

***A Vipera ursinii*-komplex (Viperidae) niche összehasonlítása**

Szerzők:

Mizsei Edvárd

Biológia BSc. Ökológia szakirány III. éves hallgató

Szabolcs Márton

Biológia MSc. Zoológia szakirány II. éves hallgató

Katona Patrik

Biológia BSc. I. éves hallgató

Témavezető:

Dr. Lengyel Szabolcs

tudományos főmunkatárs, MTA Ökológiai Kutatóközpont

Debreceni Egyetem, Természettudományi és Technológiai Kar,
Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék

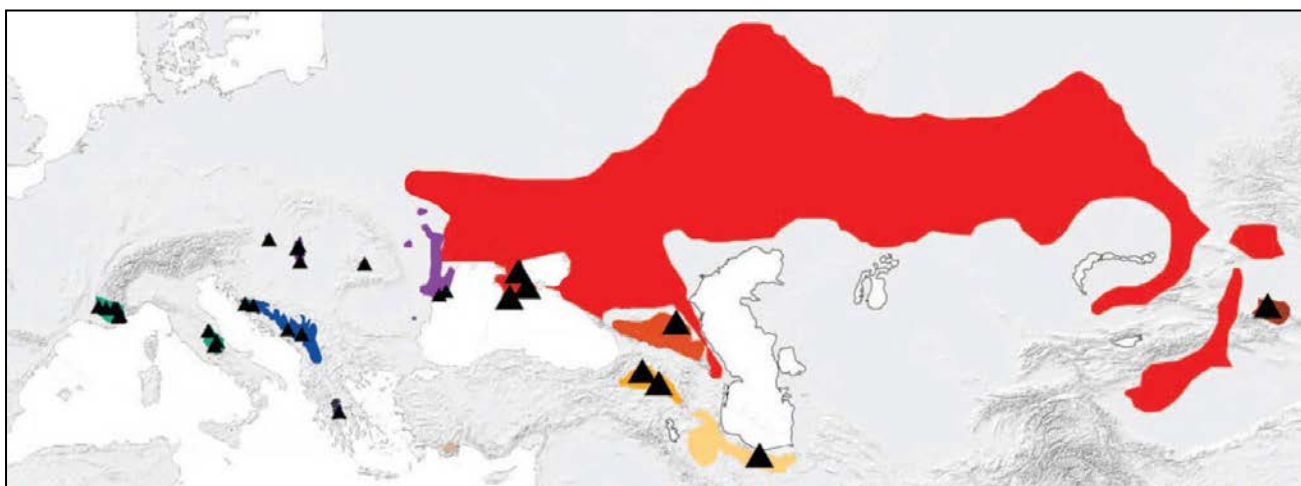
Tartalomjegyzék

1.1 Bevezetés	3
1.2. Problémafelvetés.....	6
1.3. Célkitűzések.....	6
2. Anyag és Módszer.....	8
2.1. Vizsgált taxonok	8
2.2. Előfordulási adatok.....	9
2.3. Vizsgálati terület	10
2.4. Multikollinearitási analízis	11
2.5. MaxEnt niche modellezés.....	11
2.6. Niche összehasonlítás	13
2.7. Morfológiai adatgyűjtés és elemzés	14
2.8. Térinformatikai adatábrázolás	15
2.9. Munkahipotézisek.....	15
3. Eredmények	16
4. Diskusszió	19
5. Köszönetnyilvánítás.....	21
6. Irodalomjegyzék	21
7. Melléklet	26

1.1 Bevezetés

A parlagi vipera fajkomplexet (*Vipera s.l. ursinii*) apró termetű (35-70 cm) mérgeskígyók alkotják, amelyek a legveszélyeztetettebbek közé tartoznak az európai herpetofaunában (Edgar & Bird 2005). Állományai sorra tűntek el a 21. században az erős antropogén hatások miatt (élőhelyek megszűnése, átalakítása és fragmentálódása; Böhm et al. 2013). Ez a folyamat csak az utóbbi két évtizedben kezdett enyhülni a védetté nyilvánításoknak, élőhelyi védelemnek és fajvédelmi programoknak köszönhetően. A komplex tagjai védeltséget élveznek a Berni Egyezmény (Appendix II.), a Washingtoni Egyezmény (CITES, Appendix I.), valamint az Európai Unió Élőhelyvédelmi Irányelve (Appendix II.) alapján. Az IUCN besorolások szerint a különböző fajok és alfajok a sebezhető (vulnerable) kategóriától a kritikusan veszélyeztetett (critically endangered) kategóriákba tartoznak (Ulrich et al. 2012).

A *V. ursinii*-komplex taxonjai alkotják az *Acridophaga* szubgénuszt (Reuss 1925). Ezek a viperák általában sztyepp és szubalpin gyepeket népesítenek be, és a többi európai viperafajtól eltérően táplálékbázisukat nagyrészt egyenesszárnyúak alkotják (Arnold 2002). Az *Acridophaga* szubgénusz morfológiai és immunológiai karakterek alapján három csoportra tagolható (Joger 1984; Engelman et al. 1986; Nilson & Andrén 2001; Lenk et al. 2001). Az első csoportot a *Vipera ursinii* európai elterjedésű alfajai képezik (szubalpin: *Vipera u. ursinii*, *V. u. macrops*, *V. u. graeca*; sztyepp: *V. u. rakosiensis*, *V. u. moldavica*), a második a transzkaszi és keleti elterjedésű *Vipera renardi*-csoport (szubalpin: *V. renardi tienshanica*, *V. r. parursinii*; sztyepp: *V. r. renardi*, *V. altaica*), a harmadik pedig a transzkaukázusi és törökországi előfordulású csoport, melyet a *V. anatolica*, *V. darevskii*, *V. ebneri*, *V. eriwanensis* és a *V. lotievi* fajok alkotnak (1. ábra).



1. ábra: A *Vipera ursinii*-komplex becsült elterjedése (Ferchaud et al. 2012 nyomán)

A fajkomplex filogenetikai kapcsolataival kapcsolatban Gvoždík et al. (2012) és Ferchaud et al. (2012) molekuláris vizsgálatai (mitokondriális DNS *cytb* és *ND4* régiók alapján) több meglepő eredménnyel szolgáltak (2. ábra): 1) a *V. u. graeca*, mely morfológiailag a *V. u. macrops* legközelebbi rokonának bizonyult a molekuláris vizsgálatok alapján a legrégebben (kb. 3.6 millió éve) leágazott taxon az *Acridophaga* szubgénuszban és a morfológiailag is azonosított három klád testvércsoportját alkotja, ezért faji rangra emelése megalapozott; 2) a *V. u. macrops* polifiletikus, az északi (horvátországi) populációk a *V. u. ursinii* szubkládba, a déli állományok (Boszniaától Macedóniáig) pedig a *V. u. rakosiensis/moldavica* szubkládba tartoznak; 3) a kolonizáció délről északra haladhatott, szemben az előzetes kelet-nyugati feltételezésekkel; 4) a *V. lotievi* és *V. renardi* polifiletikus, feltehetőleg az alacsony mintaszám, pontatlanul határozott egyedek és eddig leíratlan taxonok miatt.

A klasszikus morfológiai és az általában modernebbnek tekintett molekuláris taxonómiai vizsgálatok ellentmondásos eredményeit többek között okozhatják a homoplázia-jellegű morfológiai karakterek is, mivel rokon élőlények hasonló környezeti viszonyok között hasonló fenotípusok sajátságokra tehetnek szert. Hasonló morfológiájú fajokról például több esetben is kimutatták, hogy genetikai szinten kevésbé közeli a kapcsolatuk (Avice & Wollenberg 1997). Az ilyen taxonómiai mintázatok kezdetben, amíg a homopláziát ritka jelenségnek tartották, hibás filogenetikai törzsfákhoz vezettek (Rieppel 1989; Sanderson & Donoghue 1989). A homoplázikus tulajdonságok három fő módon alakulhatnak ki: 1) visszafordulással egy ősi (pleziomorf) jelleghez; 2) konvergens evolúcióval, ahol a homoplázia különböző genetikai mechanizmusok, de hasonló szelekciós nyomás eredménye; 3) párhuzamos evolúcióval, ahol a homoplázia azonos genetikai mechanizmus kifejeződése (Losos 2011).

Habár a homoplázia problémákat okozott és okoz az evolúcióbiológiában és taxonómiában, az evolúciós ökológiai vizsgálatokban gyakran a homopláziát eredményező mechanizmusok keresése a cél. Különösen igaz ez a konvergens evolúció esetén, mivel a hasonló környezeti faktorok hatása miatt kialakulhatnak hasonló fenotipikus jellegzetességek, adaptációk, melyek azonosítása az evolúciós ökológia egyik fontos feladata (Losos 2011). Genetikai korlátok azonban limitálhatják az új morfológiai jellegek kialakulását, így hasonló jellegek nem feltétlenül alakulnak ki hasonló környezeti feltételek mellett, akár még közel rokon fajok között sem (Wake et al. 2011). Továbbá genetikai korlátok azt is okozhatják, hogy filogenetikailag közeli taxonok hasonló környezetben fordulnak elő, mivel nem niche divergencia okán váltak szét, hanem valamilyen más tényező eredménye volt a speciáció, például ha az éghajlati fluktuációkat különböző refúgiumokban vészelik át, és a barrier hosszú ideig fenn áll. Az ilyen jelenségeket filogenetikai tehetetlenségnek, vagy más

néven niche konzervativizmusnak nevezzük (Kozak & Wiens 2006).

