

OTDK dolgozat

A rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) élőhelyválasztása a
Kiskunságban: preferencia az élőhelyfoltok határa felé

Rák Gergő Attila

Eötvös Loránd Tudományegyetem, TTK Biológiai Intézet

Okleveles biológus

Témavezető:

Dr. Mizsei Edvárd

Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság

Projektkoordinátor

2024. július 28.

TARTALOMJEGYZÉK

ÖSSZEFOGLALÓ.....	3
BEVEZETÉS.....	4
CÉLKITŰZÉSEK.....	6
ANYAG ÉS MÓDSZER.....	7
VIZSGÁLATI TERÜLET.....	7
ADATGYŰJTÉS ÉS ELEMZÉS.....	10
EREDMÉNYEK.....	11
MEGVITATÁS.....	16
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	20
IRODALOMJEGYZÉK.....	21

ÖSSZEFOGLALÓ

A füvesélőhely-specialista rákosi viperának (*Vipera ursinii rakosiensis*) mára három populációja maradt fenn Magyarországon. Kettő ezek közül a Kiskunságban található, ahol a füvesélőhelyi növénytársulások (élőhelytípusok) mozaikos élőhelykomplexet képeznek. A veszélyeztetett taxon élőhelyválasztásának megismeréséhez arra kerestem a választ, hogy (i) milyen élőhelytípusokat preferál, (ii) összefügg-e az élőhelyválasztása az élőhelytípus-határokkal, és ha igen, (iii) melyik élőhelytípusok határát preferálja? Ehhez az utóbbi harminc év kiskunsági viperaészleléseit vettem alapul, és felhasználtam a terület legfrissebb növényzeti térképeit. Általános lineáris modelleket illesztettem, amiben a viperaészlelések adják a függő változót, míg az élőhelytípusok, az élőhelytípus-határoktól való távolság és az egyes élőhelytípus-határ párok magyarázó változókként szolgálnak. Eredményeim szerint a vizsgált élőhelyeken előforduló 18 élőhelytípusból 7 szignifikánsan pozitívan hatott a vipera jelenlét valószínűségére. A jelenlétpontok gyakorisága alapján leginkább preferált élőhelytípus az alföldi homoki sztyepprét. Az élőhelytípus-határoktól való távolság szignifikánsan negatívan hatott a vipera jelenlét valószínűségére. Az élőhelytípus-határok közül a mocsárrét-homoki sztyepprét határán a legnagyobb a jelenlét valószínűségére. Ezek az eredmények segítenek megérteni a fokozottan védett rákosi vipera speciális élőhelyigényeit, és felhívják a figyelmet a sérülékeny mozaikos élőhelyszerkezet fontosságára.

BEVEZETÉS

A füvesélőhelyek a szárazföldi ökoszisztémák csaknem egyharmadát teszik ki, és a biodiverzitásukban rejlő értékük mellett számos ökoszisztéma szolgáltatást biztosítanak, a házasított legelőállat-állományok táplálásától a pollinátorközösségek fenntartásán át a szénmegkötésig (Tilman et al. 2006). Jelentőségük ellenére a megőrzésükre irányuló törekvések alulreprezentáltak mind a természetvédelmi célú döntéshozásban, mind a konzervációbiológiában (Wesche et al. 2016, Veldman et al. 2017). Ugyanakkor az állati eredetű élelmiszerek iránti egyre nagyobb igény, a növekvő emberi népesség és a megnövekedett egy főre jutó fogyasztás nem a házasított legelőállatokat eltartására alkalmas gyepterületek növekedését, hanem éppen azok szántóföldi művelésbe vonását hozta magával a zárttérű állattartáshoz szükséges takarmánytermelés és a növényalapú emberi táplálék biztosítására (Lemaire et al. 2011, Erb et al. 2016). Ez a két tényező összefügg a füvesélőhelyek területcsökkenését okozó harmadik problémával, a felhagyás miatti átalakulással, különösen intrazonális területeken, ahol a klimatikus és edafikus viszonyok lehetővé teszik fás vegetáció megjelenését nagytestű legelőállatok jelenléte, tűzhatás, gyephasznosítás (pl. kaszálás) vagy élőhelykezelés nélkül (Middleton 2013, Hurka et al. 2019).

Az európai füvesélőhelyek nagyrészt ezekre az okokra visszavezethetően erősen megfogyatkoztak, így a megmaradt gyepek a lokális biodiverzitás megőrzésének sarokkövei (Kuemmerle et al. 2016). Különösen igaz ez a Kárpát-medencében, ahol amellet, hogy a pannon gyepeken számos pontuszi és keleti sztyeppékre jellemző állat- és növényfaj maradt fenn, de endemikus és szubendemikus fajokban is bővelkedik, emiatt területét külön biogeográfiai régióként (Pannon biogeográfiai régió) tartják számon (Varga 1995, Illyés és Bölöni 2007, Fekete et al. 2017).

Egyik ilyen kárpát-medencei endemizmus a füvesélőhely-specialista rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis* Méhely, 1893), ami a 20. század elején még gyakorinak számított a Bécsei-medencében, a Hanságban, a Duna-Tisza-közén és az Erdélyi-mezőségen. Azonban a fentebb említett, füvesélőhelyeket negatívan érintő hatások miatt élőhelyei beszűkültek, vagy teljesen el is tűntek. Habár a faj Magyarországon 1974 óta törvényi védelem alatt áll, mégis olyannyira megritkult, hogy a 2000-es években becsült egyedszáma alig érte el az 500 példányt (Korsós et al. 2002). Hazánkban mára három kisebb populációja maradt fenn, melyekre élőhelyeik degradálódása a nem megfelelő vagy túl intenzív gyephasznosítás miatt mindmáig veszélyt jelent (Korsós 1992).

Az ökológiai rendszerek térbeli és funkcionális heterogenitásának léptéke több szinten értelmezhető (Pickett és Cadenasso 1995). A szárazföldi biotopok elkülönítésében például a növényzet fiziognómiája a meghatározó (Mucina 2019), ez alapján beszélhetünk zárt (pl. erdő) és nyílt (pl. gyepek) élőhelyekről, amelyek határán átmeneti zónák, úgynevezett ökotonok húzódnak (Odum 1971,

Yarrow és Marín, 2007). Az ökotonok sokszor kimagasló biodiverzitásúak, hiszen vegyítik a két elkülönülő élőhely jellegeit (Kark 2013, Li et al. 2023). Az élőhelyek mozaikossága azonban sokkal kisebb léptékben is értelmezhető, az élőhelyfoltok határa pedig ebben az esetben is meghatározó jelentőségű a helyi élőlényközösségek szerveződésében (Rodrigues et al. 2020). Ilyen alapon különíthetünk el a füvesélőhelyeken belül növénytársulás-típusokat, melyek abiotikus (pl. mikroklima, mikrodomborzat, edafikus viszonyok) és biotikus (pl. interspecifikus kölcsönhatások, területre jellemző fajkészlet) tényezők szerint élőhelymozaikokba rendeződnek (Chase 2003). Ez a kompozíció régóta stabil, jó természetességű élőhelyekre jellemző, ahol a növényi fajkészlet viszonylagos állandóságot mutat az egyes mozaikokban (Öster et al. 2007). Ezek a füvesélőhelyek magas természetvédelmi értéket képviselnek, hiszen heterogenitásuknak köszönhetően reziliensek, és a nichek változatossága miatt biodiverzitásuk kimagasló (Lengyel et al. 2016, Helbing et al. 2017). Az ilyen jó természetességű gyepek nemcsak florisztikailag, hanem faunisztikailag is gazdagok, bennük az élőhely minőségére érzékeny füvesélőhely-specialista állatfajok is megtalálhatják ökológiai igényeiket (Zulka et al. 2014).

Az állatok élőhelyválasztása fajspecifikus ökológiai igénytől, az adott térben és időben rendelkezésre álló erőforrásoktól, valamint a fajtársakkal és más fajokkal való kölcsönhatásoktól függ, ezért elkerülhetetlenül hatással van az egyedek fitneszére, ebből kifolyólag pedig visszahat életmenetükre és élőhelyspecifikus jellegeikre (Morris 2003). A fajok mikrohabitat-választásának megértése kulcsfontosságú az ökológiában és a megalapozott természetvédelmi célú beavatkozások során (Haulton et al. 2003, Morris 2003, Johnson et al. 2014). Minél finomabb léptékű egy faj élőhelyválasztásának vizsgálatára irányuló adatgyűjtés, annál pontosabb képet kaphatunk az adott fajt, illetve annak élőhelyét veszélyeztető tényezőkről, azonban annál nagyobb idő- és emberi erőforrás ráfordítást igényel a mintavétel (Gorosito et al. 2016, Moussy et al. 2021). Emiatt, a füvesélőhely-specialista hüllők (mint a rákosi vipera) esetében ritka az átfogó, finomléptékű élőhelypreferenciára irányuló kutatás, hiszen a sokszor homogén élőhelynek titulált gyepekben már olyan kevésbé markáns különbségek is befolyásolják az élőhelyfoltok közötti választását, mint a növényzet vertikális struktúrája vagy a növényzet cönológiai (ezáltal a primer produktivitással, mikroklimával és talajnedvességgel összefüggő) karaktere (Poniatowski et al. 2018).

