleio. pp. 88-90.
- Krecsák, L., Zamfirescu, S. and 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.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W. & Guindon, S. (2012): PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1695-1701.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D. et al. (2013): A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science* 24: 942-948.
- Leaché, A. D. and Oaks, J. R. (2017): The utility of single nucleotide polymorphism (SNP) data in phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 69-84.
- Lehtomäki, J. and Moilanen, A. (2013): Methods and workflow for spatial conservation prioritization using Zonation. *Environmental Modelling and Software* 47: 128-137.
- Lelieveld, J., Hadjinicolaou, P., Kostopoulou, E., Chenoweth, J., El Maayar, M., Giannakopoulos, C., Hannides, C., Lange, M. A., Tanarhte, M., Tyrlis, E. and Xoplaki, E. (2012): Climate change and impacts in the Eastern Mediterranean and the Middle East. *Climatic Change* 114: 667-687.
- Lennon, C. P. (2013): Dietary Ecology Of An Actively-Foraging Snake Species, *Coluber Constrictor Foxii*. Master Theses.
- Lenoir, J., Gégout, J. C., de Ruffray, P. and Brisse, H. (2008): A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320: 1768-1771.
- Librado, P. and Rozas, J. (2009): DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25: 1451-1452.
- Luiselli, L. and Amori, G. (2016): Diet. In C. K. Dodd, Jr. (Ed.), *Reptile Ecology and Conservation. Techniques in Ecology & Conservation Series* (pp. 97-109.). Oxford, Oxford University Press.

- Luiselli, L. (1996). Food Habits of an Alpine Population of the Sand Viper (*Vipera ammodytes*). Journal of Herpetology, 30: 92-94.
- Luiselli, L., Pleguezuelos, J. M., Capula, M. and Villafranca, C. (2001): Geographic variation in the diet composition of a secretive Mediterranean colubrid snake: *Coronella girondica* from Spain and Italy. Italian Journal of Zoology 6: 57-60.
- Luiselli, L., Akani, G., Angelici, F., Eniang, E., Ude, L. and Politano, E. (2004): Local distribution, habitat use, and diet of two supposed species of the *Psammophis phillipsi* complex (Serpentes: Colubridae), sympatric in southern Nigeria. Amphibia-Reptilia 25: 415-423.
- Lunetta, R. S., Knight, J. F., Ediriwickrema, J., Lyon, J. G. and Worthy, D. (2006): Land-cover change detection using multi-temporal MODIS NDVI data. Remote Sensing of Environment 105: 142-154.
- Lyet, A., Thuiller, W., Cheylan, M. and Besnard, A. (2013): Fine-scale regional distribution modelling of rare and threatened species: bridging GIS Tools and conservation in practice. Diversity and Distribution 19: 651-663.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, A. J. and Langtimm, C.A. (2002): Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology 83: 2248-2255.
- Maclean, I. M. D. and Wilson, R. J. (2011): Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk. Proceedings of the National Academy of Sciences 108: 12337-12342.
- Madsen, T., Shine, R., Olsson, M. and Wittzell, H. (1999): Restoration of an inbred adder population. Nature 402: 34-35.
- Madsen, T., Ujvari, B. and Olsson, M. (2004): Novel genes continue to enhance population growth in adders (*Vipera berus*). Biological Conservation 120: 145-147.
- Malcolm, J. R., Liu, C., Neilson, R. P., Hansen, L. and Hannah, L. (2006): Global Warming and Extinctions of Endemic Species from Biodiversity Hotspots. Conservation Biology 20: 539-548.
- Marini, L., Fontana, P., Scotton, M. and Klimek, S. (2009): Vascular plant and Orthoptera diversity in relation to grassland management and landscape composition in the European Alps. Journal of Applied Ecology 45: 361-370.
- Maritz, B., Penner, J., Martins, M., Crnobrnja-Isailović, J., Spear, S., Alencar, L. R., Sigala-Rodriguez, J., Messenger, K., Clark, R. W., Soorae, P. and Luiselli, L. (2016): Identifying global priorities for the conservation of vipers. Biological Conservation 204: 94-102.
- Marques, O. A. V., Sawaya, R. J., Sender-Oliveira, F. and Franca, F. G. R. (2006): Ecology of the colubrid snake *Pseudablabes agassizii* in south-eastern South America. Herpetological Journal 16: 37-45.
- Martin, P. R., and McKay, J. K. (2004): Latitudinal variation in genetic divergence of populations and the potential for future speciation. Evolution 58: 938-945.
- Martin, D. P., Lemey, P., Lott, M., Moulton, V., Posada, D. and Lefevre, P. (2010): RDP3: a flexible and fast computer program for analysing recombination. Bioinformatics 26: 2462-2463.
- Martínez-Freiría, F. (2015): Assessing climate change vulnerability for the Iberian viper *Vipera seoanei*. Basic and Applied Herpetology 29: 61-80.
- Martínez-Freiría, F., Sillero, N., Lizana, M. and Brito, J. C. (2008): GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. Diversity and Distributions 14: 452-461.
- Martínez-Freiría, F., Lizana, M., Amaral, J. P. and Brito, J. C. (2010): Spatial and temporal segregation allows coexistence in a hybrid zone among two Mediterranean vipers (*Vipera aspis* and *V. latastei*). Amphibia Reptilia 31: 195-212.