A homopláziát előidéző okok vizsgálata során hangsúlyozni kell, hogy leggyakrabban nem egy faktor tehető felelőssé, hanem a környezeti faktorok összetett kombinációja, melyek hasonló végeredményt idézhetnek elő. Tehát a környezeti faktorok és bizonyos jellegek közötti összefüggéseket vizsgálhatjuk egy több változós környezeti térben is (Wade & Kalisz 1990). Hosszú távú vizsgálatok lennének célszerűek, viszont kivitelezésük csak megfelelően gyors generációs idővel rendelkező taxonokban és mikroevolúciós léptékű vizsgálatokkal lehetséges. Mivel az evolúciós válaszok túl hosszú időt vennének igénybe, ezért főként csak a modellezésükre és utólagos elemzésükre van lehetőségünk (Wade & Kalisz 1990). Az alapvető kérdés tehát, hogy lehetséges-e a hasonló jellegek kialakulása mint evolúciós válasz különböző filogenetikai eredetű élőlényeknél (Losos 2011). A konvergens jellegzetességeket magyarázó hipotézisek tesztelésének egyik fontos lépése az ökológiai niche modellezése, és ezek komparatív elemzése (Elith & Leatwick 2009), valamint a jellegek és környezeti faktorok közötti összefüggések keresése (Harmon et al. 2005).

Az ökológiai niche-t körülírni rendkívül bonyolult, mivel általunk nem vizsgálható faktorok és interakciók is hatással vannak rá, azok végtelen kombinációival, viszont összehasonlító vizsgálatokhoz a niche-t jól közelíthetjük kis számú faktor egyszerű kombinációival is (Wielstra et al. 2012). A niche vagy elterjedés modellezés (species distribution modelling) az utóbbi időkben egyre elterjedtebbé vált (Hirzel et al. 2006; Traill & Bigalkje 2006; Tsoar et al. 2007; Orteaga-Huerta & Townsend Peterson 2008; Franklin 2009; Rocchini et al. 2011). Jelenleg több módszer is a kutatók rendelkezésére áll és széles körben használják a különböző diszciplínák pl. biogeográfia, konzervációbiológia vagy ökológia (Elith et al. 2011). Ezek a modellek a rendelkezésre álló adatok szempontjából két csoportra oszthatóak: a „jelenlét-hiány” és „csak-jelenlét” adatokon alapuló modellek. Sajnos a „jelenlét-hiány” adatok nagyon ritkán állnak rendelkezésre és általában kis földrajzi léptékre korlátozódnak. A legtöbb rendelkezésre álló adat esetében a gyűjtések nem szisztematikusak, ld. a faunisztikai adatok nagy része (pl. múzeumi gyűjtemények) exploratív, általában alkalmi gyűjtésekből származik. Az ilyen jellegű adatok elemzésére alkalmas a maximum entrópia elvén alapuló modellezés (MaxEnt), amely „csak-jelenlét” adatok alapján modellez.

A MaxEnt predikciós teljesítménye több szempontból is erősebb más niche-t modellező módszereknél (Elith et al. 2006). Mióta 2004-ben elérhetővé vált, legfőképpen a fajok elterjedésének modellezésére használják, amelyhez a legkülönbözőbb, az élőhelyet leíró faktorokat alkalmazhatunk (pl. hőmérséklet, csapadék, vegetáció és talaj térképek). A módszert különböző kutatásokban alkalmazzák, így recens elterjedés modellezésére, az elterjedés változásának prediktálására változó klimatikus körülmények között, invazív fajok potenciális megjelenésének előrejelzésére, valamint niche-modellezésre és összehasonlításra. A niche-modellezés esetén a vizsgált faj niche-ét leíró

környezeti változókról és a potenciális elterjedési mintázatról kaphatunk információt. A módszert számos tudományos, kormányzati és civil szervezet is alkalmazza a biodiverzitás nagyobb léptékű térképezésére, ld. például a Point Reyes Bird Observatory webes alkalmazását (<http://www.prbo.org>) és az Atlas of Living Australia (<http://www.ala.org.au>) kezdeményezést. A MaxEnt további előnye, hogy alacsony mintaszámnál is képes robusztus modell létrehozására (Anderson & Israel Gonzalez 2011).

A MaxEnt módszerrel készített niche modelleket az ENMTools szoftver segítségével tovább elemezhetjük annak érdekében, hogy a taxonok közötti niche-átfedés (ill. divergencia) mértékéről, vagy a niche-ek kiterjedéséről is információt kapjunk. Az ENMTools a MaxEnt-ben elkészített elterjedési modell raszteres térkép-fájljával dolgozik, melyben az adott cellák a faj előfordulásának valószínűségi értékeit tartalmazza. A különböző környezeti faktorok szerepéről azonban nem szolgáltat több információt. Ennek a problémának a feloldása érdekében két ordinációs módszer is elérhető, a „PCA-env” (Broennimann et al. 2012) és az ENFA (Ecological Niche Factor Analysis, Wielstra et al. 2012). Ezekkel az ordinációs módszerekkel sokkal pontosabb eredményeket érhetünk el, hiszen a környezeti „prediktorok” végig bent maradnak a modellezésben.

1.2. Problémafelvetés

A *Vipera ursinii*-komplex morfológiai adatokon alapuló kladsztikus törzsfája és molekuláris adatokon alapuló filogenetikai törzsfája több ponton is ellentmondásos (ld. fenn). A morfológiai karakterekről feltételezzük, hogy az élőhelyi adottságok és a lokális adaptációk miatt kevésbé informatívak a rokonsági viszonyok tekintetében. A komplex tagjainak niche-ének modellezésével és összehasonlításával célul tűztük ki, hogy megpróbáljuk magyarázni a morfológiai és molekuláris törzsfák ambivalens eredményeit.

1.3. Célkitűzések

Konkrét vizsgálati céljaink a következők:

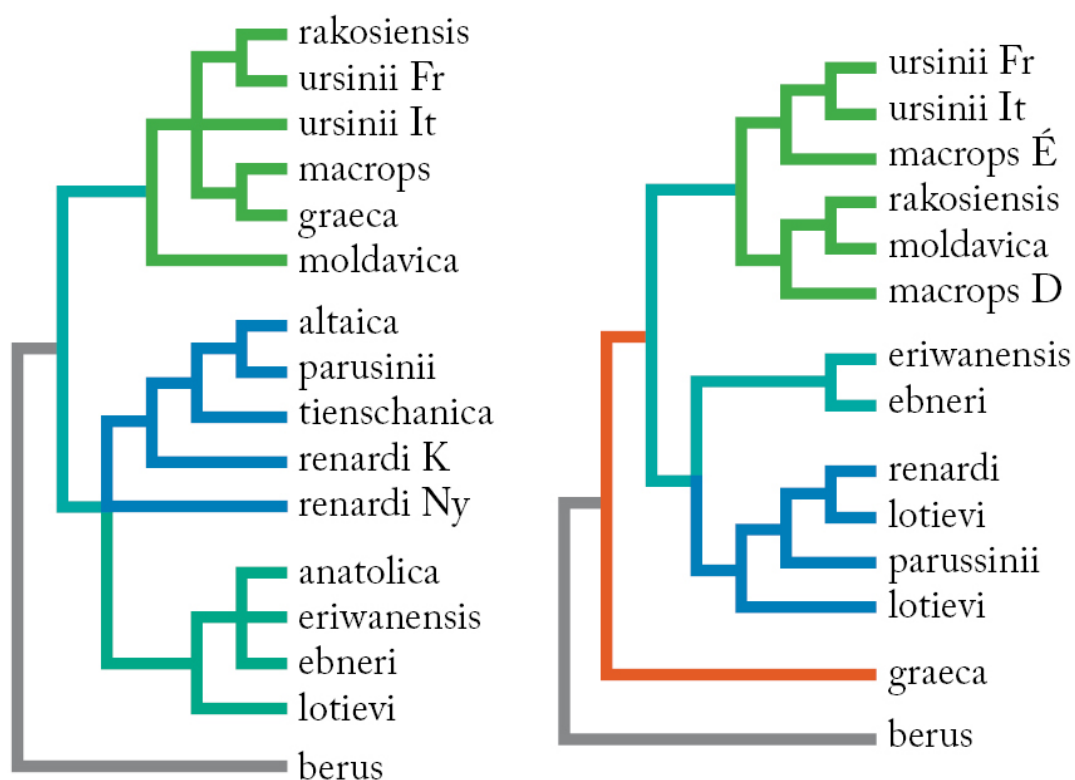
- 1) Az ökológiai niche becslése klimatikus adatok alapján és páronkénti niche-átfedés számítása az összes *V. ursinii* taxon esetében.
- 2) A niche divergencia mértékének összehasonlítása a morfológiai kládokon belül és között.

- 3) A niche divergencia mértékének összehasonlítása a molekuláris kládokon belül és között.
- 4) A niche divergencia mértékének összehasonlítása a sík- és hegyvidéki előfordulású taxonok között.