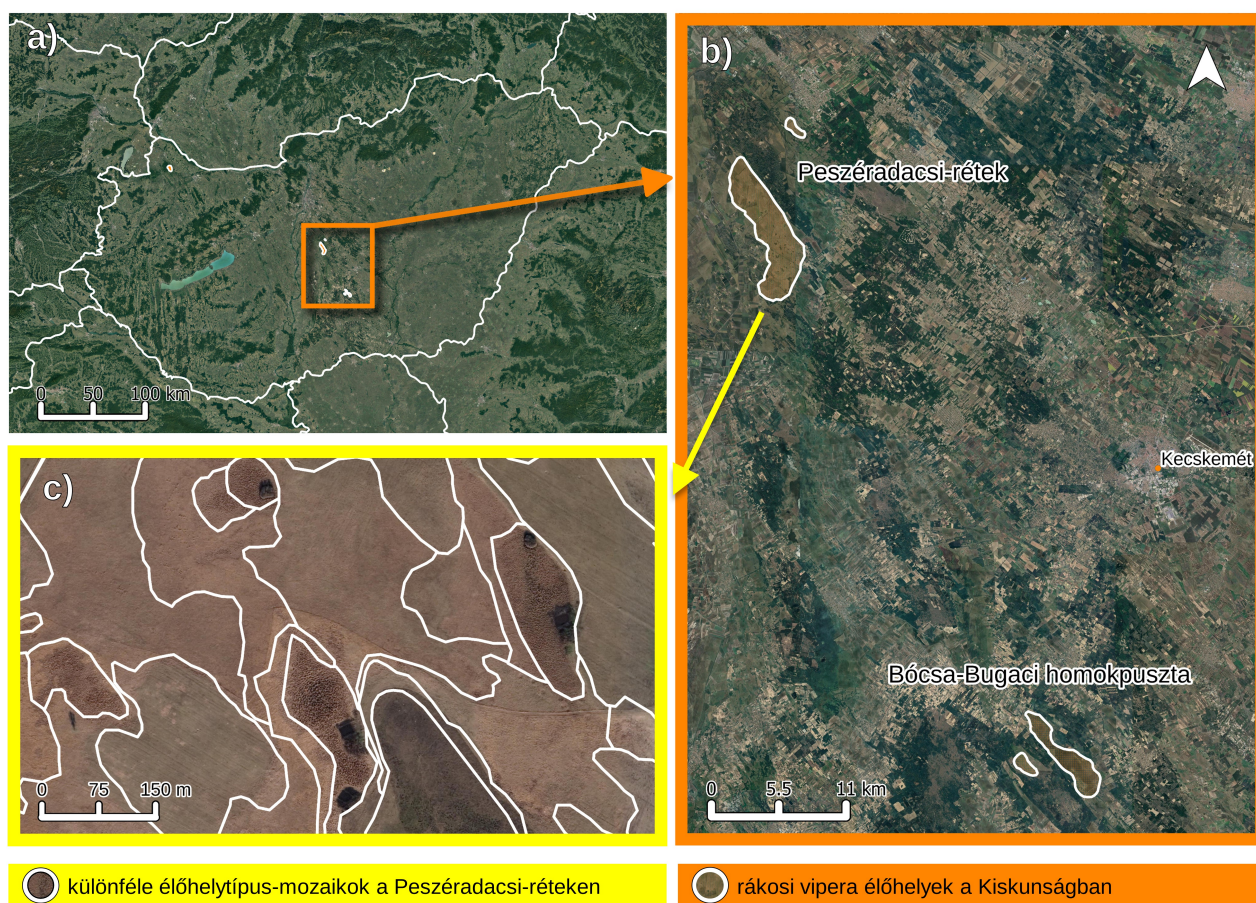
CÉLKITŰZÉSEK

A kiskunsági rákosi vipera élőhelyek mozaikossága régóta foglalkoztatja a taxon élőhelyválasztásával foglalkozó kutatókat, természetvédelmi szakembereket. Terepi tapasztalatok alapján feltételeztem, hogy ezek a kígyók preferálnak bizonyos füvesélőhelyi növénytársulásokat (továbbiakban élőhelytípus), amik a viperák termoregulációját befolyásoló tényezőkben, búvóhely- és táplálékkínálatban, valamint a talajfelszín nedvességtartalmában is eltérnek. Valószínűnek tartottam, hogy a kígyók kötődnek az élőhelytípus-határokhöz, ahol minimális helyváltoztatással aktívan befolyásolhatják az őket érő környezeti hatásokat. Ha ez így van, lehetnek olyan preferált élőhelytípus-határ párok, amik mentén gyakrabban észlelhető a taxon. Ezeknek a hipotéziseknek megfelelően három kérdésre kerestem a választ: (i) milyen élőhelytípusokat preferál a rákosi vipera a Kiskunságban, (ii) összefügg-e az élőhelyválasztása az élőhelytípus-határokkal, és ha igen, (iii) melyik élőhelytípus-határ párokat preferálja? Ehhez az utóbbi harminc év kiskunsági viperaészleléseit vettem alapul, és felhasználtam a terület legfrissebb növényzeti térképét. Általánosított lineáris modelleket illesztettem, amiben a viperaészlelések adják a függő változót, míg az élőhelytípusok, az élőhelytípus-határoktól való távolság és az egyes élőhelytípus-határ párok magyarázó változókként szolgálnak. Eredményeim hozzájárulnak, hogy közelebb kerüljünk egy fokozottan védett, kárpát-medencei endemikus taxon mikrohabitat-választásának megértéséhez a tényalapú konzervációbiológia jegyében.

ANYAG ÉS MÓDSZER

Vizsgálati terület

A vizsgálatot a Kiskunsági Nemzeti Parkban, a két kiskunsági rákosi vipera élőhelyet magába foglaló Peszéradacsi-réteken és a Bócsa-Bugaci homokpusztán végeztem (1. ábra). A területek az Alföldre jellemző erdősztyepp zóna utolsó megmaradt nagy kiterjedésű, egybefüggő füvesélőhelyei közé tartoznak. A változatos mikrodomborzat, a talajadottságok és a vízháztartás változatos növényzet kialakulását tette lehetővé, amiben a sokszor hónapokig többletvízhatásnak kitett láprétektől az extrém száraz nyílt homoki gyepekig sokféle élőhelytípus mozaikol. A területen a középkortól a XXI. század közepéig extenzív állattartás volt jellemző (Biró et al. 2015), aminek köszönhetően a gyepeket sokáig nem vonták szántóföldi művelésbe, így azok jó természetességük maradhattak, ami hozzájárul a közép-európai viszonylatban is kimagasló fajgazdagságukhoz, és hogy a különböző élőhelytípusok határai jól kirajzolódnak a hosszú ideje fennálló stabil környezet miatt.



1. ábra: Térkép a kiskunsági rákosi vipera élőhelyekről. a) A kiskunsági élőhelyek elhelyezkedése. A b) térképen a két jól elkülönülő, nagy kiterjedésű füvesélőhely látható, a c) térképen pedig a mozaikos Peszéradacsi-rétekről készült nagy felbontású műholdkép látszik a fehérrel jelzett élőhelytípus határokkal.

1. táblázat: Szemelvény a kiskunsági viperaélőhelyeken előforduló élőhelytípusokból. A táblázat csak a kígyók által használt élőhelytípusokat mutatja be a bennük tapasztalt vipera előfordulási gyakoriság sorrendjében (lásd még: 3. ábra). Az élőhelytípus jellemzéseket Fekete és társai 1997-es munkájából idézem.