- Martínez-Freiría, F. and Brito, J. C. (2013): Integrating classical and spatial multivariate analyses for assessing morphological variability in the endemic Iberian viper *Vipera seoanei*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 51: 122-131.
- McKinney, G. J., Larson, W. A., Seeb, L. W. and Seeb, J. E. (2017): RADseq provides unprecedented insights into molecular ecology and evolutionary genetics: comment on Breaking RAD by Lowry et al. (2016). *Molecular Ecology Resources* 17: 356-361.
- Megitt, F. J. (1931): Insectivorous Snakes. *Nature* 128: 413.
- Mertens, R. And Wermuth, H. (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas, pp. 1-264. - Frankfurt am Main: W. Kramer & Co.
- Minh, B. Q., Schmidt, H. A., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M. D., von Haeseler, A. and Lanfear, R. (2020): IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution*, 37: 1530-1534.
- Miralles, A., Vasconcelos, R., Perera, A., Harris, D. J. and Carranza, S. (2010): An integrative taxonomic revision of the cape Verdean skinks (Squamata, Scincidae). *Zoologica Scripta* 40: 16-44.
- Mizsei, E., Üveges, B., Vági, B., Szabolcs, M., Lengyel, S., Pfliegler, W. P., Nagy, Z. T. and Tóth, J. P. (2016): Species distribution modelling leads to the discovery of new populations of one of the least known European snakes, *Vipera ursinii graeca*, in Albania. *Amphibia-Reptilia* 37: 55-68.
- Mizsei, E., Jablonski, D., Roussos, S. A., Dimaki, M., Ioannidis, Y., Nilson, G. and 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., Szabolcs, M., Dimaki, M., Roussos, S.A. and Ioannidis, Y. (2018): *Vipera graeca*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T53789650A53790137.
- Mizsei, E., Boros, Z., Lovas-Kiss, Á., Szepesváry, C., Szabolcs, M., Rák, G., Ujszegi, J., Gál, Z., Lengyel, S. and Puskás, G. (2019): A trait-based framework for understanding predator-prey relationships: trait matching between a specialist snake and its insect prey. *Functional Ecology* 33: 2354-2368.
- Mizsei, E., Szabolcs, M., Szabó, L., Boros, Z., Mersini, K., Roussos, S.A., Dimaki, M., Ioannidis, Y., Végvári, Z. and Lengyel, S. (2021): Determining priority areas for an Endangered cold-adapted snake on warming mountaintops. *Oryx* 55: 334-343.
- Moilanen, A. (2007): Landscape Zonation, benefit functions and target-based planning: Unifying reserve selection strategies. *Biological Conservation* 134: 571-579.
- Moilanen, A., Wintle, B. A., Elith, J. and Burgman, M. (2006): Uncertainty analysis for regional-scale reserve selection. *Conservation Biology* 20: 1688-1697.
- Monasterio, C., Salvador, A., Iraeta, P. and Díaz, J.A. (2009): The effects of thermal biology and refuge availability on the restricted distribution of an alpine lizard. *Journal of Biogeography* 36: 1673-1684.
- Narum, S. R., Buerkle, C. A., Davey, J. W., Miller, M. R., Hohenlohe, P. A. (2013): Genotyping-by-sequencing in ecological and conservation genomics. *Molecular Ecology* 22: 2841-2847.
- Nei, M. (1972): Genetic Distance between Populations. *The American Naturalist* 106: 283-292.
- Nilson, G. and 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.
- Nilson, G. and Andrén, C. (1988): A new subspecies of the subalpine meadow viper, *Vipera ursinii* (Bonaparte) (Reptilia, Viperidae), from Greece. *Zoologica Scripta* 17: 311-314.