2. Anyag és módszer

2.1. Vizsgált taxonok

Az elemzések során az összes *Vipera* (*Acridophaga*) *ursinii*-komplexbbe tartozó taxont vizsgáltuk (1. táblázat). A morfológiai elemzések során különálló taxonnak bizonyult, de molekulárisan polifiletikus vagy nem igazolt taxonokat is külön elemeztük (*parursinii*, *lotievi*), valamint a klasszikus morfológiával nem elkülöníthető, de molekulárisan egyértelműen különálló horvátországi és „valódi” *macrops*-ot (Bosznia-Hercegovina, Montenegró, Szerbia, Koszovó, Albánia, Macedónia) is külön vettük (*macrops*-CR és *macrops*). A vizsgálati taxonok definiálását Nilson & Andrén (2001), Gvoždík et al. (2012) és Ferchaud et al. (2012) eredményei alapján végeztük el (1. ábra). Valid taxonként a szerzők által elfogadott, invalidként a nem igazolt taxonómiai entitásokat szerepeltetjük.



2. ábra. A Vizsgált taxonok. Bal oldalt: 15 diszkrét morfológiai karakter alapján készült PAUP (Branch & Bound algoritmussal) ultrametrikus kladogram (Nilson & Andrén 2001); Jobb oldalt: cyt B és ND4 mitokondriális gének alapján készült Bayes-féle ultrametrikus filogram (Ferchaud et al. 2012).

1. táblázat. Vizsgált taxonok. (+ valid, - invalid taxonok; 0 minta hiány vagy a taxont nem vizsgálták)

Taxon	Nilson & Andrén 2001	Gvoždík et al. 2012	Ferchaud et al. 2012	Jelen tanulmányban*
<i>Vipera 'ursinii' ursinii</i> IT	+	+	+	ursinii-IT
<i>Vipera 'ursinii' ursinii</i> (wettsteini) FR	+	+	–	ursinii-FR
<i>Vipera 'ursinii' macrops</i> CR	–	+	+	macrops-CR
<i>Vipera 'ursinii' macrops</i> BiH-FYROM	+	0	+	macrops
<i>Vipera 'ursinii' graeca</i>	+	0	+	graeca
<i>Vipera 'ursinii' rakosiensis</i>	+	+	+	rakosiensis
<i>Vipera 'ursinii' moldavica</i>	+	+	+	moldavica
<i>Vipera 'renardi' renardi</i>	+	+	+	renardi
<i>Vipera 'renardi' tienshanica</i>	+	+	0	tienshanica
<i>Vipera 'renardi' parursinii</i>	+	0	–	parursinii
<i>Vipera 'renardi' altaica</i>	+	0	0	altaica
<i>Vipera anatolica</i>	+	0	0	anatolica
<i>Vipera eriwanensis</i>	+	+	+	eriwanensis
<i>Vipera ebneri</i>	+	0	+	ebneri
<i>Vipera lotievi</i>	+	+	–	lotievi
<i>Vipera darevskii</i>	+	0	0	darevskii
<i>Vipera pontica</i>	+	0	0	pontica

*A tanulmány további részében csak a taxonok *species* vagy *subspecies* nevét fogjuk használni.

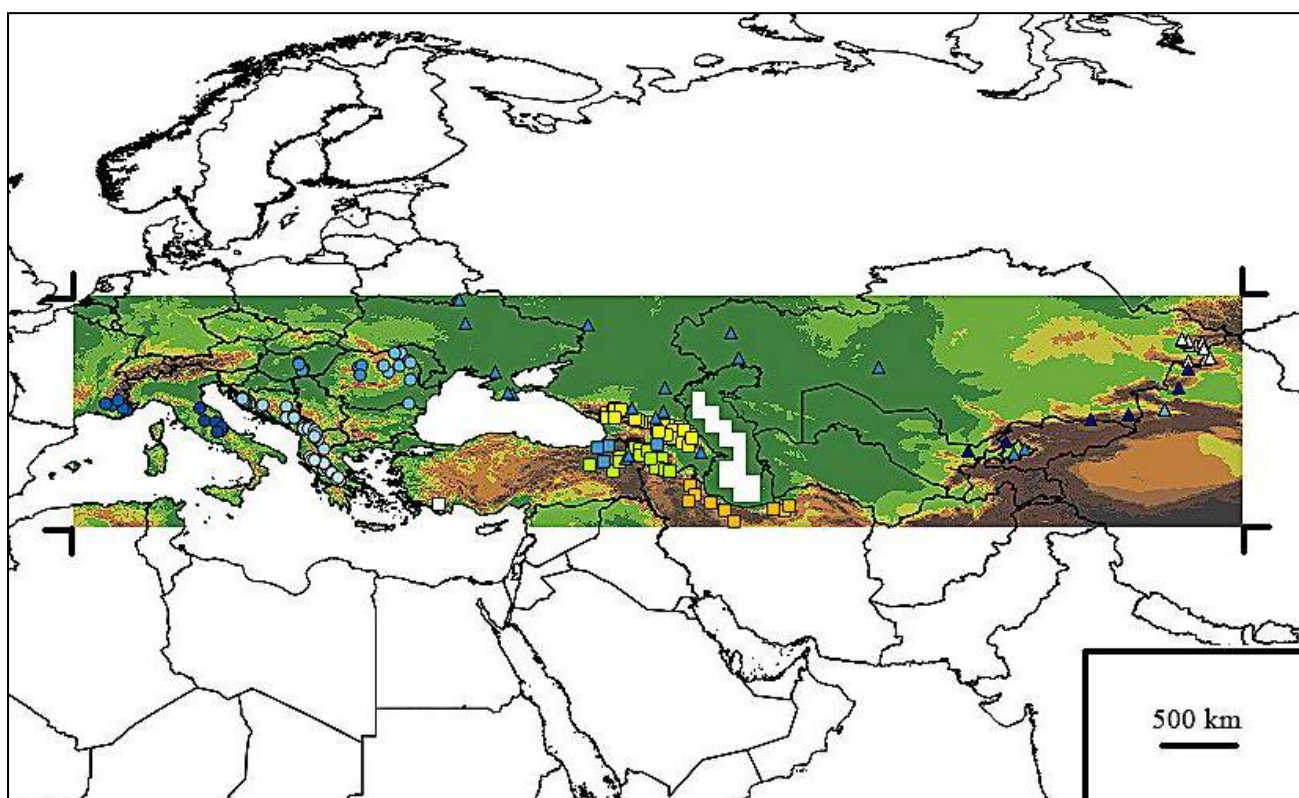
2.2. Előfordulási adatok

Az elemzésben a *Vipera ursinii*-komplex irodalomban fellelhető és lokalizálható valamennyi adata szerepel (Melléklet 1. táblázat). Mivel a térinformatikai elemzésekhez konkrét koordinátákra (fok-decimális formátumban, pl. szélesség 44.087635°, hosszúság 81.513430°) van szükség, ezért a leírásokban szereplő lelőhelyekhez előzetesen koordinátákat kellett rendelnünk. Ezt a GeoNames adatbázis (<http://www.geonames.org>) és a Google Earth 6.2.2 szoftver segítségével végeztük el. Az adatokat kibővítettük saját gyűjtésű *rakosiensis*, *macrops* és *graeca* koordinátákkal is (Mizsei & Üveges 2011, 2012; Mizsei et al. *in prep*).

Az elemzésekben összesen 17 taxon (lásd *Vizsgált taxonok* bekezdés) 205 élőhelyen detektált 216 koordinátáját használtuk fel (3. ábra), tehát taxononként átlagosan 12.70 ± 11.55 (átlag $\pm$ S.D.) rekordunk volt.

2.3. Vizsgálati terület

A vizsgált fajok és alfajok elterjedését egy összefoglaló térképrészleten elemeztük (3. ábra), ez az összevethetőség alapfeltétele volt, bár az elterjedési modellek prediktív erejét ez néhány taxon esetében csökkenthette. A kivágott közel 13 millió négyzetkilométeres terület a *wettsteinii* taxon nyugati elterjedési területeitől (Franciaország) a *tienshanica* taxon keleti elterjedéséig (Kína) húzódik, valamint földrajzi hosszúságban délen az *ebneri*-től (Irán) a *renardi* északi előfordulásáig (Ukrajna) tart. A kivágott grid térkép 824 160 db, egyenként kb. 25 km² területű cellából állt (2040 oszlop, 410 sor; részletesebben: *Környezeti faktorok* bekezdés).



3. ábra. Az előfordulási adatok és a vizsgálati területet alkotó fedvény kiterjedése.

A klíma adatok a WorldClim 1.4 adatbázisból származnak, amely 1950-2000 között rögzített időjárási adatok átlagait (hőmérséklet, csapadék, stb.) tartalmazza. Az adatok grid térképek formájában hozzáférhetőek, és az alapvető geomorfológiai adatokat (pl. tengerszint fölötti magasság) is tartalmazzák, 2.5 fok-perc (egy cella ~ 5×5 km WGS 84-es vetületi rendszerben) felbontású raszter térképeken (Hijmans et al. 2005; <http://www.worldclim.org>).

A modellezéshez és a további elemzésekhez a grid raszter térképeket *.ascii* formátumba konvertáltuk és a vizsgálati terület méretére vágtuk a DIVA-GIS 7.5 szoftver segítségével.