Á-NÉR kód	élőhelytípus neve	élőhelytípus jellemzése	kiterjedés (ha)
H5	alföldi sztyepprétek	Az Alföldön, homok és lösz alapközetén kialakult, humuszban gazdag talajok zárt szárazgyepei. Domináns fűfajuk legtöbbször a <i>Festuca rupicola</i> , <i>Bromus inermis</i> és <i>Bothriochloa ischaemum</i> .	1996.12
O5	alföldi gyomos száraz gyepek	Alföldi rövidfűvű (általában <i>Festuca pseudovina</i> dominálta), erősen degradált vagy másodlagos, általában legelőként hasznosított gyepek.	732.62
O11	természetközeli gyepek felhagyott szántókon	Néhány éve, de inkább néhány évtizede felhagyott szántókon kialakult, tágtúrású és gyomfajokból álló xero- és mezofil gyepek.	828.7
D34	mocsárrétek, rétsztyepppek	Alföldi, magasfűvű, a vegetációs időszak jelentős részében üde, de nem láposodó, szikes fajokban igen szegény rétek. Jellemző fajok: <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Poa trivialis</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> és <i>Festuca pratensis</i> . Mellettük mindig jelentős mennyiségben fordulnak elő réti kétszikű fajok.	120.59
D2	kiszáradó kékperjés láprétek	Tavasszal vízzel borított, nyár végére lassan kiszáradó, tözegezes talajú láprétek, amelyeken a <i>Molinia</i> uralkodik.	880.44
G1	élelő nyílt homokpusztagyepek	Az Alföld laza homokjának bennszülött növényfajokban gazdag, edafikus félsivatagi társulása. Uralkodó fűvei a <i>Festuca vaginata</i> és a <i>Stipa borysthena</i> . További fontos diagnosztikus fajok: <i>Fumana procumbens</i> , <i>Alkanna tinctoria</i> , <i>Dianthus serotinus</i> , <i>Euphorbia seguierana</i> .	1055.28
B5	nem zombékoló magassásrétek	Monodomináns, rendszerint egyszintű, tavasszal vízborította rétek, amelyeket sűrű növényű sásfajok alkotnak pl. <i>Carex acutiformis</i> , <i>C. riparia</i> , <i>C. gracilis</i> , <i>C. vulpina</i> , <i>C. vesicaria</i> , <i>C. disticha</i> .	240.69
O6	alföldi gyomos üde gyepek	Nedves élőhelyeken kialakuló, másodlagos (felülvetett) vagy degradálódó-gyomosodó, rétszerű üde gyepek az Alföldön.	215.45
D1	üde és nádasodó láprétek-rétlápok	Pangó vizes, illetve állandó frissvíz-utánpótláshoz jutó láprétek, amelyek nyár végére sem száradnak ki, többnyire alföldi és dombvidéki körülmények között. Jellemző fajok: <i>Carex davalliana</i> , <i>Schoenus nigricans</i> , <i>Sesleria uliginosa</i> , <i>Juncus subnodulosus</i> és orchideák.	1362.41
B1	tavak zárt nádasai és gyékényesei	Édesvizek, vízpartok magas, sűrű, többségében higromorf felépítésű növényekből álló lágyszárú növényzete <i>Phragmites</i> -szel és <i>Typha</i> -fajokkal, ritkábban <i>Bolboschoenus</i> -szal, <i>Glyceria maxima</i> -val és <i>Cladium mariscus</i> -szal. Ide soroljuk az úszólápokat is.	335.16
T6	kistáblás mozaikok	Nagyüzemi, illetve nagy táblás művelésbe nem vont szántóföldek.	339.19
T1	egyéves szántóföldi kultúrák	Tavaszi vagy őszi vetésű áttelelő egyéves kultúrák.	471.31
S1	akácosok	Akáccal létesített, többnyire elegyetlen, ültetvényszerű állományok, melyek gyepszintje nagyjából nitrofiton fajokból áll.	389.21
R2	tájidegen fajokkal elegyes erdők	Tájidegen fajokkal mesterségesen elegyített természetközeli erdők, melyek cserje- és gyepszintje részben átalakult.	840.21
T2	élelő szántóföldi kultúrák	Kétéves és többéves takarmánynövények vetései.	78.73

Különféle élőhelytípusok a kiskunsági rákosi vipera élőhelyeken



2. ábra: A fényképek a kiskunsági rákosi vipera élőhelyek változatosságát szemléltetik, különböző élőhelytípusokat mutatnak be. Az a) fényképen élő nyílt homokpusztagyep, a b) alföldi sztyepprét és zombékoló magassásos élőhelytípus határt, a c) alföldi sztyepprétet, a d) mocsárrét határt, az e) kiszáradó képerjés láprétet, az f) pedig kormos csáté (*Schoenus nigricans*) dominálta üde láprétet ábrázol.

Adatgyűjtés és elemzés

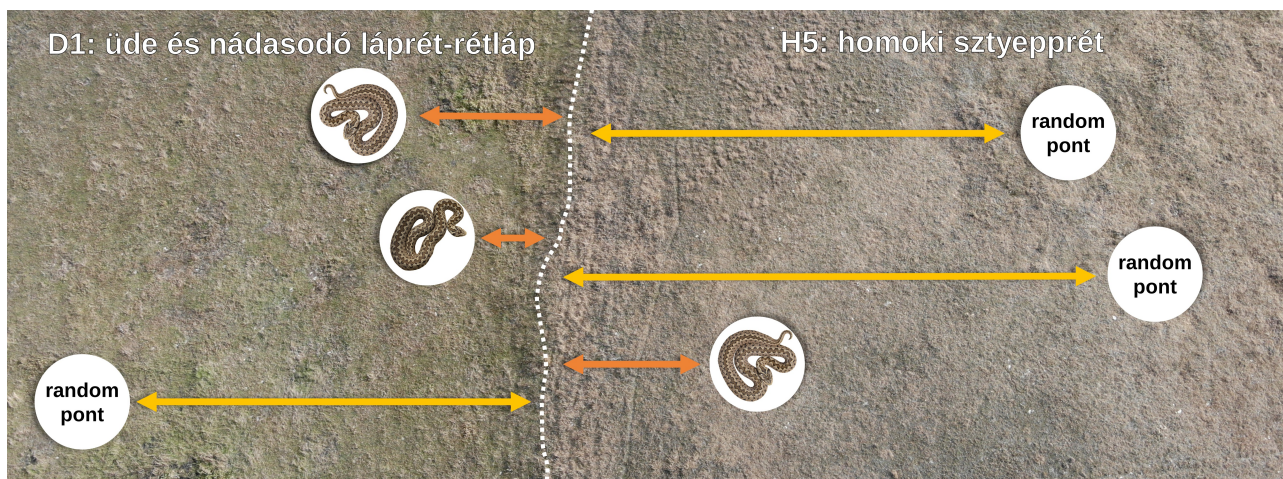
A rákosi vipera mindig is kimagasló természeti érték volt a Kikunsági Nemzeti Park területén, így pontos jelenlét adatai már 1993 májusa óta GPS-szel rögzítésre kerülnek. Ezeknek egy jelentős része az elmúlt 4 évben, a jelenleg futó LIFE18 NAT/HU/000799 kódszámú rákosi vipera LIFE projekt során keletkezett, aminek keretén belül ez a kutatás készült.

A vipera jelenlét adatok mellett a mintavételi területek növényzeti térképét használtam fel. Ezt a térinformatikai fedvényt az Általános Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer (Á-NÉR) alapján botanikusok készítették el a területen, pontosan lehatárolva a különböző élőhelytípus mozaikokat.

Az elemzés előtt a különböző adatbázisok tartalmának összefésülésére volt szükség, hogy egy elemezhető adattáblát kapjak. Az adatok előkészítését és az elemzéseket R 4.3.1 szoftverkörnyezetben végeztem (R Core Team 2023). A térbeli adatok kezeléséhez az `Sf` csomagot használtam, aminek segítségével létrehoztam egy adattáblát az élőhelytípus poligonok határpontjaiból a `furrr` csomag segítségével. Így a határpontokat mátrixszerűen rácshálóba rendezhettem. Ebből a formátumból kinyerhető volt, hogy mely rácspontok mely két „szülő poligonhoz” tartoznak, vagyis mely két élőhelytípus határát képezik. Ezeket az adatokat táblázatba írtam ki, hogy elemezhessem.

Az elemzést általánosított lineáris modellekkel (GLM) végeztem, amikben a vipera jelenlét adatok adják a függő változót, míg a kutatási kérdések szerint (i) az élőhelytípusok, (ii) az élőhelytípus-határoktól való távolság és (iii) az egyes élőhelytípus-határ párok magyarázó változókként szolgálnak. Modellezéshez során az R szoftver alapsomagjának `glm` függvényét használtam, modelldiagnosztikához a `DHARMA` csomagot. A `fasterize` csomaggal létrehoztam egy fiktív random vipera jelenlétpontokból álló térbeli adatsort az élőhelytípus poligonokon belülre (szemléltető: 3. ábra). Az eredmények szemléltetésére ezeknek a random pontoknak az elhelyezkedését összehasonlítottam a valós vipera jelenlétpontok különböző élőhelytípusokban (4. ábra), és élőhelytípus-határ párokban tapasztalt gyakoriságával (5. ábra). Ezek a fiktív random jelenlétpontok a modellezésben nem kerültek felhasználásra.

A térinformatikai vizualizációhoz QGIS 3.32.3 szoftvert használtam, amiben a Google Satellite fedvényt, valamint a Kikunsági Nemzeti Park Igazgatóságának adatbázisaiból behívott fedvényeket használtam fel a térképeimhez (1. ábra).



3. ábra: Szemléltető ábra a valós vipera jelenlétpontok és a generált random pontok elhelyezkedéséről két élőhelytípus határán. A nyilak az élőhelytípus-határtól való távolságot érzékeltetik.

