

OTDK pályamunka

Tisza Ádám, 2023.01.07.

36. OTDK Biológia Szekció

A rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) és potenciális madár predátorainak
napszakos aktivitás mintázata

Szerző:

Tisza Ádám Bálint

Állatorvostudományi Egyetem, Ökológia Tanszék

Biológia BSc III. hallgató

Témavezetők:

Dr. Korsós Zoltán

Állatorvostudományi Egyetem, Ökológia Tanszék

Egyetemi docens

Dr. Mizsei Edvárd

Debreceni Egyetem, Ökológiai Tanszék

Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság

Projekt koordinátor

Állatorvostudományi Egyetem

Budapest, 2023

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék.....	3
Bevezetés.....	4
Célkitűzések	8
Anyag és módszer	9
Mintavételi területek.....	9
Adatgyűjtés.....	10
Elemzés.....	11
Eredmények.....	13
Rákosi vipera aktivitása.....	13
Madármegfigyelés eredményei.....	13
A vipera- és a madáraktivitások átfedése	16
Következtetések	22
Összefoglaló.....	25
Abstract	26
Irodalomjegyzék.....	27
Köszönetnyilvánítás	31

Bevezetés

A ragadozófajok jelenléte vitathatatlan fontossággal bír Földünk ökoszisztémáinak működésében, többek között energia- és anyagáramlási, biodiverzitás-megőrzési és élőhely-formálási szempontokból (Fath & Killian 2007, Ripple & Beschta 2012, Ripple et al. 2013). Szelekciós erőként jelentősen befolyásolják prédájuk számos jellegét, többek között morfológiáját, viselkedését, vagy életmenet- stratégiáját (Sih 1980, Reznick & Endler 1982, Stibor & Lüning 1994). Ez hosszú távon magának a ragadozónak a táplálékszerzését is sikertelenebbé teheti, így kénytelenek ők is lépést tartani és alkalmazkodni a prédához (Palkovacs & David 2008). Ezáltal ökológiailag változatos életközösségek képesek kialakulni, magas prédafaj-diverzitással, ami maga után vonja a predátorfajok realizált niche-varianciájának növekedését, így a generalista predátorok kialakulását (Sánchez-Hernández et al. 2020). Egy diverz prédaközösség kizárólag specialista ragadozó vagy specialista és generalista ragadozófajok koegzisztenciája esetén képes sikerebb populációkat fenntartani, mint egy nem diverz közösség, ami viszont sikerebb kizárólag generalista ragadozó jelenlétében (Fox 2004). Ragadozó állatok egyetlen jellemvonásának pl. testméret (Rudolf 2011) vagy bizonyos viselkedéstípus (Pruitt et al. 2012) magas intraspecifikus varianciája is erős hatással lehet trofikus kapcsolataikra, többnyire a prédafajok hátrányára.

Prédaállatok predációs nyomásra kialakult, evolúciós válaszviselkedéseit két csoportra osztjuk, antipredátor stratégiára és predátor-elkerülő stratégiára. A két mechanizmus eltérő szelekciós körülmények hatására és egymás szelekcióját redukálva alakul ki (Brodie et al. 1991). Antipredátor stratégia esetén az állat olyan jellemvonásokkal rendelkezik, amelyek csökkentik az áldozattá válás valószínűségét, amikor a lehetséges predátor táplálkozási- és észlelési területén belül tartózkodik. Számos morfológiai és viselkedésbeli tulajdonság számít antipredátor stratégiának, pl. az aposzematizmus (Endler 1988) az autotómia (Jaksić & Greene 1984), a tanatózis (Miyatake 2004); valamint az agresszív viselkedés (Brunton 1986). Predátor-elkerülő stratégia esetén az állat minimalizálja a ragadozó táplálékszerzési periódusában a táplálkozási területén való tartózkodást. Ilyen stratégia pl. a búvóhelyhasználat (Eubanks et al. 2003), továbbá a térbeli és az aktivitásbeli elkerülés, melyek között szinergia is fellelhető (Rossa et al. 2021).

A legtöbb állatra jellemző, hogy rendelkezik szezonális aktivitásmintázattal, mely hatással van rá, és gyakran a ragadozókkal való kapcsolatára is (Jetz et al. 2003, Hall & Ross 2006,

Lillywhite & Brischoux 2011). Zsákmányállatok esetén a magasabb aktivitás maga után vonja a magasabb mortalitást, így életük során napi szinten mérlegelik az áldozattá válás kockázatát az adott tevékenységből származó haszonnal (Lima & Dill 1990, Kotler et al. 1994). A prédaállatnak általában érdeke, hogy csökkentse aktivitásának átfedését adott ragadozóéval, tehát hogy aszinkronikus aktivitásuk legyen, ami viszont ütközik a predátor törekvéseivel. Előfordul a részleges szinkronitás, amikor préda és predátor egy dinamikus, evolúciós, viselkedésbeli versenyben állnak egymással (Arias-Del Razo et al. 2011).