2.4. Multikollinearitási analízis

Az alkalmazott környezeti faktorok (prediktorok) multikollinearitása nagy hatással lehet a MaxEnt modellek megbízhatóságára. Az erősen korreláló változók torzító hatása miatt pontatlan vagy téves lehet a prediktorok hozzájárulásának becslése a modellben, így pl. a vizsgált taxonok közötti niche-átfedés is (Guisan et al. 2002; Heikkinen et al. 2006; Peterson 2011). Az elterjedési modellt általában negatívan befolyásoló erősen korreláló változók kizárása ezért alapvető fontosságú (Heikkinen et al. 2006; Broennimann et al. 2012). Az erősen korreláló prediktorok kizárását a priori szelektálással végezhetjük el, figyelembe véve, hogy a kérdéses környezeti faktorok, mennyire magyarázzák a vizsgált faj ökológiáját (Austin 2007; Hengl et al. 2009; Elith et al. 2011).

Az erősen korreláló környezeti faktorok kizárását a Pearson-féle korrelációs koefficiens (r_s) alapján végeztük el. Az r_s kiszámítását az ENMTools 1.3 szoftverrel (<http://enmtools.blogspot.com>) végeztük el, az előzetesen a vizsgálati terület méretére vágott .ascii fájlok alapján. Az analízis végterméke egy táblázat a fájlok páronkénti összehasonlításának eredményéről (Melléklet 1. táblázat), amely segítségével manuálisan kiválogattuk azokat a változókat, amelyeknél a $r_s > 0.75$. A dolgozatban használt elemzések során minden esetben az így kiválasztott környezeti faktorokat alkalmaztuk (Melléklet 1. táblázat).

2.5. MaxEnt niche modellezés

Az elterjedési modellek a jelenlét pontok és az azokhoz tartozó környezeti változók közötti kapcsolatot becsülik (Franklin 2009). A MaxEnt minimalizálja a relatív entrópiát két valószínűségi denzitás között (az egyik a jelenlét adatokból a másikat a „háttérből” becsüljük) kovariáns térben definiálva (Elith et al. 2011). A program működése során 10 000 véletlenszerűen kiválasztott háttérpontot használ random mintaként az általunk meghatározott földrajzi léptékből.

Az analízis független változói olyan környezeti tényezők, amelyek befolyásolják az adott terület alkalmasságát a vizsgált élőlény számára (pl. klímaváltozók, tengerszint fölötti magasság, talajtípus stb.). Mivel az élőlények „válasza” ezekre a változókra elég komplex lehet, kíváncsok nem csak lineáris függvények használata (Austin 2002). A MaxEnt ezért hat függvény és ezek kombinációinak illeszkedését vizsgálja a gépi tanulás ('machine learning') folyamata során:

1. **lineáris:** A változó maga; a függő változó és a független változók között többszörös lineáris regressziót ('multiple linear regression') számol. A minta átlaga megmutatja, milyenek a vizsgált objektum számára az átlagos körülmények.

2. **product** (szorzat): Két változó szorzata. Abban az esetben használatos, ha a független változók bármelyike között interakció van.
3. **négyzetes**: A változó négyzete. Lehetővé teszi a nem-lineáris jellegű kapcsolatok beépítését és vizsgálatát. A kvadratikus tag ingadozása a regresszióban azt jelzi, hogy az alkalmas kondícióktól való eltérést mennyire tolerálja a vizsgált taxon.
4. **határérték**: „Lépéseket” enged meg az illesztett függvénynél. Számos jellemző határérték alkalmazható egy változón, különböző tartományok megadásával. Mindezek együttesen hozzáadhatóak a modellhez.
5. **hinge** („csuklópánt”): Hasonló a határérték függvényhez, azonban itt a töréspont alatt vagy fölött (negatív vagy pozitív korreláció) más és más lineáris összefüggést tud illeszteni.
6. **kategorikus**: Bináris (igen, nem) vagy multinomiális („k” osztály esetén „k” kategorikus változó) változó, amely egy adott kategorikus csoportba (pl. talajtípus) tartozást jellemez..

A MaxEnt modellezés eredményei közül talán az egyik legfontosabb a potenciális elterjedés térképe (Melléklet 1. ábra). Ennek megjelenítésére a logisztikus skálát használó formát választottuk. Minden egyes grid cellához egy 0 és 1 között változó érték van hozzárendelve. A nagyobb, 1-hez közeli értékek az alkalmasabb területeket jelzik (pl. a Melléklet 1. ábráján piros színnel kiemelve).

A program az úgynevezett AUC (Area Under the ROC Curve) metrikát használja a modell értékelésére, melynek 0.5-ös értéke jelzi a random mintázatot. Amennyiben a modellünk nem ér el ennél nagyobb értéket, a predikció nem jobb a random modellnél. Minél közelebb van az AUC értéke 1-hez, annál jobb minősítést kap.

Az egyes változók fontosságát két különböző módszerrel vizsgáltuk. A Jack-knife módszernél a program minden egyes futásnál kihagy egy változót és így készíti el a modellt, majd ezután minden egyes változót önmagában is felhasznál egy-egy modell elkészítésére. Ily módon a következő kérdésekre kaphatunk választ:

- (1) Az egyes változók önmagukban mennyire tudják magyarázni a vizsgálati objektum előfordulását?
- (2) Melyek azok a változók, amelyek olyan információkat tartalmaznak, amelyet a többi változó kevésbé tud magyarázni?
- (3) Melyek azok a változók, amelyek nélkül a modell jobb predikciós teljesítményre képes?

Egy másik fontos jellemző a változók súlyozása, azaz hogy a végleges modellünkben a különböző változók milyen mértékben, milyen súllyal vesznek részt a modell kialakításában.

A modell illeszkedésének tesztelésére ('cross-validation') a MaxEnt az elterjedési adatokat két csoportba osztja. A jelenlét-adatok (pontok) véletlenszerűen kiválasztott 75%-ának ('tanuló

minta') felhasználásával újrailleszti a meghatározott modellt, majd a jelenlét-adatok maradék 25%-ának ('teszt-minta') felhasználásával vizsgálja, hogy azok milyen mértékben esnek a prediktált elterjedési területre. Ennek alapján a MaxEnt néhány alapvető statisztikával információkat szolgáltat a modellünk használhatóságáról. Mindezt a módszer megismétli és így becsli a modell megbízhatóságát. Kis mintáknál a leggyakrabban használt módszer a tízszeres ismétléssel elvégzett cross-validation. A módszer nagy előnye hogy viszonylag gyors (pl. a bootstrap módszeren alapuló randomizációs eljárásokkal összehasonlítva).

2.6. Niche összehasonlítás

A MaxEnt modellezéssel készített niche modelleket az ENMTools 1.3 szoftver segítségével vetettük össze. Ennek során az elterjedési terület prediktált térképeit taxon-páronként összehasonlítjuk. A MaxEnt modell által generált grid fájlok cellánként egyetlen értéket tartalmaznak, az előfordulási valószínűség logisztikus értékét, így az elemzés során mindig egy-egy azonos koordinátájú cellát vethetünk össze. Az ENMTools 1.3 a Schoener-féle D érték (továbbiakban D , Warren et al. 2008) kiszámítását végzi el:

$$D(p_A, p_B) = 1 - \frac{1}{2} \left(\sum_i |p_{A,i} - p_{B,i}| \right)$$

ahol p_A : az A faj logisztikus előfordulási valószínűsége, p_B : a B faj logisztikus előfordulási valószínűsége, i a cellák száma. A D értéke információt ad két taxon potenciális elterjedési területeiből prediktált ökológiai niche-einek átfedéséről. A D érték szignifikancia-szintjének vizsgálatára randomizációs tesztet végeztünk, melyekben két taxonvéletlenszerűen kiválasztott összekevert, majd randomizált előfordulási pontjai alapján 100-100 niche modellből kiszámítottuk a D értéket, majd egy mintás t tesztet vetettük össze a tapasztalt D értékekkel.

2.7. Morfológiai adatgyűjtés és elemzés

A vizsgált taxonok morfológiai adatai Nilson & Andrén (2001) közleményéből származnak. A publikációban megadott jellegenkénti átlag értékeket gyűjtöttük ki, így kiküszöböltük a taxononkénti szórásból adódó lehetséges hibát, valamint az általuk megvizsgált egyedekből kiszámolt átlag alapján egy reprezentatív „szimulált” egyedet készítettünk, taxononként egy-egy hím és nőtény „egyedet”. A hím és nőtény egyedek esetében a morfológiai karaktereket külön elemeztük, mert az összevonásuk torzíthatja az eredményeket a pikkelyszámokban is tükröződő ivari dimorfizmus miatt. Mivel a vizsgálatunk csak egy előzetes adatelemzés sorozatot tartalmaz, így azt gondoljuk, hogy a „nem valós”, de reprezentatív adatok nem csökkentik a vizsgálat értékét a jelen fázisban.

A morfológiai hasonlóság jellemzésére első lépésben a 16 jelleg alapján főkomponens-analízist (PCA) végeztünk, mely a jellegek-változókat négy fő komponensbe (sajátérték > 1) redukálta (2. táblázat). Az első komponens a 16-ból 13 jelleggel szignifikáns pozitív korrelációt mutatott ($r > 0.554$, $p < 0.05$), a második és a harmadik komponens egy-egy további jelleggel mutatott szignifikáns pozitív korrelációt ($r > 0.640$, $p < 0.020$), illetve a harmadik komponens a fennmaradó egy jelleggel marginálisan nem-szignifikáns pozitív korrelációt mutatott ($r = 0.518$, $p = 0.058$).

2. táblázat. A főkomponens-elemzés (PCA) eredményei.