- Nilson, G., Andrén, C. and Joger, U. (1993): A re-evaluation of the taxonomic status of the Moldavian steppe viper based on immunological investigations, with a discussion of the hypothesis of secondary intergradation between *Vipera ursinii rakosiensis* and *Vipera (ursinii) renardi*. *Amphibia-Reptilia* 14: 45-57.
- Nogueira, C., Sawaya, R. J. and Martins, M. (2003): Ecology of the Pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology* 37: 653-659.
- Nori, J., Torres, R., Lescano, J. N., Cordier, J. M., Periago, M. E. and Baldo, D. (2016): Protected area and spatial conservation priorities for endemic vertebrates of the Gran Chaco, one of the most threatened ecoregions of the world. *Diversity and Distributions* 22: 1212-1219.
- Ockendon, N., Amano, T., Cadotte, M., Downey, H., Hancock, M. H., Thornton, A., Tinsley-Marshall, P. and Sutherland, W. J. (2021): Effectively integrating experiments into conservation practice. *Ecological Solutions and Evidence* 2: e12069.
- Ortiz, E. M. (2019): vcf2phylip v2.0: convert a VCF matrix into several matrix formats for phylogenetic analysis. doi:10.5281/zenodo.2540861
- Papaioannou, H., Fernández, M., Pérez, T. and Domínguez, A. (2019): Genetic variability and population structure of chamois in Greece (*Rupicapra rupicapra balcanica*). *Conservation Genetics* 20: 1-7.
- Paradis, E., Claude, J. and Strimmer, K. (2004): APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290.
- Parga Jr, V. M. (2018): Arthropod Diets in Chihuahuan Desert Snakes. Doctoral dissertation, The University of Texas at El Paso.
- 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. and Walzer, C. (2015): Conservation of the Hungarian meadow viper *Vipera ursinii rakosiensis*. *International Zoo Yearbook* 49: 89-103.
- Pembleton, L. W., Cogan, N. O. I. and Forster, J. W. (2013): StAMPP: an R package for calculation of genetic differentiation and structure of mixed-ploidy level populations. *Molecular Ecology Resources* 13: 946-952.
- Pérez-Mellado, V., Pérez-Cembranos, A., Garrido, M., Luiselli, L. and Corti, C. (2011): Using faecal samples in lizard dietary studies. *Amphibia-Reptilia* 32: 1-7.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. and Schapire, R. E. (2006): Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Pincheira-Donoso, D. (2008): Testing the Accuracy of Fecal-Based Analyses in Studies of Trophic Ecology in Lizards. *Copeia* 2008: 322-325.
- Pisani, D., Benton, M. J. and Wilkinson, M. (2007): Congruence of morphological and molecular phylogenies. *Acta Biotheoretica* 55: 269-281.
- Plieninger, T. (2006): Habitat loss, fragmentation, and alteration – Quantifying the impact of land-use changes on a Spanish dehesa landscape by use of aerial photography and GIS. *Landscape Ecology* 21: 91-105.
- Plummer, M. V. (1981): Habitat Utilization, Diet and Movements of a Temperate Arboreal Snake (*Opheodrys aestivus*). *Journal of Herpetology* 15: 425-432.
- Possingham, H. P., Ball, I. and Andelman, S. (2000): Mathematical methods for identifying representative reserve network. In: Ferson, S., Burgman, M. (Eds.), *Quantitative Methods for Conservation Biology*. Springer, New York, pp. 291-306.
- Pravdin, F. N. (1978): *Ecological Geography of Insects of Central Asia: Orthopteroidea*. Nauka, Moscow [in Russian].
- Pressey, R. L. (2004): Conservation planning and biodiversity: assembling the best data for the job. *Conservation Biology* 18: 1677-1681.

- Pressey, R. L., Watts, M. E., Barrett, T. W. and Ridges, M. J. (2009): The C-Plan conservation planning system: origins, applications and possible futures. A. Moilanen, K. Wilson, H. P. Possingham (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods & Computational Tools*, Oxford University Press (2009), pp. 211–234.
- Pritchard, J. K., Stephens, M. and Donnelly, P. (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- R Core Team (2016): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- R Core Team (2018): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rácz, I. A. (1998): Biogeographical survey of the Orthoptera fauna in central part of the Carpathian Basin (Hungary). *Fauna types and community types. Articulata* 13: 53-69.
- Rambaut A., Suchard, M. A., Xie, W. and Drummond, A. J. (2013): Tracer v1.6.
- Ramme, W. (1951): Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 27: 1-432.
- Ray, N. and Adams, J. M. (2001): A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000–15,000 BP). *Internet Archaeology* 11: Download: <http://anthro.unige.ch/lgmvegetation/>.
- Reed, D. H. and Frankham, R. (2001): How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. *Evolution* 55: 1095-1103.
- Reed, R. N. and Shine, R. (2002): Lying in wait for extinction: ecological correlates of conservation status among Australian elapid snakes. *Conservation Biology* 16: 451-461.
- Reed, D. H., O'Grady, J. J., Brook, B. W., Ballou, J. D. and Frankham, R. (2003): Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* 113: 23-34.
- Reinhardt, K., Köhler, G., Maas, S. and Detzel, P. (2005): Low dispersal ability and habitat specificity promote extinctions in rare but not in widespread species: the Orthoptera of Germany. *Ecography* 28: 593-602.
- Rivers, D. M., Darwell, C. T. and Althoff, D. M. (2016): Phylogenetic analysis of RAD-seq data: examining the influence of gene genealogy conflict on analysis of concatenated data. *Cladistics* 32: 672-681.
- Rocchini, D., Hortal, J., Lengyel, S. et al. (2011): Accounting for uncertainty when mapping species distributions: The need for maps of ignorance. *Progress in Physical Geography* 35: 211-226.
- Rochette, N. C., Rivera-Colón, A. G. and Catchen, J. M. (2019): Stacks 2: Analytical methods for paired-end sequencing improve RADseq-based population genomics. *Molecular Ecology* 28: 4737-4754.
- Rodrigues, A., Pilgrim, J., Lamoreux, J., Hoffmann, M. And Brooks, T. (2006): The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 71-76.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. and Huelsenbeck, J.P. (2012): MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematics Biology* 61: 539-542.
- Rugiero, L. and Luiselli, L. (1995): Food habits of the snake *Coluber viridiflavus* in relation to prey availability. *Amphibia-Reptilia* 16: 407-411.
- Saint-Girons, H. (1981): Cycle annuel et survie de quelques vipères'Europe. Influence des températures exceptionnellement élevées de l'année 1976. *Vie et Milieu* 31: 59-64.