Világszerte a hüllők mortalitását okozó ragadozók közül kiemelkedő jelentőségűek a madarak (Andrén 1982, Anderson & Burgin 2008, Law et al. 2020). Ennek elsődleges oka, hogy az ektoterm, külső hőforrásra szoruló hüllők viselkedésmintázata a testhőmérsékletüktől függ, amit viszont a környezet hőmérséklete és az aktív termoregulációval töltött idő határoz meg (Hertz et al. 1982, Huey 1982). A testhőmérséklet növelése leghatékonyabban napon sütkezéssel vagy felmelegedett vegetációban tartózkodással kivitelezhető, ami viszont lényegesen észrevehetőbbé teszi őket a vizuálisan vadászó madarak számára, főleg az utóbbi viselkedés (Webb et al. 2005). Következésképpen számos védekezési stratégia alakult ki számos hüllő körében, így a kígyók között is. Jellemző antipredátor stratégiájuk az aposzematizmus (Smith 1975), a „farok autotómia” (Mendelson 1992 & Fitch 2003), a rejtőszín (Isaac & Gregory 2013), a fokozott agresszió vagy passzív viselkedés (Schieffelin & de Quieroz 1991) és a tanatózis (de Castro-Expósito et al. 2017). Sokáig élt a köztudatban, hogy a *Vipera* nembe tartozó fajok hátán látható cikkcakkos sötétbarna/fekete minta rejtőszínként működik, ám Wüster és társai (2004) megállapították a keresztes vipera (*Vipera berus*) esetében, hogy a szalagos hát minta, viszonylagos jellegtelensége ellenére, aposzematikus funkciót szolgálhat, elsődlegesen a ragadozó madarak ellen. Niskanen és Mappes (2005) hasonló eredményre jutottak a fityós vipera (*Vipera latastei*) esetében is, így elképzelhető, hogy a *Vipera* nem többi fajára is jellemző ez a stratégia. A predátor-elkerülő stratégiák kevésbé vizsgáltak a kígyók esetében, de az bizonyított, hogy nem feltétlen használják ki a potenciálisan termoregulációval tölthető időintervallumokat a rájuk nehezedő predációs nyomás miatt (Webb et al. 2005). Ennek ellenére fokozott nyereségért cserébe megnövelhetik a termoregulációra fordított időt, pl. egyes viperafajok gravid állapotban (Lorion et al. 2013). Ezáltal nyáron a nőstények kiszolgáltatottabbak a ragadozóknak, míg tavasszal ez a párkereső, egymással viaskodó hímekre igaz (Andrén 1985).

Eddigi ismeretek szerint a *Vipera* nem fajainak preferált testhőmérséklete 30-33 °C között van, bár kevés az erre vonatkozó, természetes körülmények között végzett kutatás (Dyugmedzhiev et al. 2021). Újvári és Korsós (1997) rádiotelemetriás módszerrel vizsgálták a rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) termoregulációs viselkedését két egyeden, és megállapították, hogy napközben 35 °C alatti testhőmérsékletet tartanak fenn eltérő hőmérsékletű mikrohabitatokat kihasználva, majd estére a vegetáció hőmérsékletét követve hagyják lecsökkenni testhőmérsékletüket 20 °C-ra. Emellett azt is megállapították, hogy júliusban, főleg a nap első felében, kevésbé meredeken változik a testhőmérsékletük mint májusban, mivel a vegetáció hőmérsékletváltozását használják ki és kisebb mértékben vannak rászorulva az aktív termoregulációra.

A rákosi vipera a parlagi vipera (*Vipera ursinii*) síkságokon, füves élőhelyeken előforduló, hazánkban fokozottan védett alfaja, a Kárpát-medence legveszélyeztetettebb gerinces állata. Magyarországon kívül Erdélyben ismért még populációja (Mizsei et al. 2018). Aránylag kistermetű, 40-50 cm-es kígyófaj, mely elsődlegesen egyenesszárnyúakkal táplálkozik. 2004 óta védelmi program zajlik megőrzése érdekében, melynek keretein belül sikeresen megnövelték élőhelyeinek kiterjedését és elterjedését, valamint fogságban tenyésztett példányok elengedésével igyekeznek erősíteni a meglévő állományokat, valamint múltbeli élőhelyeikre visszatelepíteni őket (Péchy et al. 2014). Ennek ellenére a faj egyedsűrűsége nem növekedett kimutathatóan, melyért az élőhelydegradáció mellett, feltételezhetően a predációs nyomás lehet felelős. A rákosi vipera bizonyított ragadozói a vörös róka (*Vulpes vulpes*), a borz (*Meles meles*) (Móré et al. 2022) és az egerészölyv (*Buteo buteo*) de feltételezhetően még számos egyéb faj fogyasztja, főleg a juvenilis és szubadult példányokat.

Invazív vagy nem szabályozott állományú, gyakran antropogén forrásokat kihasználó ragadozófajok szélsőséges esetben prédafajok kipusztítására is képesek, tehát természetvédelmi szempontból kiemelkedően fontos a kezelésük (Boarman 2003, Maeda et al. 2019). Többszörösen leírt jelenség az állatvilágban az ún. 'mesopredator release hypothesis', miszerint egy alsórendű ragadozó jelentősen túlszaporodik egy felsőbbrendű ragadozó eltűnése után, ami beavatkozás nélkül az alsóbbrendű ragadozó prédáinak jelentős állománycsökkenését vagy akár kihalását eredményezheti (Rogers & Caro 1998, Ripple et al. 2013, Read & Scoleri 2015). A predációs nyomás mértékétől függően a prédafaj és a ragadozófaj koegzisztenciájának megőrzéséhez szükséges a populációs trendek megismerése, a prédafaj fennmaradásához

szükséges egyedsűrűség meghatározása, valamint a prédafaj túlélésének elősegítése élőhelyfejlesztéssel és/vagy ragadozó gyérítéssel (Sinclair et al. 2008).