Komponens	Kezdeti sajátérték	Magyarázott variancia (%)	Kumulatív magyarázott variancia (%)
1	8.050	50.3	50.3
2	1.890	11.8	62.1
3	1.680	10.5	72.6
4	1.202	7.5	80.1

A második lépésben a főkomponens-elemzés faktorértékei alapján euklidészi távolságokat számítottunk a taxonpárok között. Az euklidészi távolságok abszolút értékeit 0 és 1 közé transzformáltuk a niche-átfedés mértékét jelző, ugyancsak 0 és 1 közötti értékeket felveő Schoener-féle D értékkel való összevethetőség érdekében. Ezen távolságok így az egymással nem korreláló négy főkomponens faktorértékei alapján jellemzik a morfológiai különbségek mértékét az egyes taxonpárok között.

2.8. Térinformatikai adatábrázolás

Vizsgálatunk során a DIVA-GIS 7.4 szoftverben készítettük az előfordulási pontokat tartalmazó .shp fájlokat, és készítettük elő a *Környezeti faktorok* grid térképeit (.ascII formátumban). A térképeket a Quantum GIS 1.8.0 szoftverben készítettük.

2.9. Munkahipotézisek

- 1) **H₁** A morfológiai alapon azonosított leszármazási ágak (kládok) közötti niche átfedés nagyobb, mint a molekuláris alapon azonosított kládokon belül.

A származásilag közelebbi rokon fajok között nagyobb mértékű niche-divergenciát feltételezünk, mivel közöttük elméleti várakozások alapján erősebb niche-szegregáció működik, mint a távolabbi rokon fajok között.

- 2) **H₂** A morfológiai testvérpárok esetében kisebb a niche átfedés, mint a genetikai testvérpárok között.

A genetikailag közel rokon, taxonpárok esetén nagyobb niche átfedést feltételezünk a niche konzervativizmus miatt.

- 3) **H₃** A sík és hegyvidéki taxonokon belül nagyobb a niche átfedés mint közöttük.

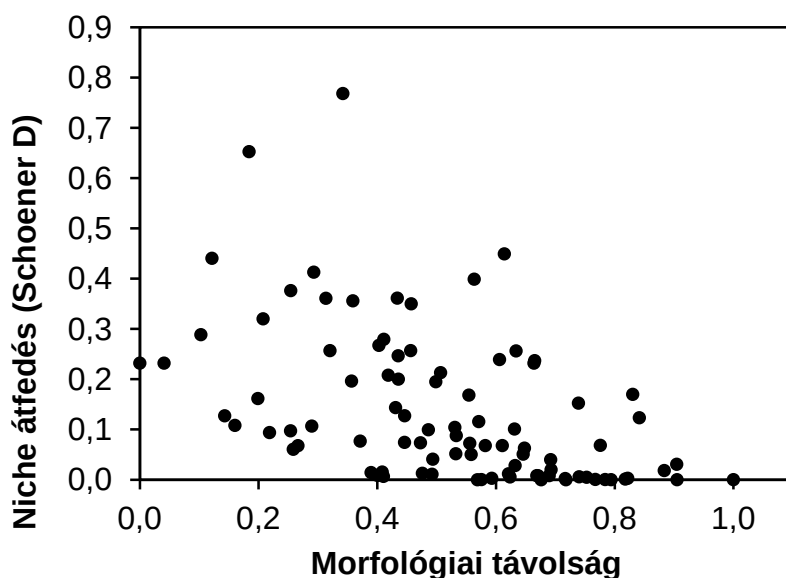
Filogenetikai háttértől függetlenül, a különböző magassági régiókban honos taxonok között kisebb niche átfedést feltételezünk, mint a csoportokon belül.

3. Eredmények

A multikollinearitási elemzés alapján tizenegy *környezeti faktort* (prediktort) választottunk ki, hét hőmérséklet, három csapadék és egy geomorfológiai faktort (Melléklet 1. táblázat). A kigyűjtött jelenlét adatok és kiválasztott környezeti faktorok alapján MaxEnt módszerrel elkészítettük a vizsgált taxonok elterjedési és niche modelljét (Melléklet 1-17. ábra). A niche modellek minden esetben statisztikailag robusztusnak bizonyultak ($AUC=0.959\pm0.072$), tehát a modelljeink az általunk alkalmazott környezeti faktorok alapján potenciálisan megfeleltethetők a vizsgált élőlények ökológiai niche-ével.

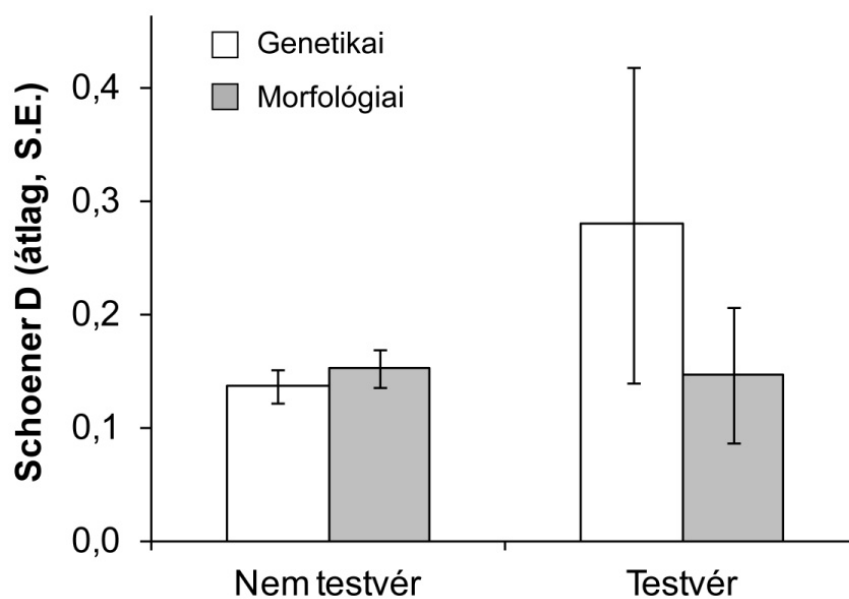
A modellek alapján páronként kiszámítottuk a Schoener-féle D értéket, amellyel megkaptuk a 136 kombináció niche átfedésének mértékét (Melléklet 2. táblázat). A randomizációs teszt során a taxonpárok közül 134 esetben erősen szignifikáns értékeket ($p<0.0001$) kaptunk, azaz a véletlenszerűnél jóval kisebb niche-atfedést tapasztaltunk. A *macrops-macropsCR* taxonpár esetében gyengébb, de még szignifikáns ($p=0.0142$) elkülönülést tapasztaltunk, míg a *rakosiensis-moldavica* taxonpár esetében a D érték nem tért el a random D értékek átlagától.

Az első munkahipotézis tesztelésére a niche-átfedés mértékét (a D értéket) korreláltattuk a morfológiai adatokból kiszámított euklidészi távolsággal, és magasan szignifikáns negatív összefüggést tapasztaltunk (Spearman $r = -0.581$, $n = 91$ taxon-pár, $p < 0.001$). Minél kisebb volt tehát a morfológiai különbség két taxon között, annál nagyobb volt közöttük a niche-átfedés mértéke (4. ábra).



4. ábra. A taxon-párok közötti niche-átfedés mértéke a taxonok morfológiai távolságának függvényében.

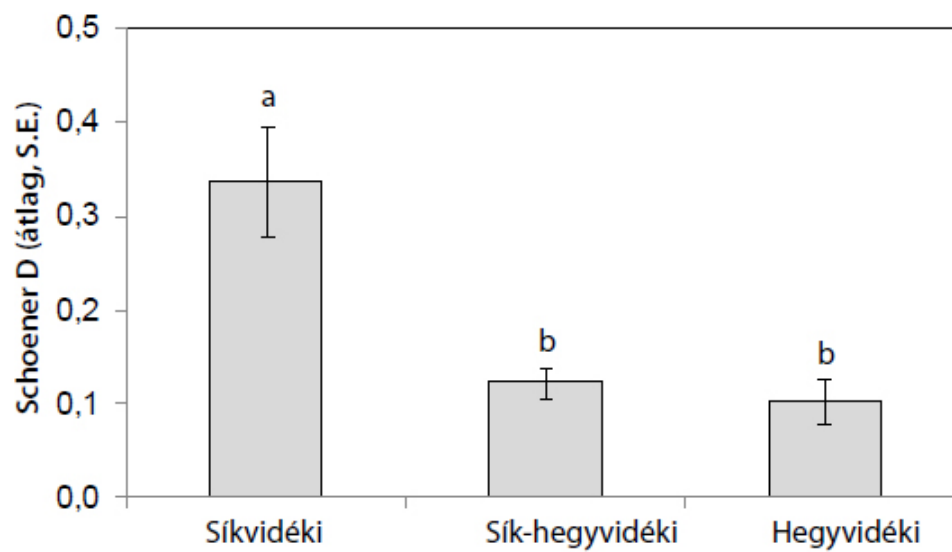
A második munkahipotézis tesztelésére összehasonlítottuk a genetikai és a morfológiai testvér-taxonok közötti niche-átfedés értékét a nem testvér-taxonok értékeivel (5. ábra). A genetikai testvér-taxonok közötti niche-átfedés átlaga szignifikánsan magasabb volt (0.39 ± 0.279 S.D., $n = 4$), mint a nem testvér-taxonok közötti érték (0.13 ± 0.136 , $n = 87$; $t_{89} = 3.545$, $p = 0.001$). Ezen eredmény szerint a genetikai testvér-taxonok niche-ei nagyobb mértékben fedtek át, mint a nem testvér-taxonok esetén, azaz a genetikai testvér-taxonok az ökológiai niche-ük tekintetében jobban hasonlítanak egymásra, mint a távolabbi rokon taxonok.