- Salafsky, N., Salzer, D., Stattersfield, A.J., Hilton-Taylor, C., Neugarten, R., Butchart, S.H., Collen, B., Cox, N., Master, L. L., O'Connor, S. and Wilkie, D. (2008): A standard lexicon for biodiversity conservation: unified classifications of threats and actions. *Conservation Biology* 22: 897-911.
- Sánchez-Hernández, J. and Cobo, F. (2015): Adaptive flexibility in the feeding behaviour of brown trout: optimal prey size. *Zoological Studies* 54: e26.
- Sánchez-Hernández, J., Servia, M. J., Vieira-Lanero, R. and Cobo, F. (2013): Prey trait analysis shows differences in summer feeding habitat use between wild YOY Atlantic salmon and brown trout. *Italian Journal of Zoology* 80: 449-454.
- Santos, X., Brito, J. C., Sillero, N., Pleguezuelos, J. M., Llorente, G. A., Fahd, S. and Parellada, X. (2006): Inferring habitat-suitability areas with ecological modelling techniques and GIS: A contribution to assess the conservation status of *Vipera latastei*. *Biological Conservation* 130: 416-425.
- Santos, X., Llorente, G. A., Pleguezuelos, J. M., Brito, J. C., Fahd, S. and Parrellada, X. (2007): Variation in the diet of the Lataste's viper *Vipera latastei* in the Iberian Peninsula: seasonal, sexual and size-related effects. *Animal Biology* 57: 49-61.
- Scali, S., Mangiacotti, M., Sacchi, R. and Gentili, A. (2011): A tribute to Hubert Saint Girons: niche separation between *Vipera aspis* and *V. berus* on the basis of distribution models. *Amphibia-Reptilia* 32: 223-233.
- Schwenk, K. (ed.) (2000): Feeding. Form, function, and evolution in tetrapod vertebrates. San Diego, USA, London, UK, Academic Press.
- Segan, D. B., Bottrill, M. C., Baxter, P. W. J. and Possingham, H. P. (2011): Using Conservation Evidence to Guide Management. *Conservation Biology* 25: 200-202.
- Seliunina, Z. V. (2008): Reptiles of the Black sea biosphere reserve in 1990-2005. Kiev, Registration of Animals under Red Data Book of Ukraine.
- Senay, G. B and Elliott, R. L. (2000): Combining AVHRR-NDVI and landuse data to describe temporal and spatial dynamics of vegetation. *Forest Ecology and Management* 128: 83-91.
- Shafer, A. B. A., Peart, C. R., Tusso, S., Maayan, I., Brelsford, A., Wheat, C. W. and Wolf, J. B. W. (2017): Bioinformatic processing of RAD-seq data dramatically impacts downstream population genetic inference. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 907-917.
- Shewchuk, C. H. and Austin, J. D. (2001): Food habits of the racer (*Coluber constrictor mormon*) in the northern part of its range. *Herpetological Journal* 11: 151-156.
- Jingsong Shi, Gang Wang, Xi'er Chen, Yihao Fang, Li Ding, Song Huang, Mian Hou, Jun Liu, Pipeng Li (2017): A new moth-preying alpine pit viper species from Qinghai-Tibetan Plateau (Viperidae, Crotalinae). *Amphibia-Reptilia* 38: 517-532.
- Shine, R. (1981): Venomous Snakes in Cold Climates: Ecology of the Australian Genus *Drysdalia* (Serpentes: Elapidae). *Copeia* 1981: 14-25.
- Shine, R. (1982): Ecology of the Australian Elapid Snake *Echiopsis curta*. *Journal of Herpetology* 16: 388-393.
- Shine, R. (1991): Strangers in a Strange Land: Ecology of the Australian Colubrid Snakes. *Copeia* 1991: 120-131.
- Shine, R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994: 326-346.
- Shine, R. and Harlow, P. S. (1996): Maternal Manipulation of Offspring Phenotypes via Nest-Site Selection in an Oviparous Lizard. *Ecology* 77: 1808-1817.
- Shine, R., Harlow, P. S., Keogh, J. S. and Boeady (1998): The influence of sex and body size on food habits of a giant tropical snake, *Python reticulatus*. *Functional Ecology* 12: 248-258.
- Shwayat, S. N., Disi, A. M. and Amr, Z. S. (2009): Snakes of the Genus *Eirenis* in Jordan (Reptilia: Squamata: Colubridae). *Vertebrate Zoology* 59: 91-101.