EREDMÉNYEK

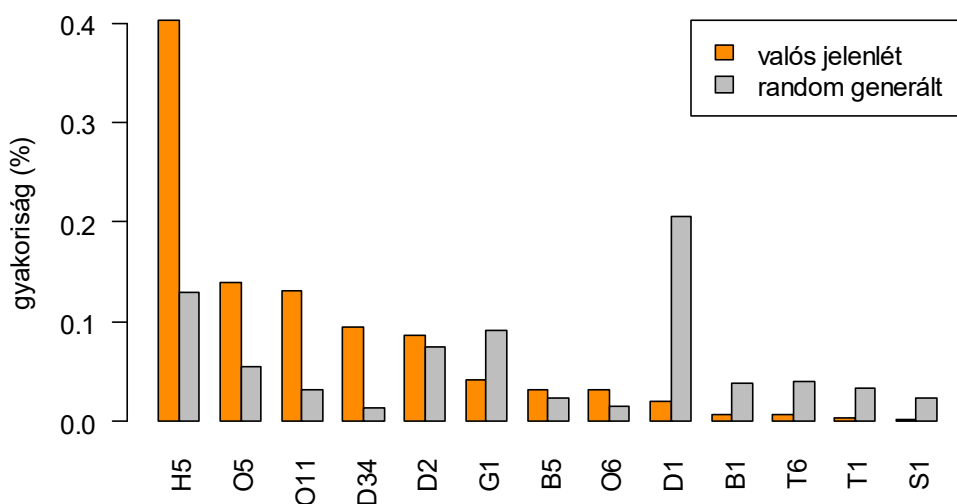
A kutatás során 1993 májusától 2023 októberéig gyűjtött, összesen 1052 rákosi vipera jelenlét adatot vizsgáltam. A vizsgálat által lefedett élőhelyek összesített területe 6655 ha, amelyen 63 élőhelytípusból 15-ben voltak észlelések.

Az adataimra illesztett első modell alapján 7 élőhelytípus szignifikánsan pozitív hatással volt a vipera jelenlétre. Ezek a következők: nem zsombékoló magassásrétek (B5), kiszáradó kékperjés rétek (D2), mocsárrétek és rétsztyepppek (D34), alföldi sztyepprétek (H5), természetközeli gyepek felhagyott szántókon (O11), alföldi gyomos száraz gyepek (O5), alföldi gyomos üde gyepek (hatásnagyságok és p-értékek a 2. táblázatban). A 4. ábra az élőhelypreferencia szemléltetésére szolgál. Látható, hogy a jelenlét adatok gyakorisága az alföldi sztyepprétek élőhelytípusban kimagasló, és a valódi rákosi vipera jelenlétpontok gyakoriságának eloszlása eltér a random generált vipera jelenlétpontokétól.

2. táblázat: A táblázatban az első modell eredményei láthatóak, amivel a vipera jelenlét és az élőhelytípusok összefüggését vizsgáltam. A vipera jelenlétre szignifikáns hatású élőhelytípusokat szürkével, vastagítva kiemelttem. A metszéspont a B1 élőhelytípus hatását mutatja.

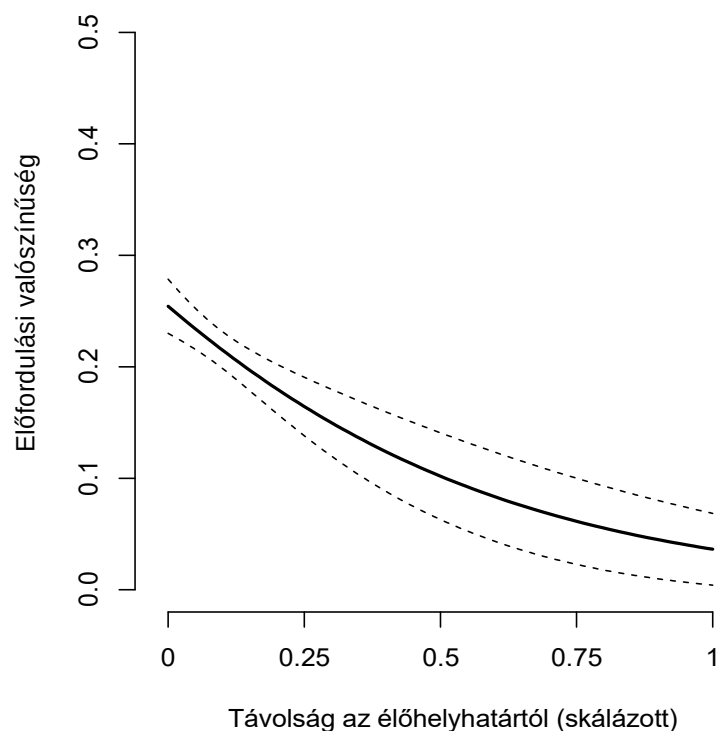
	Becslés	SE	Z-érték	p-érték
(Metszéspont)	-2.904	0.514	-5.655	<0.0001
B5	1.931	0.587	3.288	0.001
D1	-0.674	0.598	-1.128	0.259
D2	1.763	0.541	3.260	0.001
D34	3.597	0.569	6.323	<0.0001
G1	0.825	0.561	1.47	0.142
H5	2.765	0.522	5.297	<0.0001
J2	-15.662	1882.924	-0.008	0.993
M5	-15.662	517.279	-0.03	0.976
O11	3.026	0.542	5.579	<0.0001
O5	2.564	0.536	4.787	<0.0001
O6	2.336	0.597	3.916	<0.0001
P3	-15.662	1423.357	-0.011	0.991
R2	-15.662	480.856	-0.033	0.974
S1	-0.924	1.134	-0.815	0.415
S4	-15.662	922.441	-0.017	0.986
T1	-0.546	0.883	-0.618	0.536
T6	-0.066	0.726	-0.091	0.927

Vipera jelenlét az élőhelytípusokban



4. ábra: Oszlopdiagram a rákosi vipera jelenlét gyakoriságáról a leggyakrabban használt élőhelytípusokban. A narancssárga oszlopok a valós vipera észlelések gyakoriságát, míg a szürke oszlopok random generált, fiktív viperapontok gyakoriságát mutatják. Az élőhelytípus-választás erősen eltér a randomtól.

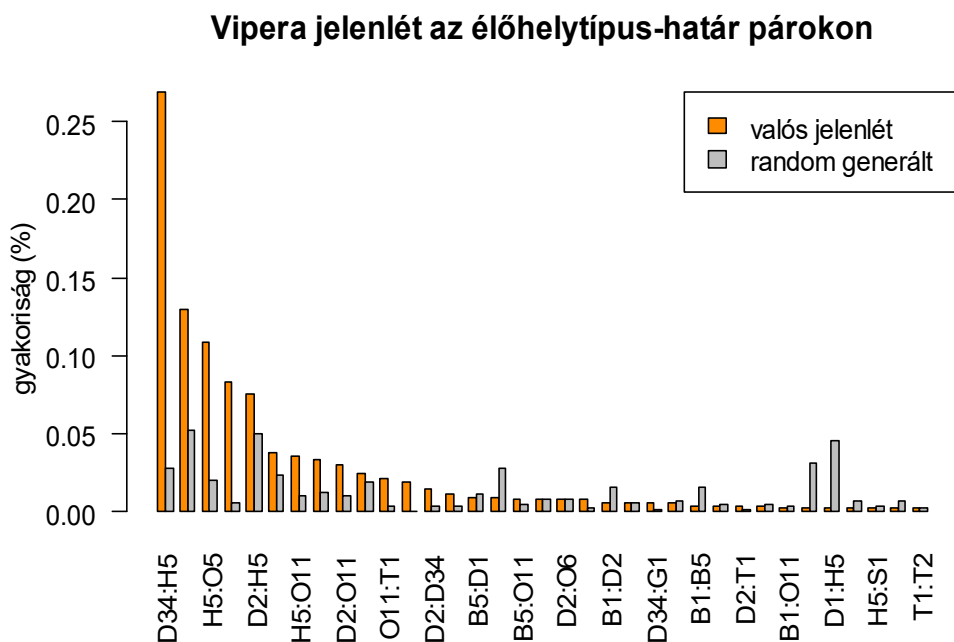
A második modell szerint az élőhelytípusok határától való távolság szignifikánsan negatívan hatott a vipera jelenlétére. Az élőhelytípus határtól távolodva minden egységgel 0,262-del csökkent a vipera előfordulási valószínűség ($SE=0,061$, $p>0,0001$) (5. ábra).



5. ábra: Az ábra a második modell illesztett egyenesét ($\pm SE$) ábrázolja. Az élőhelyhatártól távolodva egyre csökken a vipera előfordulási valószínűsége.