Célkitűzések

A kutatás célja a madarak általi viperazsákmányolás direkt megfigyelése, és a rákosi vipera termoregulációs viselkedésére alapozott, becsült aktivitásának, valamint az élőhelyén előforduló potenciális madárpredátorainak megfigyelt aktivitásának vizsgálata, továbbá ezeknek az összehasonlítása. A nagyobb egyedszámban megfigyelt ragadozómadarak és a hüllőspecialista kígyászölyv (*Circaetus gallicus*) esetében külön fajonként is elvégezzük az utóbbi összehasonlítást. Az eredmények által többet megtudhatunk a rákosi vipera és ragadozóinak viselkedéséről, kapcsolatukról, mely ismeretek a jövőben hozzájárulhatnak a fajmegőrzési akciók hatékonyságához.

Anyag és módszer

Mintavételi területek

HUKN20003 Felső-kiskunsági turjánvidék Natura2000 terület

A Felső-kiskunsági turjánvidéken, Kunpeszér és Kunadacs települések külterületén fekszenek a Peszéradacsi-rétek, ahol jelenleg is hazánk legnagyobb egybefüggő rákosivipera-állományai élnek. Itt található emellett a Rákosivipera-védelmi Központ, ahol a rákosi viperák fogságban történő tenyésztése zajlik, és egy 2020-ban felállított, 4 hektáros ragadozókizáró hálórendszer, mely védelmezi az ott élő viperákat az esetleges predátoroktól. A terület döntő hányadán mezőgazdasági hasznosítás folyik, a legnagyobb kiterjedésű gyephasznosítás a szarvasmarha-legeltetés. Jellemzőek a néhol fasorokkal és erdőfoltokkal tagolt, de nagy kiterjedésű üde rétek, időszakos vízborítású láprétek, sztyepprétek, homokpusztagyeppek, viszont az évek múlásával egyre nagyobb kiszáradás jellemzi a nedvesebb területeket is. Gyakori növénytársulások zsombékoló fűféléi pl. a kormos csáté (*Schoenus nigicrans*), a homoki szürkekáka (*Holoschoenus romanus*), a kékperje (*Molinia hungarica*) és a kunkorgó árvalányhaj (*Stipa capillata*). A terület gazdag madárfaunájából rendszeresen költő faj többek között a tűzok (*Otis tarda*), a parlagi sas (*Aquila heliaca*), a hamvas rétihéja (*Circus pygargus*), a barna rétihéja (*C. aeruginosus*), a kígyászölyv (*Circaetus gallicus*), az egerészölyv (*Buteo buteo*), a vörös vércse (*Falco tinnunculus*), a kék vércse (*F. vespertinus*), a szalakóta (*Coracias garrulus*), a gyurgyalag (*Merops apiaster*) és a fehér gólya (*Ciconia ciconia*). Erősen abundáns, gyérítéssel kezelt fajok a vörös róka (*Vulpes vulpes*), a borz (*Meles meles*), a dolmányos varjú (*Corvus cornix*) és a szarka (*Pica pica*).

HUKN20024 Bócsa-bugaci homokpuszta Natura2000 terület

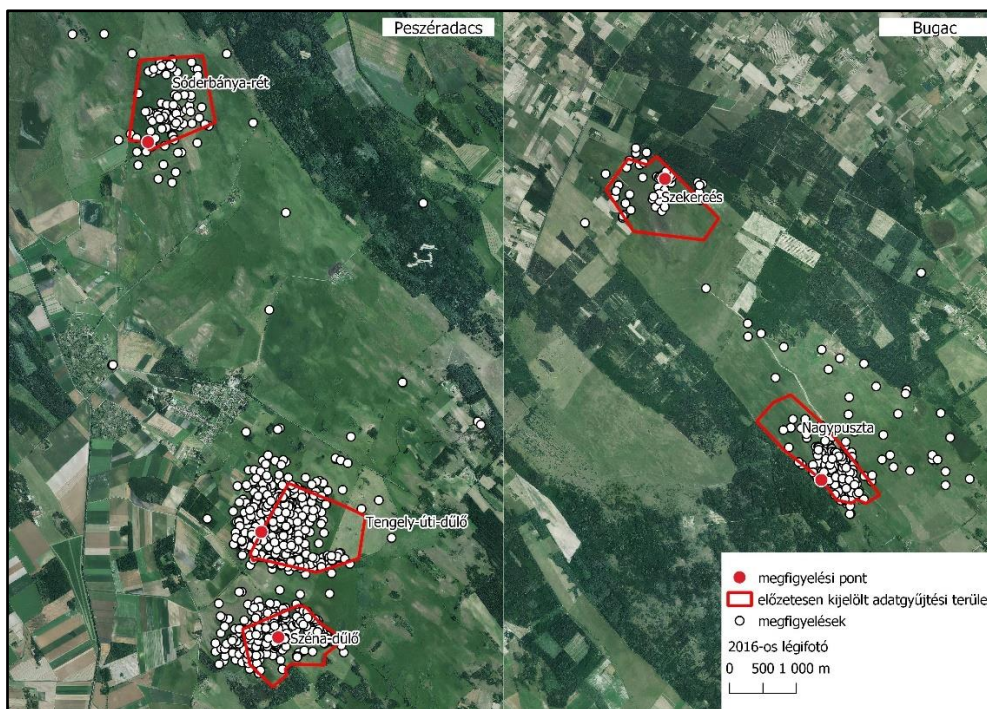
A Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság területén található másik ismert rákosi vipera élőhelykomplex a kisebb kiterjedésű Bócsa-bugaci homokpuszta. A területen egy 2019 óta zajló akció célja két, egymástól ökológiailag reprodukciósan izolált rákosivipera-populáció összekötése egy élőhely folyosó kialakításával. A rákosivipera-élőhelyek nagy részén mezőgazdasági hasznosítás folyik, többnyire szarvasmarha-legeltetés, akárcsak Peszéradacson. Az erdővel határolt, nagy kiterjedésű pusztára jellemző társulás a nyílt homokpusztagyep, melyet szélsőséges, kedvezőtlen tényezők formáltak, pl. a tápanyagszegény alapkőzet, és az egyre nagyobb mértékű szárazság. Jellemző fűféléi többek között a homoki csenkesz (*Festuca vaginata*) és a homoki árvalányhaj (*Stipa borysthénica*). Madarak közül jellemző a tűzok (*Otis*