5. ábra. A két taxon közötti niche-átfedés mértéke genetikai testvér-taxonok (világos oszlopok) és morfológiai testvér-taxonok (szürke oszlopok) és nem-testvér taxonok esetén.

Az előzőekkel ellentétben a morfológiai testvértaxonok esetén a niche-átfedés átlagos értéke (0.14 ± 0.153 , $n = 6$) nem különbözött a nem testvér-taxonok közötti átfedés értékeitől (0.14 ± 0.195 , $n = 85$; $t_{89} = 0.073$, $p = 0.942$), habár a morfológiai távolság tekintetében a morfológiai testvér-taxonok hasonlóbbak voltak (0.33 ± 0.195 , $n = 6$), mint a nem testvér-taxonok (0.53 ± 0.209 ; $t_{89} = 2.223$, $p = 0.029$).

A harmadik munkahipotézis tesztelésére összehasonlítottuk a D értékeket a síkvidéki (taxonpár mindkét tagja síkvidéki), a sík-hegyvidéki (taxonpár egyik tagja síkvidéki, másik tagja hegyvidéki) és hegyvidéki (mindkettő hegyvidéki) taxonpárok között. A síkvidéki taxonpárok között szignifikánsan magasabb niche-átfedést tapasztaltunk, mint a sík-hegyvidéki és hegyvidéki taxonpárok között (6. ábra).



6. ábra. A niche-átfedés mértéke a sík- és hegyvidéki taxonpárok összehasonlítása esetén. Eltérő betűk az oszlopok fölött szignifikáns különbséget jeleznek a csoportok között (Tukey HSD teszt, $p < 0.05$).

4. Diszkusszió

A klimatikus tényezők a lokális adaptáció révén kihatnak a morfológiára (Witt & Caldwell 2009). A külső hőmérséklet hatására kígyóknál, de más hüllőknél is megfigyelhető egyfajta „fordított Bergmann-szabály”, azaz a testméret az Egyenlítő felé növekszik (Martinez-Freiria et al. 2009, Zuffi et al. 2009). A magasabb inkubációs hőmérséklet mellett általában nő, ritkább esetben pedig csökken a gerinccsigolyák, így a testméret és a hasi pikkelyek száma, tehát kígyóknál a klíma közvetlenül befolyásolhatja a morfológiai sajátosságokat. A *V. aspis* és *V. latastei* közel-rokon fajok esetében például észak felé csökkenő trendet figyeltek meg a pikkelyek számában (Martinez-Freiria et al. 2009).

Várakozásunknak megfelelően nagyobb volt a niche átfedés a morfológiai alapon azonosított leszármazási ágak között, mint a molekuláris módszerekkel azonosított genetikai kládok között, mivel minél nagyobb az euklidészi távolság a morfológiai jellegek alapján két taxon között, annál kisebb a niche átfedés közöttük (4. ábra). Habár magas morfológiai hasonlóság (azaz alacsony az euklidészi távolság) esetén a niche-átfedést jellemző D érték jelentős szórást mutatott, az észlelt tendencia szignifikánsan negatív volt, azaz a morfológiailag közelebb álló taxonok között a niche-átfedés is nagyobb.

Eredményeink alátámasztották hipotézisünket, miszerint a morfológiailag hasonlóbb, de genetikailag nem rokon taxonok közötti morfológiai hasonlóság az élőhely klimatikus jellegzetességeivel összefügg. Ugyanakkor a *V. ursinii*-komplex három morfológiai és filogenetikai kládja között nem találtunk szignifikáns eltéréseket a niche-átfedésben, amit megerősít Martinez-Freiria et al. (2009) eredménye, hogy a klimatikus faktorok mellett a filogenetikus örökségnek fontos szerepe lehet a jellegek hasonlóságában.

A filogenetikai háttér fontossága tükröződik a második hipotézisünk tesztelése során kapott eredményünkből, hogy a molekuláris filogenetikai („genetikai”) módszerekkel azonosított testvér-taxonokon belül szignifikánsan nagyobb volt a niche-átfedés, mint a klasszikus kladisztikai módszerekkel azonosított párokon belül. A genetikai testvér-taxonok niche-ei tehát nagyobb mértékben fedtek át, mint a nem testvér-taxonok esetén, azaz a genetikai testvér-taxonok az ökológiai niche-ük tekintetében jobban hasonlítanak egymásra, mint a távolabbi rokon taxonok (niche-konzervativizmus). Ha a testvér-taxonok diverzifikációját kompetíció vagy különböző források kihasználására irányuló divergens szelekció (niche-szegregáció) okozza, akkor a testvér-taxonok közötti niche-átfedés értéke alacsonyabb lesz, mint a nem testvér-taxonok esetén tapasztalható értékek (Losos 2011). Ezzel ellentétben, ha a testvér-taxonok szétválását egyéb tényezők (pl. klimatikus ingadozások, biogeográfiai folyamatok pl. vikariancia) okozzák, akkor a

niche-átfedés magasabb lesz a testvér-taxonok, mint a nem testvér-taxonok esetén. Ez a „filogenetikai tehetetlenség” akkor mutatható ki közel rokon taxonok esetében, ha a fajok elválása nem az élőhelypreferencia változásának eredménye (Peterson 2011). Ezt a jelenséget más néven niche konzervativizmusnak nevezzük, tehát a fajok elválása ellenére a recens fajok ökológiai niche-eiben a közös ős tulajdonságai erősen megnyilvánulnak. A niche konzervativizmus vizsgálata csak az utóbbi években, a megfelelő modellezési módszerek és adatbázisok elterjedésével vált elérhetővé. Hüllők ökológiai niche konzervativizmusának vizsgálatára csak néhány példa áll rendelkezésre, mint az észak-amerikai elterjedésű királysikló alfajok (*Lampropeltis getula* ssp.) összehasonlítása is (Pyron & Bubik 2009). A királysikló alfajok között jelentős niche konzervativizmust találtak, melyet megerősítenek saját eredményeink is. Habár közel rokon taxonok esetében jól detektálható ez a jelenség, az egyes alfajok esetében a niche-ek divergenciájára is találtak bizonyítékot (Pyron & Bubik 2009), amit a mi adatainkkal egyelőre nem sikerült kimutatnunk.

Az, hogy a síkvidéki élőhelyeken előforduló viperák csoportján belül magas niche átfedést tapasztaltunk, míg a hegyvidéki taxonok esetében alacsonyat abból adódhat, hogy a hegyvidéki taxonok altitudinális elterjedése sokkal nagyobb intervallumban változhat, mint a síkvidékieké (pl: *V. graeca* 1600-2100 m, *V. eriwanensis* 2400-2900 m), mely nagyobb változatosságot jelent a klimatikus tényezőkben is. A jelenség egy lehetséges másik magyarázata az, hogy a hegyvidéki taxonok nagyobb mértékű adaptációt mutatnak a helyi viszonyokhoz, azaz a taxonpárok niche-ei kisebb mértékben fednek át, mint a hasonlóbb síkvidéki taxonok esetén. Ezt az elképzelést megerősíti az is, hogy a hegyvidéki taxonok száma jóval magasabb, mint a síkvidékieké. A hegyvidéki taxonok gyorsabb diverzifikációja (ha ez valóban létezik) feltételezésünk szerint kapcsolatban lehet a hegyvidéki élőhelyek nagyobb földrajzi és klimatikus tagoltságával, mely kedvezőbb feltételeket nyújt az ökológiai niche szegregációjára, mint az egymáshoz nagyobb mértékben hasonló síkvidéki élőhelyek esetén. Ezen hipotézis vizsgálata azonban további kutatást igényel.

Eredményeink felhasználhatóak lesznek a morfológiai és molekuláris taxonómiai ellentmondásainak magyarázatában. Habár az egyes környezeti tényezők konkrét hatását nem tudtuk feltárni, vizsgálatunk fontos összefüggésekre mutatott rá az élőhelyek klimatikus jellemzői, a filogenetikai háttér és az ökológiai niche evolúciója között a veszélyeztetett *Vipera ursinii* fajkomplex taxonjai esetében.

5. Köszönetnyilvánítás

Szeretnénk megköszönni Dr. Tóth János Pál, Dr. Tökölyi Jácint, Dr. Sramkó Gábor, Dr. Lukács Balázs András, Wouter Beukema (University of Twente, Hollandia), a Herpetológiai Önképző Csoport és a Herpetológia kurzus hallgatói, és legfőképpen témavezetőnk Dr. Lengyel Szabolcs segítségét. A munkát a TÁMOP-4.2.2/B-10/1-2010-0024 "A Debreceni Egyetem tudományos képzési műhelyeinek támogatása" c. projekt támogatta.