A harmadik modell alapján a 89 élőhelytípus-határ kombinációból 16 szignifikánsan pozitívan hatott a vipera jelenlétére (2. táblázat). Ezek a határok a következők: amikor nem zsombékoló magassásrét (B5) határos kiszáradó kékperjés lápréttel (D2) vagy mocsárrét-rétsztyeppel (D34) vagy felhagyott szántón kialakult természetközeli gyeppel (O11) vagy alföldi gyomos szárazgyeppel (O5); amikor kiszáradó kékperjés láprét (D2) határos mocsárrét-rétsztyeppel (D34) vagy alföldi sztyeppréttel (H5) vagy felhagyott szántón kialakult természetközeli gyeppel (O5) vagy alföldi gyomos száraz gyeppel O5); amikor mocsárrét-rétsztyepp (D34) határos élő nyílt homokpusztagyeppel (G1) vagy alföldi sztyeppréttel (H5), amikor élő nyílt homokpusztagyep (G1) határos alföldi sztyeppréttel (H5), amikor alföldi sztyepprét (H5) határos felhagyott szántón kialakult természetközeli gyeppel (O11) vagy alföldi gyomos szárazgyeppel (O5) vagy alföldi gyomos üde gyeppel (O6) és amikor felhagyott szántón kialakult természetközeli gyeppel (O11) határos alföldi gyomos száraz gyeppel (O5) vagy egyéves szántóföldi kultúrával (T1) (hatásnagyságok és p-értékek a 3. táblázatban).

A preferált élőhelytípus-határ párokat a 6. ábra szemlélteti. Eszerint a mocsárrét-rétsztyepp és alföldi sztyepprét határ (D34:H5) kimagaslóan kedvelt a vipera számára, amit az alföldi sztyepprét és alföldi gyomos száraz gyepp határ (H5:O5) és a kiszáradó kékperjés láprét és alföldi sztyepprét határ (D2:H5) követ. A rákosi vipera jelenlétpontok gyakorisága az egyes élőhelytípus-határ párokon láthatóan eltér a random generált vipera jelenlétpontok élőhelytípus-határ párokon tapasztalt gyakoriságától, amit a modell eredményei alátámasztanak.



6. ábra: Oszlopdiaagram a rákosi vipera jelenlét gyakoriságáról a leggyakrabban használt élőhelytípus-határ párok szerint. A narancssárga oszlopok a valós vipera észlelések gyakoriságát, míg a szürke oszlopok random generált, fiktív viperapontok gyakoriságát mutatják élőhelytípus-határ páronként. Az élőhelytípus-határ választás erősen eltér a randomtól.

3. táblázat: A táblázat két hasábjában tartalmazza a harmadik modell eredményeit, ami a 89 élőhelytípus-határ pár hatását mutatja a vipera jelenlétre. A szignifikáns hatású határpárok szürke kiemeléssel, megvastagítva láthatók. Ezek mindegyike szignifikáns pozitív hatású volt, a metszéspont a B1:B5 határpár hatását mutatja.

	Becslés	SE	Z-érték	p-érték		Becslés	SE	Z-érték	p-érték
(Metszéspont)	-2.708	0.73	-3.708	<0.0001	(Metszéspont)	-2.708	0.73	-3.708	<0.0001
B1:D1	-16.858	1437.066	-0.012	0.991	G1:O5	1.504	0.983	1.53	0.126
B1:D2	0.439	0.949	0.463	0.643	G1:P3	-16.858	3584.671	-0.005	0.996
B1:G1	-16.858	7604.236	-0.002	0.998	G1:R2	-16.858	1536.288	-0.011	0.991
B1:H5	1.322	1.076	1.228	0.219	G1:S1	-16.858	1792.336	-0.009	0.992
B1:J2	-16.858	4064.635	-0.004	0.997	G1:S4	-16.858	1963.405	-0.009	0.993
B1:O11	0.762	1.295	0.589	0.556	G1:T1	-16.858	4064.635	-0.004	0.997
B1:O5	-16.858	6208.832	-0.003	0.998	G1:T6	-16.858	6208.832	-0.003	0.998
B1:O6	-16.858	3104.416	-0.005	0.996	H5:M5	-16.858	7604.236	-0.002	0.998
B1:R2	-16.858	4809.341	-0.004	0.997	H5:O11	2.657	0.797	3.331	0.001
B1:T1	-16.858	2467.14	-0.007	0.995	H5:O5	3.105	0.759	4.090	<0.0001
B1:T6	-16.858	10754.013	-0.002	0.999	H5:O6	2.485	0.992	2.506	0.012
B5:D1	1.226	0.882	1.39	0.165	H5:R2	-16.858	1700.359	-0.01	0.992
B5:D2	1.662	0.798	2.082	0.037	H5:S1	0.762	1.295	0.589	0.556
B5:D34	5.011	1.278	3.921	<0.0001	H5:T1	-16.858	2534.745	-0.007	0.995
B5:H5	1.322	0.92	1.437	0.151	H5:T2	22.274	5377.007	0.004	0.997
B5:O11	2.015	0.953	2.114	0.035	H5:T6	-16.858	3104.416	-0.005	0.996
B5:O5	2.708	0.931	2.909	0.004	J2:R2	-16.858	10754.013	-0.002	0.999
B5:O6	-16.858	6208.832	-0.003	0.998	M5:P3	-16.858	2069.611	-0.008	0.994
B5:T1	-16.858	5377.007	-0.003	0.997	M5:S1	-16.858	2109.036	-0.008	0.994
D1:D2	0.347	0.867	0.4	0.689	M5:S4	-16.858	1520.847	-0.011	0.991
D1:G1	0.069	1.267	0.054	0.957	M5:T1	-16.858	10754.013	-0.002	0.999
D1:H5	-1.758	1.243	-1.414	0.157	O11:O11	-16.858	10754.013	-0.002	0.999
D1:J2	-16.858	2404.671	-0.007	0.994	O11:O5	4.190	0.81	5.173	<0.0001
D1:O11	-16.858	4809.341	-0.004	0.997	O11:O6	1.204	2023-01-07	1.125	0.260
D1:O5	-1.386	1.245	-1.113	0.265	O11:R2	-16.858	5377.007	-0.003	0.997
D1:O6	-16.858	10754.013	-0.002	0.999	O11:S1	-16.858	5377.007	-0.003	0.997
D1:R2	-16.858	824.795	-0.02	0.984	O11:T1	3.314	0.889	3.727	<0.0001
D1:S1	-16.858	10754.013	-0.002	0.999	O11:T2	-16.858	6208.832	-0.003	0.998
D1:T6	-16.858	905.652	-0.019	0.985	O11:T6	-16.858	4390.307	-0.004	0.997
D2:D34	2.996	0.908	3.298	0.001	O5:O6	2.463	0.795	3.097	0.002
D2:G1	-16.858	7604.236	-0.002	0.998	O5:R2	-16.858	2242.367	-0.008	0.994
D2:H5	1.843	0.754	2.444	0.015	O5:S1	-16.858	3242.457	-0.005	0.996
D2:O11	2.536	0.805	3.149	0.002	O5:S4	-16.858	10754.013	-0.002	0.999
D2:O5	1.92	0.778	2.466	0.014	O5:T1	-16.858	3400.718	-0.005	0.996
D2:O6	1.322	0.92	1.437	0.151	O5:T6	0.223	1.271	0.175	0.861
D2:R2	-16.858	7604.236	-0.002	0.998	P3:S1	-16.858	3802.118	-0.004	0.996
D2:S1	-16.858	10754.013	-0.002	0.999	P3:S4	-16.858	5377.007	-0.003	0.997
D2:T1	2.708	1.238	2.187	0.029	R2:S1	-16.858	4064.635	-0.004	0.997
D2:T6	-16.858	10754.013	-0.002	0.999	R2:T6	1.242	0.971	1.278	0.201
D34:G1	3.114	1.169	2.663	0.008	S1:S4	-16.858	3584.671	-0.005	0.996
D34:H5	3.682	0.748	4.925	<0.0001	S1:T1	-16.858	7604.236	-0.002	0.998
G1:H5	2.337	0.747	3.129	0.002	S4:T1	-16.858	4390.307	-0.004	0.997
G1:M5	-16.858	827.232	-0.02	0.984	T1:T2	1.099	1.317	0.834	0.404
G1:O11	-16.858	10754.013	-0.002	0.999	T2:T6	-16.858	10754.013	-0.002	0.999

MEGVITATÁS

Az eredmények három, a rákosi vipera élőhelyválasztásával kapcsolatos, ökológiai és természetvédelmi szempontból fontos kérdést válaszolnak meg. Megtudtuk, hogy ugyan a kiskunsági populációk számára nagy kiterjedésű egybefüggő élőhely áll rendelkezésre, a taxon ezen belül preferál bizonyos élőhelytípusokat. Ez felhívja a figyelmet arra, hogy élőhelyválasztását egészen finomléptékű különbségek is befolyásolják. Az eredmények alapján a rákosi vipera preferálja a különböző élőhelytípus-mozaikok határát. Ez kiemeli a térben heterogén füvesélőhelyek fontosságát, melyek hosszú ideje a táj abiotikus és biotikus adottságaihoz idomulva formálódtak a mai komplex rendszerekké. Megtudtuk, hogy vannak specifikus élőhelytípus-határ párok, amiket preferál a vipera. Tehát nemcsak a tájléptékű heterogenitás, de a kisebb léptékű változatosság is nagyon fontos, ami lehetővé teszi pontosan azoknak az élőhelytípus-határ kombinációknak a meglétét, amiket a fokozottan védett taxon preferál.