tarda), a hamvas rétihéja (*Circus pygargus*), a barna rétihéja (*C. aeruginosus*), a kígyászölyv (*Circaetus gallicus*), az egerészölyv (*Buteo buteo*), a vörös vércse (*Falco tinnunculus*), a szalakóta (*Coracias garrulus*) és a fehér gólya (*Ciconia ciconia*). A vörös róka (*Vulpes vulpes*), a borz (*Meles meles*), a dolmányos varjú (*Corvus cornix*) és a szarka (*Pica pica*) mellett jelentős mértékben vadásszák az aranysakált (*Canis aureus*) is.

Adatgyűjtés

A rákosi vipera aktivitásának becsléséhez a faj kiskunsági élőhelyein a 2020-as és 2021-es év során a „A rákosi vipera természetvédelmi helyzetének javítása a Pannon régióban” című, LIFE18 NAT/HU/000799 azonosítójú projekt keretében megvalósuló monitoring során gyűjtöttünk adatokat. Eközben folyamatosan működött területenként egy-egy meteorológiai állomás, melyek a viperák aktivitását meghatározó operatív hőmérsékleti (T_o) adatokat gyűjtötték. A T_o az a hőmérséklet, melyet egy állategyed képes elérni a radiáció, a kondukción és a konvekció révén a környezetéből. Ezt egy rézből készült kígyómodellbe ágyazott hőmérővel rögzítjük, amely a faj méretét, testalakját és hőelnyelését utánozza (Bakken 1992). A meteorológiai állomások ezeket az adatokat két percenként rögzítették.

A potenciális madárpredátorok aktivitásához mindkét vizsgálati területen (1. ábra), összesen 5 alterületen (Peszéradacson 3, Bugacon 2), májusban és szeptemberben 3-3 napig, területenként egyszerre 2 felmérővel, 7:00 órától este 18.00 óráig gyűjtöttünk adatokat. Az adatgyűjtés során minden észlelt egyed esetében rögzítettük a madár faját korát, ha megállapítható volt, akkor a nemét, az észlelés koordinátáit és azok pontosságát, a dátumot, hogy mettől meddig tartózkodott a területen, a viselkedés típusát, valamint elejtett zsákmány esetén annak a leírását. Egy egyed többször is rögzítésre került, ha elhagyta a területet, de később visszatért. Az aktivitás becsléséhez a területen egyszerre tartózkodó egyedek számát vettük figyelembe.



1. ábra Ragadozómadár észlelési adatok adatgyűjtési területei

A terepi felmérések során az OpenBioMaps telefonos applikációját használtuk adatrögzítésre, de előfordult felmérő, aki nem ebbe vette fel az adatokat, így azokat utólag értelmeztem és töltöttem fel. Minden adat az OpenBioMaps rendszerbe lett gyűjtve, a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság szerverén futó HUNVIPHAB adatbázisba.

Elemzés

Minden adatfeldolgozást és -elemzést az R 4.1.1 statisztikai környezetben végeztünk. Az elemzéshez szükséges adatokat az *obm* csomaggal (Bán 2021) kérdeztük le az adatbázisból, majd a *hunviphab* csomaggal (Mizsei 2021) transzformáltuk és válogattuk. Az aktivitásokat kernel-sűrűség becsléssel modelleztük, és cirkuláris (00:00-24:00) valószínűségi változóként kezeltük.

A rákosi vipera potenciális aktivitásának becsléséhez először illesztettünk egy eloszlásfüggvényt a viperaészlelésekhez tartozó T_0 (operatív hőmérsékleti) adatokra. Ehhez a *PearsonDS* csomag “*rpearson*” funkcióját (Becker et al. 2017) alkalmaztuk, a *fitdistrplus* csomag “*descdist*” funkciója (Delignette-Muller et al. 2015) által becsült variancia, ferdeség és kurtózis értékek alapján. Az illesztett eloszlással becsült y értékeket újraskáláztuk 0 és 1 közé, hogy a rákosi vipera T_0 -tól függő, aktivitási valószínűségeként kezeljük.