- Sillero, N., Campos, J., Bonardi, A., Corti, C., Creemers, R., Crochet, P.-A., Crnobrnja Isailović, J., Denoël, M., Ficetola, G. F., Gonçalves, J., Kuzmin, S., Lymberakis, P., de Pous, P., Rodríguez, A., Sindaco, R., Speybroeck, J., Toxopeus, B., Vieites, D. R. And Vences, M. (2014a): Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia* 35: 1-31.
- Sillero, N., Oliveira, M. A., Sousa, P., Sousa, F. and Gonçalves-Seco, L. (2014b): Distributed database system of the New Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe: the NA2RE project. *Amphibia-Reptilia* 35: 33-39.
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M. L., Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I. J., Sepulveda, P. V., Rocha, C. F. D., Ibargüengoytia, N., Aguilar Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J. and æ Sites, J. W., Jr. (2010): Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894-899.
- Sirkia, S., Lehtomaki, J., Linden, H., Tomppo, E. and Moilanen, A. (2012): Defining spatial priorities for capercaillie *Tetrao urogallus* lekking landscape conservation in south-central. *Finland Wildlife Biology* 18: 337-353.
- López, M. Sy. and Giraudo, A. R. (2008): Ecology of the Snake *Philodryas patagoniensis* (Serpentes, Colubridae) from Northeast Argentina. *Journal of Herpetology* 42: 474-480.
- Soulé, M. E. (ed.) (1986): Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Inc., Sunderland (Mass.). pp. 584.
- Sparks, A. H., Hengl, T. and Nelson, A. (2017): GSODR: Global Summary Daily Weather Data in R. *The Journal of Open Source Software* 2: 117.
- Stafford, P. J. (2005): Diet and reproductive ecology of the Yucatan cricket-eating snake *Symphimus mayae* (Colubridae). *Journal of Zoology* 265: 301-310.
- Stamatakis, A. (2014): RAXML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*. 30: 1312-3.
- Starkov, V. G., Osipov, A. V. and Utkin, Y. N. (2007): Toxicity of venoms from vipers of *Pelias* group to crickets *Gryllus assimilis* and its relation to snake entomophagy. *Toxicon* 49: 995-1001.
- Stephens, M., Smith, N. J. and Donnelly, P. (2001): A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. *American Journal of Human Genetics* 68: 978-989.
- Stevaev, I. V. and Nikitina, S. I. (1976): Behavioural patterns of different life forms of grasshoppers from steppes and semideserts of Tuva. 3. *Zoologicheskii zhurnal* 55: 715-720.
- Stohlgren, T. J., Ma, P., Kumar, S., Rocca, M., Morisette, J. T., Jarnevich, C. S. and Benson, N. (2010): Ensemble Habitat Mapping of Invasive Plant Species. *Risk Analysis* 30: 224-235.
- Strugariu, A., Zamfirescu, S. R., Gherghel, I., Sahlean, T. C., Moraru, V. and Zamfirescu, O. (2011): A preliminary study on population characteristics and ecology of the critically endangered meadow viper *Vipera ursinii* in the Romanian Danube Delta. *Biologia Section Zoology* 66: 175-180.
- Stuart, S. N., Hoffmann, M., Chanson, J. S., Cox, N. A., Berridge, R. J., Ramani, P. and Young, B. E. (2008): Threatened Amphibians of the World. Lynx Edicions/IUCN/Conservation International, Barcelona/Gland/Arlington, 758 pp.
- Šukalo, G., Đorđević, S., Gvozdenović, S., Simović, A., Anđelković, M., Blagojević, V. and Tomović, L. (2014). Intra- and inter-population variability of food preferences of two *Natrix* species on the Balkan Peninsula. *Herpetological Conservation and Biology* 9: 123-136.