Az állatok élőhelyének vizsgálata megközelíthető a terület strukturális diverzitása felől, vagy a kompozicionális diverzitásuk figyelembe vételével (Tews et al. 2004, Lengyel et al. 2016, Mizsei et al. 2020). A rákosi vipera esetében mindkét megközelítésre találni példát a szakirodalomban. Mizsei és társai (2023) a gyepvegetáció vertikális struktúráját vizsgálták a rákosi vipera és két rokonfaj esetében. Eredményeik szerint a magas, jó takarást biztosító, de ritkás gyepvegetáció preferált a rákosi vipera számára. Az élőhely (faj)kompozícióját vette figyelembe Újvári és Korsós (1997), akik két kígyó rádiótelemetriás nyomkövetéséből megállapították, hogy azok a homoki sztyepprét és kiszáradó kékperjés láprét élőhelytípusokat, illetve az azok közötti „átmeneti” zónát használták, és ezek között változtatták a helyüket az év során. Máté és Vidéki (2007) vizsgálták a taxon élőhelytípus-preferenciáját, azonban az alacsony számú viperaészlelés és a mintavételi eljárás nem tette lehetővé a statisztikai elemzést. Habár kutatásomban az élőhely kompozícióját vizsgáltam, fontos rögzíteni, hogy a két tényező, tehát a struktúra és a fajkompozíció egyáltalán nem független, egymástól is függenek, és együttesen kihatnak a taxon táplálékállatainak elérhetőségére, a termoregulációjára, a búvó- és telelőhelyek elérhetőségére.

Eredményeim szerint hét élőhelytípusban gyakrabban fordult elő vipera, mint a többiben. Ezek közül kiemelt az alföldi sztyepprét, aminek karakterfajai közé tartozik az élesmosófű (*Chrysopogon gryllus*) és a pusztai csenkesz (*Festuca rupicola*), melyek zsombékjai a terepi tapasztalatok alapján a viperák kedvelt búvóhelyei. Ez az élőhelytípus ugyanakkor viszonylag magas fitomassza-termelékenységgel rendelkezik (Rák 2023) és kétszikűekben gazdag, ami biztosíthat olyan vertikális vegetációstruktúrát, amelyet Mizsei és társai (2020, 2023) eredményei alapján preferálhat a vipera. Feltételezhető, hogy a magasabb termelékenység biztosítja, hogy a területen

folytatott extenzív szarvasmarha-legeltetés nem okoz olyan mértékű változást a vegetációstruktúrában, ami a vipera számára alkalmatlanná tenné az adott élőhelyfoltot, ellenben a szárazabb és nyíltabb élőhelytípusokkal, ahol egy alacsony szintű legelőnyomás is extrém degradáló lehet. Meglepően hathat, hogy második és harmadik leggyakrabban másodlagos vagy zavart gyepeken (alföldi gyomos száraz gyepek, természetközeli gyepek felhagyott szántókon) észlelték a vipera jelenlétét. Ez az eredmény összefügghet a köztes zavarás hipotézissel, melynek értelmében az életközösségek egy bizonyos fokú zavarás mellett a legdiverzebbek, és aminek érvényesülését Vadász és társai (2016) ezeken a kiskunsági gyepeken is kimutatták. Ugyanakkor fontos tudni, hogy a rákosi vipera élőhelyeken ezek mozaikszerűen beékelődő élőhelyfoltok, amelyek elsődleges gyepek közvetlen szomszédságában helyezkednek el, és jellemzésük ellenére igen jó természetességűek lehetnek. Kialakulásuk a múltban történt felszántáshoz vagy túllegeltetéshez köthető, azonban felhagyásuk, vagy az extenzívebb művelésre való átállás miatt a viperák könnyen rekolonizálhatták ezeket a gyepeket. Gyakran tapasztalható ezeken a gyepeken egyes egyenesszárnýú (Orthoptera) fajok magas denzitása, amik vélhetően a múltban erősen zavart talajfelszín és a növényzet változatos fajkompozíciója miatt preferálják ezeket a foltokat (Kenyeres et al. 2019). Habár a rákosi vipera táplálkozásbiológiájáról nincs rendelkezésre álló kutatás, a rokon fajok és terepi tapasztalatok alapján azt gondoljuk, hogy az egyenesszárnýúak a rákosi vipera táplálékbázisának gerincét adják (Agrjmi és Luiselli 1992). Ezért a lehetséges magyarázat a magas vipera észlelésszámra ezekben az élőhelytípusokban a potenciális prédaállatok magas denzitása, vagy olyan egyenesszárnýú életformatípusok megléte, amik a vipera számára preferáltak (Mizsei et al. 2019).

Az eredmények szerint az élőhelytípusok határától távolodva egyre kisebb a valószínűsége a viperaészlelésnek. A ektoterm hüllőknek aktív termoregulációt kell folytatniuk, ami megszabja mozgásmintázatukat (Kearney et al 2009). A termoregulációt össze kell hangolniuk a táplálékkereséssel, folyadékpotlással és rejtőzködéssel, amely tényezők mind más mikrohabitat sajátosságokat igényelnek, trade-off helyzetet teremtve (Rozen-Rechels et al. 2019, Le Galliard et al. 2021). Emiatt a rákosi viperának – kis mozgáskapacitású taxon lévén – érdemes lehet két olyan élőhelytípus határa közelében tartózkodnia, amelyek önmagukban nem, de egymás szomszédságában biztosítják a vipera ökológiai igényeit.

A harmadik eredményem szerint a mocsárrét-rétsztyepp és alföldi sztyepprét határ kimagaslóan kedvelt a vipera számára, de a kiszáradó kékperjés láprét és alföldi sztyepprét határokhoz közel és az alföldi sztyepprét és alföldi gyomos száraz gyepp határokhoz közel is kimagasló az észlelésszám. Ez az eredmény amellezt, hogy egybevág a terepi tapasztalatokkal, a kígyók ökológiai igényeivel is jól alátámasztható. Előbbi két élőhelytípus-határ párt egy gradiensként kell elképzelni a mélyebben

fekvő, nedvesebb és hűvösebb és a magasabban fekvő, buckákra felfutó szárazabb térszínnek között, amit a növényzet fajkompozíciója is lekövet. Ezen a gradiensen mozogva a kígyó aktívan szabályozhatja testhőmérsékletét, hiszen a hűvösebb időszakokban a nyíltabb, szárazabb vegetáció jó lehetőséget biztosít az optimális felmelegedéshez, valamint a gradiens mentén az egyenesszárnnyú fajkészlet is változik (Szövényi 2007), ami a táplálékkeresés során szintén az élőhelytípusok közötti átmozgásra ösztönözheti a kígyókat. A kistestű rákosi viperák folyadékháztartása, más hullókhöz hasonlóan, is erősen meghatározó lehet a mikrohabitat választás során (Neilson 2002, Pintor et al. 2016). Ezek a kígyók egy szellős, száraz napon hamar végzetesen kiszáradhatnak, így nyáron hajnali harmat híján a folyadékot a talajfelszínen általában nedves lápréti, rétsztyeppi élőhelyfoltokban pótolhatják. Az alföldi sztyepprét és alföldi gyomos száraz gyepek határpár humiditása és produktivitása alapján kevésbé válik el, itt a korábban kiemelt, zavarásból adódó táplálék-többlet lehet a kulcs. Megfigyelések alapján a jó természetességű, de még gyomokban gazdag gyepeket a kisemlősök is preferálják, melyeknek járatai a rákosi viperák búvó és telelőhelyéül szolgálnak, pozitív hatással vannak a taxon denzitására (Bancsik 2022).