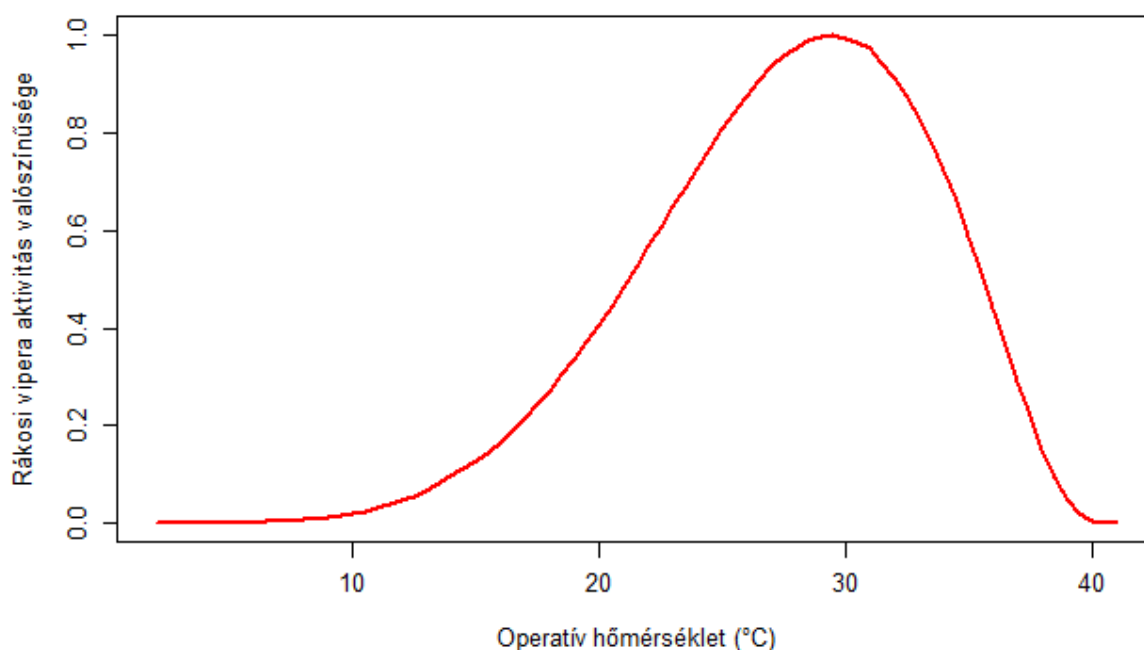
A madarak aktivitásával való összehasonlításhoz területenként és évszakonként átlagoltuk a T_0 -t a madármegfigyeléssel töltött napokon. Ezekhez társítottuk az adott hőmérséklethez tartozó viperaészlelési valószínűségeket. A 0,2 vagy annál kisebb valószínűségi értékeket 0-nak vettük, mivel ezekhez az értékekhez tartozó időpontokban (éjszaka) nem voltak viperaészlelések. Ezt követően a “sample” alapfüggvénnyel véletlenszerűen újrageneráltuk az adott időpontok T_0 értékeihez tartozó aktivitási (észlelési) valószínűséget, mely így megadta a rákosi vipera nappali órákban becsült aktivitását a madármegfigyeléssel töltött napokon.

A ragadozómadarak aktivitásbeli adatait a megfigyelések időbeli eloszlása alapján kezeltük, és átlagoltuk területenként és évszakonként. A vipera és a madarak aktivitásmintázata közti átfedést az *overlap* csomag “overlapEst” függvényének használatával, az átfedési koefficiens (delta, Δ) kiszámításával vizsgáltuk. Δ a két aktivitási görbe integráljának a metszete, 0 (nincs átfedés) és 1 (teljes átfedés) közti érték. A Δ értékek 95%-os konfidencia intervallumait 1000 bootstrap minta alapján állapítottuk meg.

Eredmények

Rákosi vipera aktivitása

A 2020-as és 2021-es években 163 alkalommal észleltünk rákosi viperát, ebből 122 alkalommal volt megfelelő T_o adat a vizsgálatunkhoz. A viperaaktivitás átlagos T_o -e 27,52 °C-nak bizonyult, az ezt ábrázoló sűrűségfüggvény varianciája 32,38 (szórása 5,69), ferdesége 0,47 és kurtózisa 2,85 (2. ábra). Megállapítható, hogy 10 és 40°C között van egyáltalán esély arra, hogy egy rákosi vipera aktív, de 29-30 °C-os testhőmérséklet esetén a legvalószínűbb.