6. Irodalomjegyzék

- Anderson R. P., Israel Gonzalez J. (2011): Species- specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with MaxEnt – Ecological Modelling 222: 2796-2811
- Austin M. P. (2002): Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling – Ecological Modelling 157: 101-118
- Austin M. P. (2007): Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches – Ecological Modelling 200: 1-19
- Avice, Wollenberg (1997): Phylogenetics and the origin of species – Proceedings of the National Academy of Sciences USA 94: 7748-7755
- Böhm M., Collen B., Baillie J.E.M., Bowles P., Chanson J., Cox N. (2013): The conservation status of world's reptiles – Biological Conservation 157: 372-385
- Broennimann O., Fitzpatrick M. C., Pearman P. B., Petitpierre B., Pellisier L., Yoccoz N. G., Thuiller W., Fortin M., Randin C., Zimmermann N. E., Graham C. H., Guisan A. (2012): Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data – Global Ecology and Biogeography 21: 481-497
- Castellano S., Malhotra A., Thorpe R. S. (1994): Within-island geographic variation of the dangerous Taiwanese snake *Trimeresurus stejnegeri*, in relation to ecology – Biological Journal of the Linnean Society 52: 365-375

- Elith J., Graham C. H., Amderson R. P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., Huettmann F., Leathwick J. R., Lehmann A., Li J., Lohmann L. G., Loisell B. A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J. McM. M., Townsend Peterson A., Phillips S. J., Richardson K., Scacchetti-Pereira R., Schapire R. E., Soberón J., Williams S., Wisz M. S. (2006): Novel methods improve prediction of species' distribution from occurrence data – *Ecography* 29: 129-151
- Elith J., Leathwick J. (2009): Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time – *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* 40: 677-697
- Elith J. Phillips S. J., Hastie T., Dudík M., Chee Y. E., Yates C. J. (2011): A statistical explanation of MaxEnt for ecologists – *Diversity & Distributions* 17: 43-57
- Engelman W. E., Fritzsche J., Günther R., Obst F. J. (1986): *Lurche und Kriechtiere Europas* – Ferdinand Enke Verlag Stuttgart, pp. 420
- Ferchaud A. – L. Ursenbacher S., Cheylan M., Luiselli L., Jelíc D., Halpern B., Major Á., Kotenko T., Keyan N., Behrooz R., Crnobrnja-Isailovic J., Tomovic L., Ghira I., Ionnadis Y., Arnal V., Montgelard C. (2012): Phylogeography of the *Vipera ursinii* complex (Viperidae): mitochondrial markers reveal an east-west disjunction in the Palearctic region – *Journal of Biogeography* 39: 1836-1847
- Franklin J. (2009): *Mapping species distributions: spatial inference and prediction* – Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Guisan A., Edwards T. C., Haiste T. (2002): Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene – *Ecological Modelling* 157: 89-100
- Gvozdík V., Jandzik D., Cordos B., Rehák I., Kotlík P. (2012): A mitochondrial DNA phylogeny of the endangered vipers of the *Vipera ursinii* complex – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 1019-1024
- Harmon L. J., Kolbe J. J., Cheverud J. M., Losos J. B. (2005): Convergence and the multidimensional niche – *Evolution* 59: 409-421
- Heikkinen R. K., Luoto M., Araújo M. B., Virkkala R., Thuiller W., Sykes M. T. (2006): Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change – *Progress in Physical Geography* 30: 1-27

- Hengl T., Sierdsema H., Radovi A., Dilod A. (2009): Spatial prediction of species' distributions from occurrence-only records: combining point pattern analysis, ENFA and regression-kriging – *Ecological Modelling* 220: 3499-3511
- Hijmans R. J., Cameron E. S., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. (2005): Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas – *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978
- Hirzel A. H., Le Lay G., Helfer V., Randin C., Guisan A. (2006): Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences – *Ecological Modelling* 199: 142-152
- Joger U. (1984): The venomous snakes of the Near and Middle East – Behefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients. Reihe A, Nr. 12, pp. 115
- Kozak H. K., Wiens, J. J. (2006): Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders – *Evolution* 60(12): 2604-2621
- Lenk P., Kalyabina S., Wink M., Joger U. (2001): Evolutionary relationships among the true vipers (Reptilia: Viperidae) inferred from mitochondrial DNA sequences – *Molecular Phylogenetics & Evolution* 19: 94-104
- Losos J. B. (2011): Convergence, adaptation and constraint – *Evolution* 65: 1827-1840
- Martinez-Freiria F., Santos X., Pleguezuelos J. M., Lizana M., Brito J. C. (2009): Geographical patterns of morphological variation and environmental correlates in contact zones: a multi-scale approach using two Mediterranean vipers (Serpentes) – *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 47: 357-367
- Mizsei E., Üveges B. (2011): Confirming the presence of *Vipera ursinii graeca* in Albania with regards of a new locality – preliminary results – 16th European Congress of Herpetology, Societas Europaea Herpetologica
- Mizsei E., Üveges B. (2012): Novel defensive behaviours of both sexes of *Vipera ursinii graeca* (Serpentes: Viperidae) – *Herpetology Notes* 5: 481-483
- Nilson G., Andrén C. (2011): The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – The *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex – *Acta Zoologica Hungarica* 47(2-3): 87-267

- Ortega-Huerta M. A., Townsend Peterson A. (2008): Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods – *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 205-216
- Peterson A. T. (2011): Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence – *Journal of Biogeography* 38: 817-827
- Pyron R.A., Burbink F.T. (2009): Lineage diversification in a widespread species: roles for niche divergence and conservatism in the common kingsnake, *Lampropeltis getula* – *Molecular Ecology* 18: 3443–3457
- Rieppel O. C. (1989): Character incongruence: noise or data? – *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 28: 53-62
- Rocchini D, Hortal J, Lengyel Sz, Lobo JM, Jimenez-Valverde A, Ricotta C, Bacaro G, Chiarucci A. (2011): Accounting for uncertainty when mapping species distributions: the need for maps of ignorance. *Progress in Physical Geography* 35: 211-226.
- Sanderson M. J., Donogue M. J. (1989): Patterns of variation in levels of homoplasy – *Evolution* 43: 1781-1795
- Thorpe R. S. & Baez M. (1987): Geographic variation within an island: univariate and multivariate contouring of scalation, size, and shape of the lizard *Gallotia galloti* – *Evolution* 41: 256-268
- Traill L. W., Bigalke R. C. (2006): A presence-only habitat suitability model for large grazing African ungulates and its utility for wildlife management – *African Journal of Ecology* 45: 347-354
- Tsoar A., Allouche O., Steinitz O., Rotem D., Kadmonet R. (2007): A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution – *Diversity & Distributions* 13: 397-405
- Vitt L. J., Caldwell J. P. (2009): *An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press of Elsevier, New York.
- Wade M. J., Kalisz S. (1990): The causes of natural selection – *Evolution* 44: 1947-1955
- Wake D. B., Wake M. H., Specht C. D. (2011): Homoplasy: from detecting patterns to determining process and mechanism of evolution – *Science* 331: 1032-1035

- Warren D. L., Glor R. E., Turelli M. (2008): Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution – *Evolution* 62: 2868-2883
- Wielstra B., Beukema W., Arntzen J.W., Skidmore A.K., Toxopeus A.G- (2012: Corresponding mitochondrial DNA and niche divergence for crested newt candidate species – *PLoS ONE* 7: e46671
- Zuffi M. A. L., Gentili A., Cecchinelli E., Pupin F., Bonnet X., Filippi E., Luiselli L. M., Barbanera F., Dini F., Fasola M. (2009): Geographic variation of body size and reproductive patterns in Continental versus Mediterranean asp vipers, *Vipera aspis* – *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 383-391

7. Melléklet

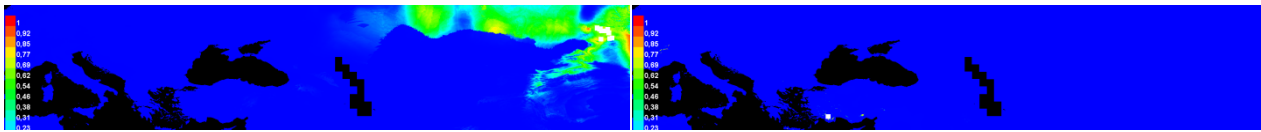
1. táblázat. Multikollinearitási analízis eredménye (Spearman's $r_s < 0.75$ félkövér dőlt, és a kiválasztott környezeti faktorok (félkövérrel)).