Habár mind a Peszéradacsi-réteken, mind a Bócsa-Bugaci homokpusztán védett és fokozottan védett gyepek váltják egymást, az eredmények alapján fontos mozaikos élőhelystruktúrát több tényező veszélyeztet. Elsődleges probléma a teljes Duna–Tisza közére jellemző drasztikus talajvízszint-csökkenés, amit a folyószabályozások, a csatornázások, az Alföld fásítása és a klímaváltozás együttes hatása idéz elő (Molnár et al. 2012, Biró et al. 2013, Tölgyesi et al. 2021). Ez a mélyebb térszín élőhelytípusainak (láprétek, mocsárrétek) fennmaradását veszélyeztet, hiszen ezek időszakos többletvízhatást igényelnek karakterük tartós fennmaradásához (Fekete et al. 1997, Margóczy et al. 2007). Ezt a tájleptéki problémát az Alföld vízgazdálkodásának teljes reformjával lehetne csak kiküszöbölni, aminek megvalósítása hazánkban a természetvédelem hatáskörén kívül esik (Szalai 2011, Kovács et al. 2021). Ugyanakkor az eredmények alapján a természetvédelmi célú beavatkozások során fontos törekedni a rákosi vipera élőhelyek vízmegtartásának javítására, amire jó példa a jelenlegi vipera LIFE projekt egyik beavatkozása, melynek során az élőhely mélyebb fekvésű részein (úgynevezett buckaközi laposokban) visszaállít állandó és időszakosan többletvízhatásnak kitett élőhelyeket, amik lehetővé teszik a vipera számára is fontos élőhelytípus-gradiensek fennmaradását.

Az élőhelyeken extenzív marhalegeltetés folyik, ami ugyan a Nemzeti Park részleges koordinálásával történik, és szükséges ezen gyepek cönológiai karakterének fenntartásához, a legelés mértéke és minőség így is negatívan hat a rákosi vipera populációk denzitására (Rák 2023). A szélsőséges időjárási körülmények (pl. aszályok) és egyéb változó környezeti hatások ráadásul érzékenyebbé tehetik füves élőhelyi társulásokat a legeléssel szemben (Bergengren et al. 2011,

Harrison et al. 2020). Ennek megoldása a jól kontrollált, hagyományos pásztoroló állattartásra való visszaállással lehetséges a villanykerítéses lehatárolás helyett. A pásztorolás finomléptékűen igazodhat a különböző produktivitású foltok eltartóképességéhez, ami segít fenntartani a mozaikos tájszerkezetet (Freschi et al. 2015, Wang et al. 2021).

Összegezve, az eredmények felhívják a figyelmet a fokozottan védett rákosi vipera komplex élőhelyigényére, a finomléptékű heterogenitás vizsgálatának, és a mozaikos élőhelyek megőrzésének fontosságára. A vizsgálat alapján a mikrohabitat kompozíciójának is szerepe van az élőhelyválasztásban, csakúgy mint a rákosi vipera esetében már bizonyított vertikális vegetációstruktúrának. Vannak a taxon számára kiemelten fontos élőhelytípusok, melyek egy része elsődleges füvesélőhelyi tarsulástípus. Minden ilyen társulás csak meghatározott környezeti hatások mellett tudja megtartani ökológiai stabilitását, ezért ezeknek a hatásoknak a monitorozása és megőrzése fontos a természetvédelemben.

Ezek a természetes élőhelytípusok erős rezilienciával rendelkeznek, és robusztusan tartják karakterüket, fajkompozíciójának nagymértékű kicserélődése nem, határvonalaik eltolódása kevésbé valószínű, a dolgozatnak mégis kiemelendő limitációja, hogy a vizsgált harminc éven belül nem veszi figyelembe az élőhelyek esetleges átalakulását. A jövőben szeretném elemezni az időszakok hatását az élőhelyválasztásra, valamint Mizsei és társainak (2023) módszerével megvizsgálnám az élőhelytípusok vertikális sturktúrájának jellemzőit, amivel össze lehetne kapcsolni a mikrohabitat vizsgálati szakirodalomban megkülönböztetett kompozicionális és a strukturális megközelítést.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Elsősorban köszönetet szeretnék mondani témavezetőmnek, Dr. Mizsei Edvárdnak, aki idejét nem sajnálva biztosította a kutatás szakmai háttérét, és az adatgyűjtéstől a dolgozat elkészültéig segítségemre volt. Köszönöm Dr. Vadász Csabának, hogy segítségemre volt a terepi munkavégzés során biztosított szállással, logisztikai szervezéssel, valamint Dr. Kelemen Andrásnak, aki bevezetett a kiskunsági gyepek társulástanának rejtelseibe! Köszönöm Budai Mátyásnak, Wenner Bálintnak, Bancsik Barnabásnak, Tisza Ádámnak, Móré Attilának, Kovács Gergőnek, Radovics Dávidnak, Dr. Szabolcs Mártonnak, Dr. Üveges Bálintnak és Simics Jánosnak, akik intenzív terepi munkával sok új viperaészleléssel járultak hozzá a munka elkészültéhez! Külön köszönöm Sos Tibornak a 3. ábrán felhasznált vipera fotókat, de még inkább, hogy lehetőséget nyújt az erdélyi rákosi vipera élőhelyek megismerésére! Köszönöm Guller Zsófiának a baráti kedvességből megfogalmazott szakmai észrevételek!

IRODALOMJEGYZÉK

- Agrjmi, U., & Luiselli, L. (1992). Feeding strategies of the viper *Vipera ursinii ursinii* (Reptilia *Viperidae*) in the Apennines. *Herpetological Journal*, 2(2).
- Bacsik, B. 2022. A búvóhely-elérhetőség hatása a rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) élőhelyfoglaltságára és denzitására. Állatorvostudományi Egyetem, TDK dolgozat
- Bergengren, J. C., Waliser, D. E., & Yung, Y. L. (2011). Ecological sensitivity: a biospheric view of climate change. *Climatic Change*, 107, 433-457.
- Biró, M., Czúcz, B., Horváth, F., Révész, A., Csatári, B. & Molnár, Zs. (2013). Drivers of grassland loss in Hungary during the post-socialist transformation (1987–1999). *Landscape Ecol.* 28: 789.
- Biró, M., Iványosi Szabó, A., & Molnár, Z. (2015). Táj és történelem-ez a mi kis hazánk: A Duna–Tisza köze tájtörténete.
- Chase, J. M. (2003). Community assembly: when should history matter?. *Oecologia*, 136, 489-498.
- Erb, K. H., Fetzl, T., Plutzer, C., Kastner, T., Lauk, C., Mayer, A., ... & Haberl, H. (2016). Biomass turnover time in terrestrial ecosystems halved by land use. *Nature Geoscience*, 9(9), 674-678.
- Fekete, G., Király, B. G., & Molnár, Z. (2017). A Pannon vegetációrégió lehatárolása. *Botanikai Közlemények*, 104(1), 85-108.
- Fekete, G., Molnár, Z., & Horváth, F. (1997). A magyarországi élőhelyek leírása és határozókönyve. A Nemzeti Élőhelyosztályozási Rendszer.
- Freschi, P., Musto, M., Paolino, R., & Cosentino, C. (2015). Grazing and biodiversity conservation: Highlights on a natura 2000 network site. The sustainability of Agro-Food and natural resource systems in the Mediterranean basin, 271-288.
- Gibbons JW, Scott DE, Ryan TJ, Buhlmann KA, Tuberville TD, Metts BS, Greene JL, Mills T, Leiden Y, Poppy S, Winne, CT (2000) The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians: Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainable use, and global climate change. *BioScience*, 50(8), 653-666.
- Gorosito, I. L., Marziali Bermudez, M., Douglass, R. J., & Busch, M. (2016). Evaluation of statistical methods and sampling designs for the assessment of microhabitat selection based on point data. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1316-1324.
- Harrison, S., Spasojevic, M. J., & Li, D. (2020). Climate and plant community diversity in space and time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(9), 4464-4470.
- Haulton, G. S., Stauffer, D. F., Kirkpatrick, R. L., & Norman, G. W. (2003). Ruffed grouse (*Bonasa umbellus*) brood microhabitat selection in the southern Appalachians. *The American Midland Naturalist*, 150(1), 95-103.
- Helbing, F., Fartmann, T., Löffler, F., & Poniatowski, D. (2017). Effects of local climate, landscape structure and habitat quality on leafhopper assemblages of acidic grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 246, 94-101.
- Hurka, H., Friesen, N., Bernhardt, K.G., Neuffer, B., Smirnov, S.V., Smakov, A.I. & Blattner, F.R. (2019). The Eurasian steppe belt: Status quo, origin and evolutionary history. *Turczaninowia*, 22(3), 5-71.
- Illyés, E., & Bölöni, J. (2007). Lejtősztyepek, löszgyepek és erdőssztyeprétek Magyarországon [Slope steppes, loess steppes and forest steppe meadows in Hungary]. MTA ÖBKI, LIFE Nature, Budapest.
- Johnson, L. C., Galliard, M. B., Alsdurf, J. D., Maricle, B. R., Baer, S. G., Bello, N. M., ... & Smith, A. B. (2022). Reciprocal transplant gardens as gold standard to detect local adaptation in grassland species: New opportunities moving into the 21st century. *Journal of Ecology*, 110(5), 1054-1071.
- Kark, S. (2013). Effects of ecotones on biodiversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 142(148), 1.
- Kearney, M., Shine, R., & Porter, W. P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(10), 3835-3840.
- Kenyeres, Z., Szabó, S., Szinetár, C., Takács, G., & Bauer, N. (2019). Key factors in organization of sandy orthopteran assemblages. *Biologia*, 74, 835-850.
- Korsós, Z. (1992). The most threatened venomous snake of Europe, *Vipera ursinii rakosiensis*. *Természetvéd. Közlem.* 1, 83-88