2. ábra A rákosi vipera aktivitását prediktáló eloszlás az operatív hőmérséklet alapján

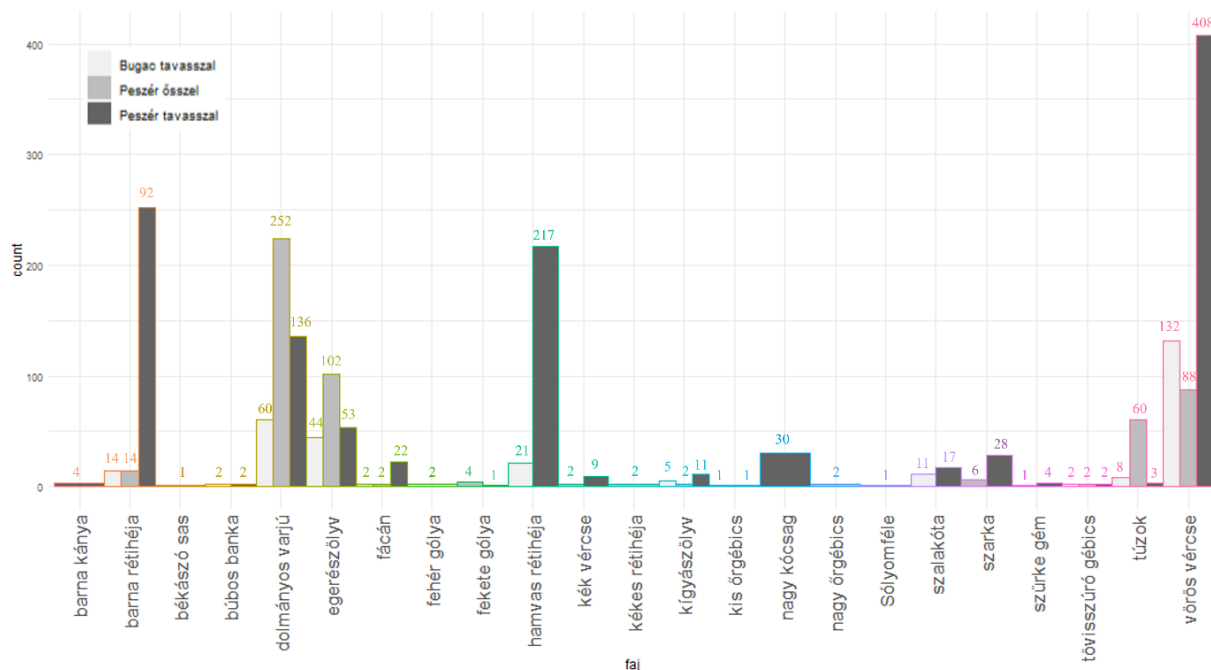
Madármegfigyelés eredményei

A májusi felmérések során Peszéradacson két alkalommal figyeltünk meg fehér gólyát (*Ciconia ciconia*) rákosi viperát zsákmányolni (3. ábra), Bugacon pedig egy alkalommal. Peszéradacson kétszer figyeltünk meg hamvas rétihéját (*Circus pygargus*) rákosi vipera zsákmány vivés és tépés közben. Bugacon egy alkalommal figyeltünk meg egy dolmányos varjat (*Corvus cornix*), amely a rákosi vipera élőhelyen táplálkozott, majd egy kistermetű kígyót zsákmányolt.



3. ábra Fehér gólya (*Ciconia ciconia*) rákosi viperát fogyaszt

A feldolgozott adatok Peszéradacról 3-3 májusi és szeptemberi nap megfigyeléseiből származnak, Bugacról viszont csupán 3 májusi nap megfigyeléseiből, mivel ősszel nem sikerült elég madarással felvenni a kapcsolatot, hogy mindkét területet képesek legyünk érdemileg vizsgálni. Összesen 23 potenciálisan viperára veszélyt jelentő madárfajnak 2075 megfigyelését rögzítettük (3.ábra).



4. ábra Potenciális rákosivipera-predátor madarak megfigyelésének száma fajonként, területenként és évszakonként, 2021-ben