Környezeti faktorok	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.
1. Legszárazabb negyed átlaghőmérséklete	0	0.603	0.696	0.013	0.057	0.231	0.198	0.047	0.204	-0.462	0.319	0.275	0.175	0.440	0.307	0.607	0.658	0.208	0.348
2. Legmelegebb negyed átlaghőmérséklete	0	0	0.530	0.383	0.356	0.379	0.060	0.366	0.380	-0.556	0.086	0.724	0.318	0.038	0.218	0.979	0.474	0.251	0.198
3. Leghidegebb negyed átlaghőmérséklete	0	0	0	0.343	0.356	0.163	0.063	0.351	0.183	-0.025	0.534	0.447	0.138	0.651	0.710	0.444	0.988	0.659	0.038
4. Éves csapadék	0	0	0	0	0.925	0.816	0.321	0.939	0.837	0.751	0.835	0.015	0.631	0.291	0.706	0.472	0.425	0.776	0.093
5. Legcsapadékosabb hónap csapadéka	0	0	0	0	0	0.577	0.045	0.996	0.599	0.595	0.857	0.098	0.489	0.378	0.701	0.422	0.415	0.729	0.157
6. Legszárazabb hónap csapadéka	0	0	0	0	0	0	0.611	0.600	0.993	0.861	0.497	0.165	0.682	0.037	0.494	0.485	0.258	0.619	0.107
7. Csapadék szezonálisitása	0	0	0	0	0	0	0	0.069	0.619	-0.439	0.099	0.472	0.644	0.452	0.035	0.142	0.044	0.150	0.121
8. Legcsapadékosabb negyed csapadéka	0	0	0	0	0	0	0	0	0.621	0.618	0.860	0.095	0.508	0.367	0.703	0.435	0.413	0.736	0.156
9. Legszárazabb negyed csapadéka	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8502	0.531	0.160	0.698	0.051	0.517	0.488	0.279	0.641	0.085
10. Legmelegebb negyed csapadéka	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.309	0.024	0.649	0.022	0.426	0.653	0.068	0.553	0.222
11. Leghidegebb negyed csapadéka	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.055	0.409	0.444	0.680	0.150	0.582	0.694	0.266
12. Tengerszint feletti magasság	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.221	0.181	0.096	0.625	0.479	0.015	0.394
13. Átlagos napi hőingás	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.296	0.411	0.473	0.274	0.625	0.075
14. Izotermalitás	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.724	0.061	0.591	0.546	0.176
15. Hőmérséklet szezonálisitása	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.299	0.741	0.964	0.124
16. Legmelegebb hónap maximum hőmérséklete	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.371	0.369	0.126
17. Leghidegebb hónap minimum hőmérséklete	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.725	0.035
18. Átlagos évi hőingás	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.057
19. Legcsapadékosabb negyed átlaghőmérséklete	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

2. táblázat. A vizsgált taxonok ökológiai niche modelljei közötti átfedés Schoener-féle *D* értékei

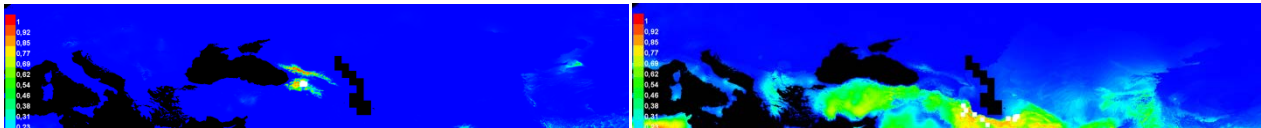
Taxon	altaica	anatolica	darevskii	ebneri	eriwanensis	graeca	lotievi	macrops	macrops- CR	moldavica	parursinii	pontica	rakosiensis	renardi	tienshanica	ursinii- FR	ursinii- IT
altaica	1,0000	0,0000	0,0930	0,0143	0,0503	0,0007	0,0154	0,0110	0,0036	0,1616	0,3560	0,1285	0,0629	0,1272	0,2320	0,0003	0,0067
anatolica	x	1,0000	0,0003	0,0086	0,0082	0,0400	0,0002	0,0050	0,0112	0,0005	0,0000	0,0035	0,0002	0,0014	0,0024	0,0059	0,0029
darevskii	x	x	1,0000	0,0822	0,3171	0,0387	0,2689	0,0797	0,0066	0,1354	0,0889	0,1637	0,1241	0,1240	0,1720	0,0137	0,0670
ebneri	x	x	x	1,0000	0,2886	0,0680	0,0409	0,2563	0,0819	0,0744	0,0082	0,3980	0,0879	0,2795	0,3611	0,1273	0,1435
eriwanensis	x	x	x	x	1,0000	0,0685	0,2392	0,1699	0,0341	0,1157	0,0308	0,2278	0,0995	0,1950	0,2002	0,0518	0,1010
graeca	x	x	x	x	x	1,0000	0,0137	0,0974	0,0467	0,0118	0,0001	0,0534	0,0056	0,0200	0,0283	0,0726	0,0606
lotievi	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,0769	0,0086	0,1684	0,0183	0,1394	0,1524	0,1082	0,1068	0,0030	0,1042
macrops	x	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,3410	0,2080	0,0079	0,4352	0,2370	0,2467	0,2674	0,4494	0,6528
macrops-CR	x	x	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,0390	0,0020	0,1751	0,0330	0,1497	0,1468	0,3098	0,2689
moldavica	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,1963	0,5064	0,7684	0,4130	0,4406	0,0678	0,3202
parursinii	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,1180	0,1234	0,1090	0,2131	0,0000	0,0129
pontica	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,4551	0,6330	0,7191	0,1641	0,4236
rakosiensis	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,3990	0,3500	0,0939	0,3613
renardi	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,6613	0,0510	0,2570
tienshanica	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,0735	0,2569
ursinii-FR	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1,0000	0,3763
ursinii-IT	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1,0000

Melléklet 1. ábra. A *Vipera ursinii*-komplex ökológiai niche modelljei (melegebb színek: a klimatikus stb. tényezők alapján alkalmas élőhelyek, hidegebb színek: nem alkalmas élőhelyek).



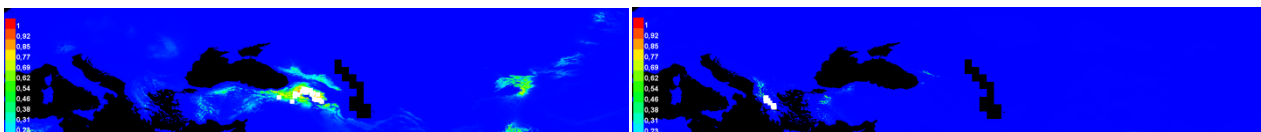
1. ábra. *Vipera altaica*.

2. ábra. *Vipera anatolica*.



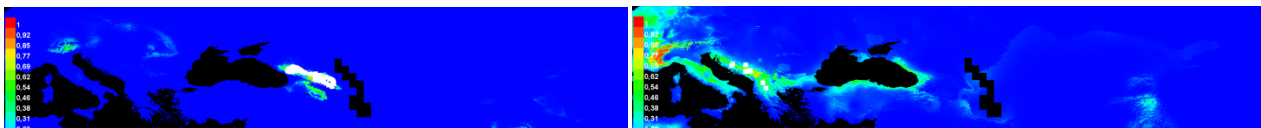
3. ábra. *Vipera darevskii*.

4. ábra. *Vipera ebneri*.



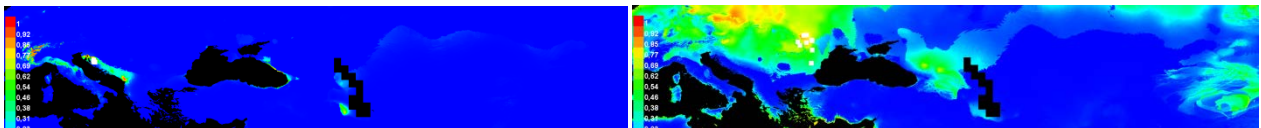
5. ábra. *Vipera eriwanensis*.

6. ábra. *Vipera ursinii graeca*.



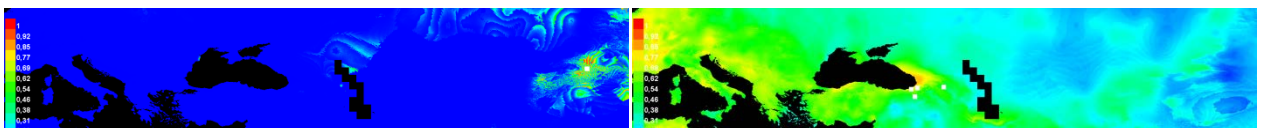
7. ábra. *Vipera lotievi*.

8. ábra. *Vipera ursinii macrops*.



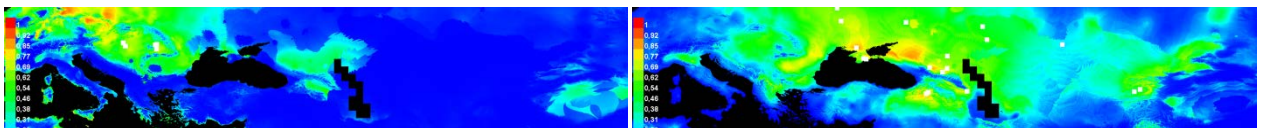
9. ábra. *Vipera ursinii macrops* „CR”.

10. ábra. *Vipera ursinii moldavica*.



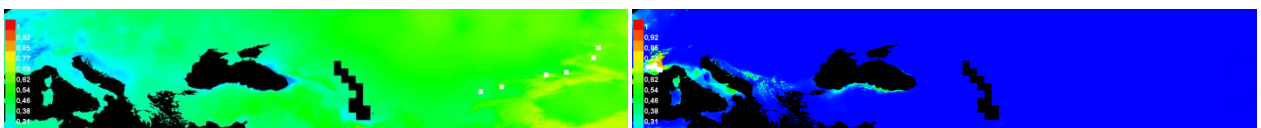
11. ábra. *Vipera renardi parursinii*.

12. ábra. *Vipera pontica*.



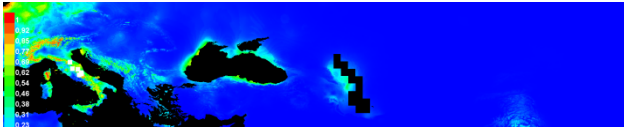
13. ábra. *Vipera ursinii rakosiensis*.

14. ábra. *Vipera renardi renardi*.



15. ábra. *Vipera renardi tienshanica*.

16. ábra. *Vipera ursinii ursinii* „FR”.



17. ábra. *Vipera ursinii ursinii* „IT”.