- Sukhov, G. F. (1928): Materials to the herpetofauna of Poltava region. Proceedings of Poltava state Museum 1: 251-256.
- Sutherland, W. J., Pullin, A. S., Dolman, P. M. and Knight, T. M. (2004): The need for evidence-based conservation. Trends in Ecology & Evolution 19: 305-308.
- Szatzmári, L., Cserkés, T., Laczkó, L., Lanszki, J., Pertoldi, C., Abramov, A. V., Elmeros, M., Ottlecz, B., Hegyeli, Z., and Sramkó, G. (2021): A comparison of microsatellites and genome-wide SNPs for the detection of admixture brings the first molecular evidence for hybridization between *Mustela eversmanii* and *M. putorius* (Mustelidae, Carnivora). Evolutionary Applications 00: 1-19.
- Taylor, E. N. (2001): Diet of the Baja California Rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae). Copeia 2001: 553-555.
- Taylor, E. N., Diele-Viegas, L. M., Gangloff, E. J. et al. (2021): The thermal ecology and physiology of reptiles and amphibians: A user's guide. Journal of Experimental Zoology 335: 13-44.
- Thanou, E., Tryfonopoulos, G., Chondropoulos, B. and Fraguadakis-Tsolis, S. (2012): Comparative phylogeography of the five Greek vole species infers the existence of multiple South Balkan subrefugia. Italian Journal of Zoology 79: 363-376.
- Thomas, R. G. and Pough, F. H. (1979): The effect of rattlesnake venom on digestion of prey. Toxicon 17: 221-228.
- Thomas, M. A. (2014): Aspects of the Trophic Ecology of an Invertivorous Snake Community. Master Theses. Paper 1358.
- Thuijler, W., Georges, D. and Engler, R. (2012): Package "biomod 2" Version 2.1.15. The R Foundation, Vienna, Austria. Available at <http://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>.
- Todd, S. W., Hoffer, R. M. and Milchunas, D. G. (1998): Biomass estimation on grazed and ungrazed rangelands using spectral indices. International Journal of Remote Sensing 19: 427-438.
- Todd, B. D., Willson, J. D., Winne, C. T., Semlitsch, R. D. and Gibbons, J. W. (2008): Ecology of the Southeastern Crowned Snake, *Tantilla coronata*. Copeia 2008(2): 388-394.
- Townsend, T. M., Alegre, R. E., Kelley, S. T., Weins, J. J. and Reeder, T. W. (2008): Rapid development of multiple nuclear loci for phylogenetic analysis using genomic resources: an example from squamate reptiles. Molecular Phylogenetics and Evolution 47: 129-142.
- Tuniyev, B., Nilson, G. and Andrén, C. (2010): A new species of viper (Reptilia, Viperidae) from the Altay and Saur Mountains, Kazakhstan. Russian Journal of Herpetology 17: 110-120.
- Tuniyev, B. S., Avcı, A., Ilgaz, Ç., Olgun, K., Petrova, T. V., Bodrov, S. Y., Geniez, P. and Teynié, A. (2018): On taxonomic status of shield-head vipers from Turkish Lesser Caucasus and East Anatolia. Proceedings of the Zoological Institute RAS 322: 3-44.
- Tuniyev, S. B., Avcı, A., Tuniyev, B. S., Agasian, A. L. and Agasian, L. A. (2012): Description of a new species of shield-head vipers—*Pelias olguni* sp. nov. from Basin of Upper Flow of the Kura River in Turkey. Russian Journal of Herpetology 19: 314-332.
- Tuniyev, S. B., Orlov, N. L., Tuniyev, B. S. and Kidov, F. F. (2013): On the taxonomical status of steppe viper from foothills of the south macroslope of the East Caucasus. Russian Journal of Herpetology 20: 129-146.
- Tupikov, A. I. and Zinenko, O. I. (2015): Distribution of the steppe viper *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) in Kharkiv region. Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seria Biologiya, ekologiya 23: 172-176.
- Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E., Steininger, M. (2003): Remote sensing for biodiversity science and conservation. Trends in Ecology and Evolution 18: 306-314.

- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A. and Bascompte, J. (2010): Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143: 2270-2279.
- Újvári, B., Madsen, T., Kotenko, T., Olsson, M., Shine, R. and Wittzell, H. (2002): Low genetic diversity threatens imminent extinction for the Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). *Biological Conservation* 105: 127-130.
- UNEP-WCMC and IUCN (2018): Protected Planet: The World Database on Protected Areas (WDPA) [03/2018], Cambridge, UK: UNEP-WCMC and IUCN. Available at: www.protectedplanet.net.
- Valdujo, P. H., Nogueira, C. and Tartins, M. (2002): Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology* 36: 169-176.
- Vamberger, M. and Fritz, U. (2018). Big data can cause big mistakes: using the Societas Europaea Herpetologica atlas by Sillero et al. (2014), the distribution of *Emys orbicularis* will be misunderstood. *Biologia* 73: 281-283.
- Van der Putten, W. H., Macel, M. and Visser, M. E. (2010): Predicting species distribution and abundance responses to climate change: Why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 365: 2025-2034.
- Vavrek, M. J. (2011): fossil: Palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontologia Electronica* 14: T1.
- Vedmederja, V. I., Zinenko, O. I. and Goncharenko, L. A. (2007): Catalogue of collections of the Museum of Nature at V. N. Karazin's Kharkiv National University. Snakes (Reptilia: Serpentes). Kharkiv.
- Verburg, P. H., Schot, P. P., Djist, M. J. and Veldkamp, A. (2004): Land use change modelling: current practice and research priorities. *GeoJournal* 61: 309-324.
- Vincent, S. E., Herrel, A. and Irschick, D. J. (2004): Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology* 264: 53-59.
- Vincent, S. E., Dang, P. D., Herrel, A. and Kley, N. J. (2006): Morphological integration and adaptation in the snake feeding system: a comparative phylogenetic study. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 1545-1554.
- Vlasov, A. A. and Vlasova, O. P. (2001): Reintroduction of the steppe viper (*Vipera ursinii renardi*) in forest-steppe nature reserves of the Central Chernozemje. *Questions of herpetology. Proceedings of the First meeting of A. M. Nikolsky Herpetological Society*. pp. 57-58. Moscow, Puschino.
- Voris, H. K. (1966): Fish eggs as the apparent sole food item for a genus of sea snake, *Emydocephalus* (Krefft). *Ecology* 47: 152-154.
- Wan, J., Wang, C., Yu, J., Nie, S., Han, S., Zu, Y., Chen, C., Yuan, S. and Wang, Q. (2014): Model-based conservation planning of the genetic diversity of *Phellodendron amurense* Rupr due to climate change. *Ecology and Evolution* 4: 2884-900.
- Wang, W., and Yan, J. (2018): splines2: Regression Spline Functions and Classes. R package version 0.2.8. <https://CRAN.R-project.org/package=splines2>
- Wang, Y., Naumann, U., Wright, S. T. and Warton, D. I. (2012): mvabund- anRpackage for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 471-474.
- Waples, R. S., Jones, R. P., Beckman Jr., B. R. and Swan., G.A. (1991): Status Review for Snake River Fall Chinook Salmon. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS F/NWC-201. 73 p.
- Watanabe, S., Sudo, K., Nagashima, T., Takemura, T., Kawase, H. and Nozawa, T. (2011): Future projections of surface UV-B in a changing climate. *Climate and Dynamics* 116: 2156-2202.