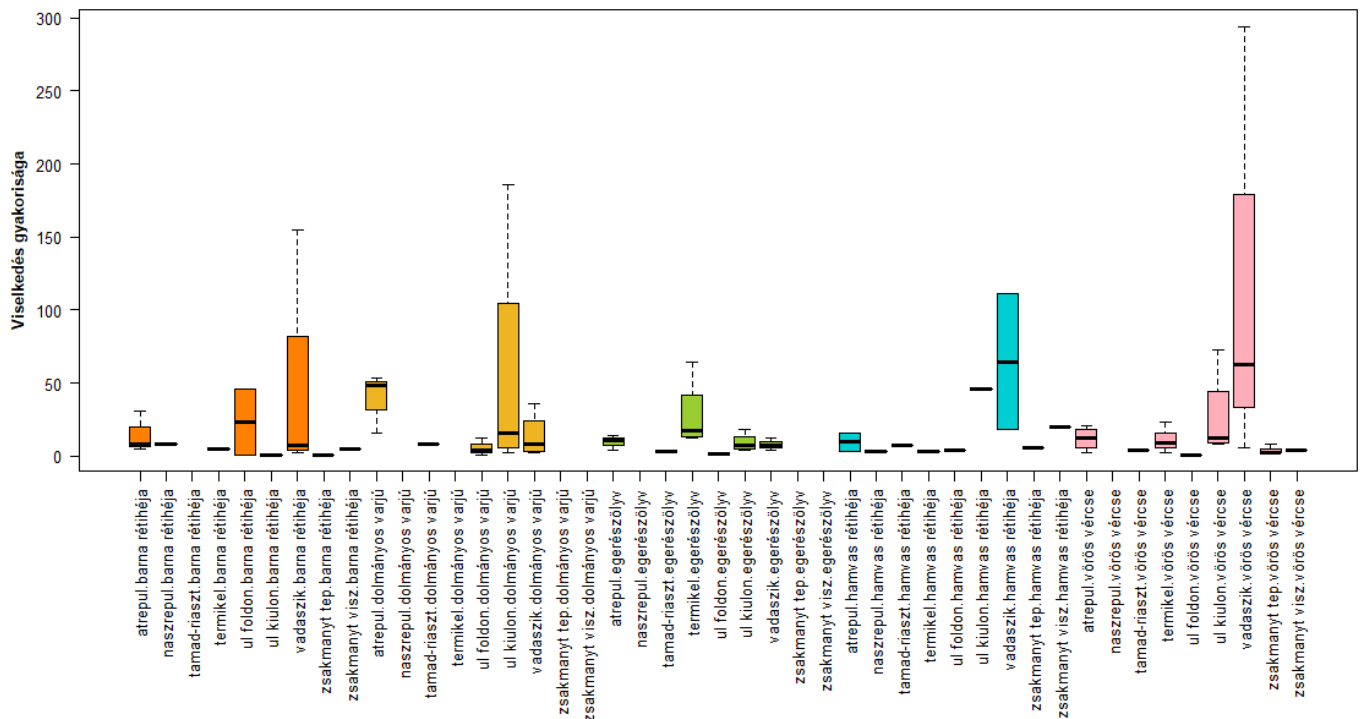
Mindkét területen és évszakban összesítve a legtöbbször észlelt madárfajok a vörös vércse (*Falco tinnunculus*) (n=644), a dolmányos varjú (*Corvus cornix*) (n=430), a barna rétihéja (*Circus aeruginosus*) (n=282), a hamvas rétihéja (*Circus pygargus*) (n=238) és az egerészölyv (*Buteo buteo*) (n=219) voltak. Ezeken kívül egyik madárfajt sem figyeltük meg száznál több alkalommal, de említésre méltó volt a tűzokok (*Otis tarda*) (n=71), a szarkák (*Pica pica*) (n=40), a nagy kócsagok (*Ardea alba*) (n=30), a szalakóták (*Coracias garrulus*) (n=28) és a fácánok (*Phasianus colchicus*) (n=26) száma is. Kígyászölyvet 22 alkalommal észleltünk. Fehér gólya nem fordult elő elég nagy számban, hogy megbízható aktivitást legyünk képesek készíteni róla (n=2), annak ellenére, hogy bizonyítottan fogyaszt rákosi viperát.

Területekre és évszakokra lebontva az eredményeket megállapítható, hogy Bugacon kevesebb barna rétihéja (n=14) és hamvas rétihéja (n=21) volt, mint egerészölyv (n=44) és dolmányos varjú (n=60), ami az összesített eredmények fordítottja. A legtöbb adat itt is vörös vércsétől származik (n=132).

Peszéradacson tavasszal szintúgy a vörös vércsék száma volt a legnagyobb (n=408), de tekintélyes volt a barna rétihéjék (n=252) és a hamvas rétihéjék (n=217) száma is. Dolmányos varjúból (n=136) és egerészölyvből (n=53) kevesebb volt, mint rétihéjából. Említésre méltó számú megfigyelés volt a nagy kócsagról (n=30), mely csak itt lett megfigyelve, és a szarkáról (n=28).

Ősszel Peszéradacson barna rétihéja kis számban (n=14), hamvas rétihéja pedig egyáltalán nem fordult elő. A legtöbb adat dolmányos varjútól származik (n=224), egerészölyvtől (n=102), és vörös vércsétől (n=88). Kiemelkedően sok megfigyelés tartozik a tűzokhoz (n=60).

A felmérés alatt a vörös vércse, a hamvas rétihéja és a barna rétihéja leggyakoribb viselkedésformája a vadászat volt (4. ábra). Az egerészölyvet termikelve lehetett a legtöbbet látni, mely viszont sok esetben a vadászatot előzi meg. A dolmányos varjú esetében a vadászatnál (a faj esetén pontosabban táplálkozás) lényegesen gyakoribb viselkedés volt a kiülőpontra ülés és az átrepülés is.