- Korsós, Z. (2002). The biology and ecology of *Vipera ursinii rakosiensis*. In: Kovács, T., Korsós, Z., Rehák, I., Corbett, K. & Miller, P. S. (eds) (2002). Population and habitat viability assessment for the Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). Workshop Report, IUCN/SSC Conservation Breeding Species Group, Apple Valley, MN, USA, 61-64.
- Kovács, A. D., Gulyás, P., & Farkas, J. Z. (2021). Tájhasználati érdekek és ellenérdekek az Alföldön–a természetvédelem, a mezőgazdaság és a turizmus kapcsolata a Kiskunsági Nemzeti Park példáján. Földrajzi Közlemények, 145(4), 317-334.
- Kuemmerle, T., Levers, C., Erb, K., Estel, S., Jepsen, M. R., Müller, D., ... & Reenberg, A. (2016). Hotspots of land use change in Europe. Environmental research letters, 11(6), 064020.
- Le Galliard, J. F., Chabaud, C., de Andrade, D. O. V., Brischoux, F., Carretero, M. A., Dupoué, A., ... & Van Dooren, T. J. (2021). A worldwide and annotated database of evaporative water loss rates in squamate reptiles. Global Ecology and Biogeography, 30(10), 1938-1950.
- Lemaire, G., Hodgson, J., & Chabbi, A. (Eds.). (2011). Grassland productivity and ecosystem services. Cabi.
- Lengyel, S., Mester, B., Szabolcs, M., Szepesváry, C., Szabó, G., Polyák, L., ... & Aradi, C. (2020). Restoration for variability: Emergence of the habitat diversity paradigm in terrestrial ecosystem restoration. Restoration Ecology, 28(5), 1087-1099.
- Li, Z., Ma, T., Cai, Y., Fei, T., Zhai, C., Qi, W., ... & Wang, S. (2023). Stable or unstable? Landscape diversity and ecosystem stability across scales in the forest–grassland ecotone in northern China. Landscape Ecology, 1-14.
- Margóczy, K., Szanyi, J., Aradi, E., & Busa-Fekete, B. (2007). Hydrological background of the dune slack vegetation in the Kiskunság. Annals of Warsaw University of Life Sciences-SGGW. Land Reclamation, (38), 105-113.
- Middleton, B.A. (2013). Rediscovering traditional vegetation management in preserves: Trading experiences between cultures and continents. Biological Conservation, 158, 271-279.
- Mizsei, E., Boros, Z., Lovas-Kiss, Á., Szepesváry, C., Szabolcs, M., Rák, G., ... & 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(12), 2354-2368.
- Mizsei, E., Budai, M., Rák, G., Bancsik, B., Radovics, D., Szabolcs, M., ... & Lengyel, S. (2023). Automated image processing for quantitative characterization of grassland vegetation structure: microhabitat selection in threatened meadow and steppe vipers. Journal of Zoology (elfogadva, megjelenés alatt)
- Mizsei, E., Fejes, Z., Malatinszky, Á., Lengyel, S., & Vadász, C. (2020). Reptile responses to vegetation structure in a grassland restored for an endangered snake. Community Ecology, 21(2), 203-212.
- Molnár, Z., Biró, M., Bartha, S., & Fekete, G. (2012). Past trends, present state and future prospects of Hungarian forest-steppes. Eurasian steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world, 209-252.
- Morris, D. W. (2003). Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. Oecologia, 136, 1-13.
- Moussy, C., Burfield, I. J., Stephenson, P. J., Newton, A. F., Butchart, S. H., Sutherland, W. J., ... & Donald, P. F. (2022). A quantitative global review of species population monitoring. Conservation Biology, 36(1), e13721.
- Mucina, L. (2019). Biome: evolution of a crucial ecological and biogeographical concept. New Phytologist, 222(1), 97-114.
- Neilson, K. A. (2002). Evaporative water loss as a restriction on habitat use in endangered New Zealand endemic skinks. Journal of Herpetology, 36(3), 342-348.
- Odum, E.P. (1971). Fundamentals of ecology, 3rd edition. W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- Öster, M., Cousins, S. A., & Eriksson, O. (2007). Size and heterogeneity rather than landscape context determine plant species richness in semi-natural grasslands. Journal of Vegetation Science, 18(6), 859-868.
- Pickett, S. T., & Cadenasso, M. L. (1995). Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. Science, 269(5222), 331-334.
- Pintor, A. F., Schwarzkopf, L., & Krockenberger, A. K. (2016). Hydoregulation in a tropical dry-skinned ectotherm. Oecologia, 182, 925-931.
- Poniatowski, D., Stuhldreher, G., Löffler, F., & Fartmann, T. (2018). Patch occupancy of grassland specialists: Habitat quality matters more than habitat connectivity. Biological Conservation, 225, 237-244.

- R Core Team (2023). *_R: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>
- Rák, G. A. (2022). A legeltetési mód és a legelőnyomás hatása a rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) állományaira a Kiskunságban. Állatorvostudományi Egyetem, BSc szakdolgozat
- Rodrigues, A. C., Villa, P. M., Ali, A., Ferreira-Júnior, W., & Neri, A. V. (2020). Fine-scale habitat differentiation shapes the composition, structure and aboveground biomass but not species richness of a tropical Atlantic forest. *Journal of Forestry Research*, 31, 1599-1611.
- Rozen-Rechels, D., Dupoué, A., Lourdais, O., Chamaillé-Jammes, S., Meylan, S., Clobert, J., & Le Galliard, J. F. (2019). When water interacts with temperature: Ecological and evolutionary implications of thermo-hydreregulation in terrestrial ectotherms. *Ecology and evolution*, 9(17), 10029-10043.
- Szalai, J. (2011). Talajvízszint-változások az Alföldön. Környezeti változások és az Alföld. Nagyalföld Alapítvány kötetei, 7, 97-110.
- Szövényi, G. (2007). Egyenesszárnýú rovarok és együttesek tér-időbeli változásai a rákosi vipera kiskunsági élőhelyein. *A rákosi vipera védelme*, Rosalia 3, 167–183.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92.
- Tilman, D., Hill, J., & Lehman, C. (2006). Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science*, 314(5805), 1598-1600.
- Tölgyesi, C., Bátor, Z., Deák, B., Erdős, L., Hábczyus, A. A., Kukla, L. S., Török, P., Valkó, O. & Kelemen, A. (2021). A homokfásítás alkonya és az ártérfásítás hajnala. *Természetvédelmi Közlemények*, 27, 126-144.
- Újvári, B., & Korsós, Z. (1997). Thermoregulation and movements of radio-tracked *Vipera ursinii rakosiensis* in Hungary. *Herpetologia Bonnensis*, 1997, 367-372.
- Vadász, Cs., Máté, A., Kun, R., Vadász-Besnyői, V. (2016). Quantifying the diversifying potential of conservation management systems: An evidence-based conceptual model for managing species-rich grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 234, 134-141.
- Varga, Z. (1995). Geographical patterns of biological diversity in the Palaearctic Region and the Carpathian Basin. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 41(2), 71-92.
- Veldman, J. W., Silveira, F. A., Fleischman, F. D., Ascarrunz, N. L., & Durigan, G. (2017). Grassy biomes. *American Journal of Botany*, 104(5), 649-651.
- Vidéki, R., & Máté, A. (2007). Monitoring of grasslands preferred by the Hungarian meadow viper. *A rákosi vipera védelme*. Rosalia 3, 141.
- Wang, F., Apfelbaum, S. I., Thompson, R. L., Teague, R., & Byck, P. (2021). Effects of adaptive multiple paddock and continuous grazing on fine-scale spatial patterns of vegetation species and biomass in commercial ranches. *Landscape Ecology*, 36(9), 2725-2741.
- Wesche, K., Ambarlı, D., Kamp, J., Török, P., Treiber, J., & Dengler, J. (2016). The Palaearctic steppe biome: a new synthesis. *Biodiversity and conservation*, 25(12), 2197-2231.
- Yarrow, M. M., & Marín, V. H. (2007). Toward conceptual cohesiveness: a historical analysis of the theory and utility of ecological boundaries and transition zones. *Ecosystems*, 10, 462-476.
- Zulka, K. P., Abensperg-Traun, M., Milasowszky, N., Bieringer, G., Gereben-Krenn, B. A., Holzinger, W., ... & Zechmeister, H. (2014). Species richness in dry grassland patches of eastern Austria: a multi-taxon study on the role of local, landscape and habitat quality variables. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182, 25-36.