- Watts, K. A., Ball, I. R., Stewart, R. S., Klein, C. J., Wilson, K. A., Steinback, C., Lourival R., Kircher, L. and Possingham, H. P. (2009): Marxan with zones: software for optimal conservation based land- and sea-use zoning. *Environmental Modelling and Software* 24: 1-9.
- Weigel, B. and Bonsdorff, E. (2018): Trait-based predation suitability offers insight into effects of changing prey communities. *PeerJ* 6: e5899.
- Welch, K. R. G. (1994): Snakes of the world. A Checklist I. Venomous snakes. KCM Books, Somerset, England, 135 pp.
- Welsh, A. B. (2018): Genetic Management of Fragmented Animal and Plant Populations. Frankham, R., Ballou, J. D., Ralls, K., Eldridge, M. D. B., Dudash, M. R., Fenster, C. B., Lacy, R. C. and Sunnucks, P., Oxford University Press, Oxford, UK.
- Wielstra, B., Sillero, N., Vörös, J. and Arntzen, W. (2014): The distribution of the crested and marbled newt species (Amphibia: Salamandridae: *Triturus*) – an addition to the New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia* 35: 371-381.
- Wielstra, B., Canestrelli, D., Cvijanović, M., Denoël, M., Fijarczyk, A., Jablonski, D., Liana, M., Naumov, B., Olgun, K., Pabijan, M., Pezzarossa, A., Popgeorgiev, G., Salvi, D., Si, Y., Sillero, N., Sotiropoulos, K., Zieliński, P. and Babik, W. (2018): The distributions of the six species constituting the smooth newt species complex (*Lissotriton vulgaris* sensu lato and *L. montandoni*) – an addition to the New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe, *Amphibia-Reptilia* 39: 252-259.
- Wiens, J. A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A. and Snyder, M. A. (2009): Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: S19729-S19736.
- Wiley, E. O. (1978): The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology* 27: 17-26.
- Willemse, F. (1985): A key to the Orthoptera species of Greece. *Fauna Graeciae* 2. Hellenic Zoological Society, Athens: 288 pp.
- Willemse, F. M. H., von Helversen, O. and Odé, B. (2009): A review of *Chorthippus* species with angled pronotal lateral keels from Greece with special reference to transitional populations between some Peloponnesean taxa (Orthoptera, Acrididae). *Zoologische Mededelingen* 83: 319-507.
- Worischka, S., Schmidt, S., Hellmann, C. and Winkelmann, C. (2015): Selective predation by benthivorous fish on stream macroinvertebrates – The role of prey traits and prey abundance. *Limnologia* 52: 41-50.
- Yoshida, T., Ellner, S. P., Jones, L. E., Bohannan, B. J. M., Lenski, R. E. and Hairston, N. G. Jr (2007): Cryptic Population Dynamics: Rapid Evolution Masks Trophic Interactions. *PLoS Biology* 5: e235.
- Zamfirescu, S. R., Strugariu, A., Zamfirescu, O. and Gherghel, I. (2012): In situ confirmation of the occurrence of the critically endangered Moldavian meadow viper (*Vipera ursinii moldavica*) in the Ciritei Valley (Iasi county, Romania). *North-Western Journal of Zoology* 8: 378-381.
- Zinenko, O. I. and Bakiev, A. G. (2007): About Change of the Northern Boundary of Distribution of the Steppe Viper, *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae), in European Russia. *Vestnik zoologii* 41: 478.
- Zinenko, O., Stümpel, N., Mazanaeva, L., Bakiev, A., Shiryayev, K., Pavlov, A., Kotenko, T., Kukushkin, O., Chikin, Y., Duisebayeva, T., Nilson, G., Orlov, N. L., Tuniyev, S., Ananjeva, N. B., Murphy, R. W. and Joger, U. (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.

10. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőimnek, dr. Lengyel Szabolcsnak és dr. Tóthmérész Bélának a doktori munkám során nyújtott szakmai és anyagi támogatását. A disszertáció alapját képező publikációk nem jöhettek volna létre társszerzőim, Boros Zoltán, Daniel Jablonski, Gál Zoltán, Göran Nilson, Kujtim Mersini, dr. Laczkó Levente, dr. Lovas-Kiss Ádám, Maria Dimaki, dr. Nagy Zoltán Tamás, Neftalí Sillero, Oleksandr Zinenko, dr. Pfliegler Walter, Puskás Gellért, Rák Gergő, dr. Sramkó Gábor, Stephanos Roussos, Szabó Loránd, Szepesváry Csaba, dr. Tóth János Pál, dr. Ujszegi János, dr. Üveges Bálint, dr. Vági Balázs, dr. Végyvári Zsolt, Vincenzo Ferri és Yannis Ioannidis közreműködése nélkül. Külön köszönöm dr. Szabolcs Márton segítségét az expedíciók szervezésében és a terepmunkák kivitelezésében.

A filogenetikai és taxonómiai vizsgálatokhoz mintákat szolgáltatott Halpern Bálint, Oleksandr Zinenko, Dusan Jelić, Jelka Crnobrnja-Isailović és Alexandru Strugariu, továbbá a kutatást a Balassi Intézet (B2/1SZ/12851), a Comenius University (UK/20/2014, UK/37/2015), és a Slovak Research and Developmental Agency (APVV-0147-15) támogatta.

A *Vipera graeca* elterjedésének feltárásához adatokat szolgáltatott Daniel Bohle, Jeroen Speybroeck, Mario Schweiger, Petros Lymberakis, dr. Barina Zoltán, dr. Korsós Zoltán, Göran Nilson, és Sasha Schmidt. Köszönöm annak a több, mint 20 önkéntes kutatónak és hallgatónak segítségét, aki részt vett a terepi adat- és mintagyűjtésben, valamint köszönöm dr. Vörös Juditnak és Halpern Bálintnak egyes minták DNS szekvenálását. A kutatást anyagilag támogatta a CSEMETE Természet- és Környezetvédelmi Egyesület, a Serpentes Alapítvány, a Balassy Intézet (B2/1CS/11521/1), a rákosi vipera védelmi LIFE+ projekt (LIFE07 NAT/H/000322), az OTKA (K106133), a Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund (#150510498) és a Rufford Small Grant (14742-1).

Az atlasz léptékű elterjedés vizsgálatához adatokat szolgáltatott Georgiana Păun, és finanszírozta a Balassi Intézet Campus Hungary Program (B2/1CS/19196), a Societas Europaea Herpetologica (SEH Grant in Herpetology, Mapping and Distributions in 2015), a Fundação para a Ciência e Tecnologia (IF/01526/2013), a project “Biological challenges and threats due to migrations and invasions” funded by Ukrainian Ministry of Science and Education.

A táplálkozásbiológiai vizsgálatban a minták gyűjtését segítette dr. Vági Balázs, Mészáros Gábor és Móré Attila, valamint a Greek Meadow Viper Working Group számos önkéntese. Egyes préda maradványok határozásával segítette a kutatást dr. Merkl Ottó†, dr. Mezőfi László és dr. Szinetár Csaba. Az irodalmi

adatok összegyűjtésében Andrew Durso és Oleksandr Zinenko nyújtott értékes segítséget. A terepmunkát a fentebb felsorolt támogatások mellett részben a GINOP (2.3.3-15.2016.00019) finanszírozta. A minták gyűjtését a Ministry for Environment and Energy of Greece (#137155/618, #158977/1757) és a Ministry of Environment of Albania (#6584) engedélyei tették lehetővé.

A filogenomikai és konzervációgenomikai vizsgálat során végzett labormunkát segítette Malkócs Tamás, Szathmáry Lajos és dr. Póliska Szilárd, továbbá a GINOP (2.3.3-15.2016.00019) és az Új Nemzeti Kiválóság Program (ÚNKP-19-3-46) támogatta. A minták gyűjtését a Ministry for Environment and Energy of Greece (#137155/618, #158977/1757) és a Ministry of Environment of Albania (#6584) engedélyei tették lehetővé.

A térbeli természetvédelmi prioritizálás elvégzését a Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund (#150510498), a Rufford Small Grant (#15478-1), a Chicago Zoological Society's Chicago Board of Trade Endangered Species Fund, az OTKA (K106133), a GINOP (2.3.3-15.2016.00019), az ERASMUS+ és a Visegrad Scholarship Program tette lehetővé.

Végül köszönöm Csillának, családomnak, barátaimnak, hallgatótársaimnak és tanárainak az évek során nyújtott biztatást és támogatást.