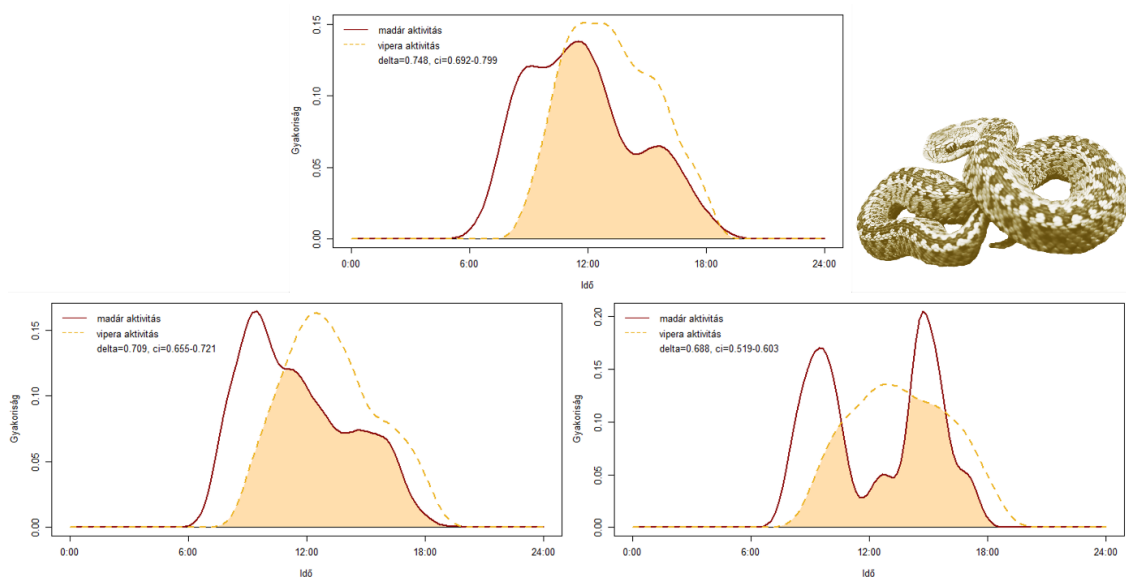
5. ábra Az öt leggyakrabban megfigyelt madárfaj megfigyelt viselkedésformáinak gyakorisága

A vipera- és a madáraktivitások átfedése

A három összesített madár-vipera aktivitás összehasonlításból tavasszal, Bugacon (tavasszal) volt a legnagyobb átfedés ($\Delta=0.748$, 95%-os k.i.: 0,692-0,799) (6. ábra). A madarak és a vipera legaktívabban töltött órája (11:30-12:00) teljes átfedésben voltak egymással. A madarak kb. 2 órával a vipera prediktált aktivitásának kezdete előtt jelentek meg, 6:00 órakor, de napszakos aktivitásuk nagyjából ugyanakkor ért véget, 19:00 órakor.

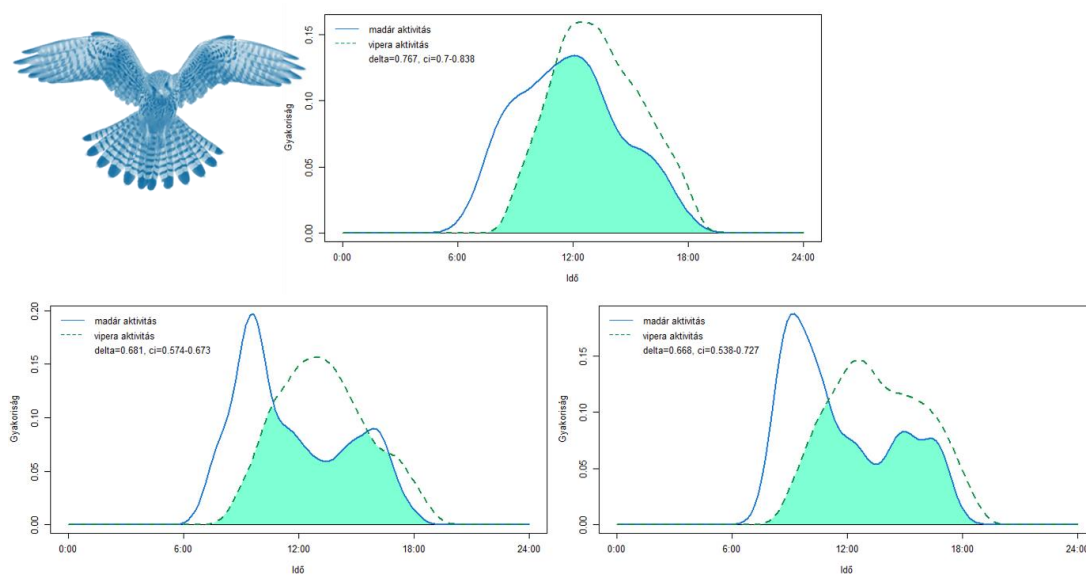
Tavasszal Peszéradacson szintúgy nagy volt az átfedés ($\Delta=0.709$, 95%-os k.i.: 0,655-0,721) (6. ábra). A madarak átlagosan 9:00 órakor voltak a legaktívabbak, míg a vipera 3 órával később, 12:00 órakor. A madarak itt is majdnem 2 órával a vipera prediktált aktivitásának kezdete előtt jelentek meg, kicsivel 6:00 után, este pedig 19:00-19:30 között szűnt meg aktivitásuk.

Ősszel Peszéradacson maga az átfedés nem tér el különösebben ($\Delta=0.688$), viszont a 95%-os konfidencia intervallum jelentősen kisebb (0,519-0,603) (6. ábra). A madarak esetében bimodális eloszlást figyelhetünk meg, aktivitásuk 7:00 órakor kezdődött és 18:00 órakor végződött, viszont a két legaktívabban töltött óra között (9:00 és 15:00) láthatólag nagy részük visszavonult. A viperák a becslés alapján ekkor, 12:00 és 13:00 között voltak a legaktívabbak. 1 órával a madarak után, kb. 7:30-kor kezdődött aktivitásuk és későn, kb. 19:30-kor ért véget.



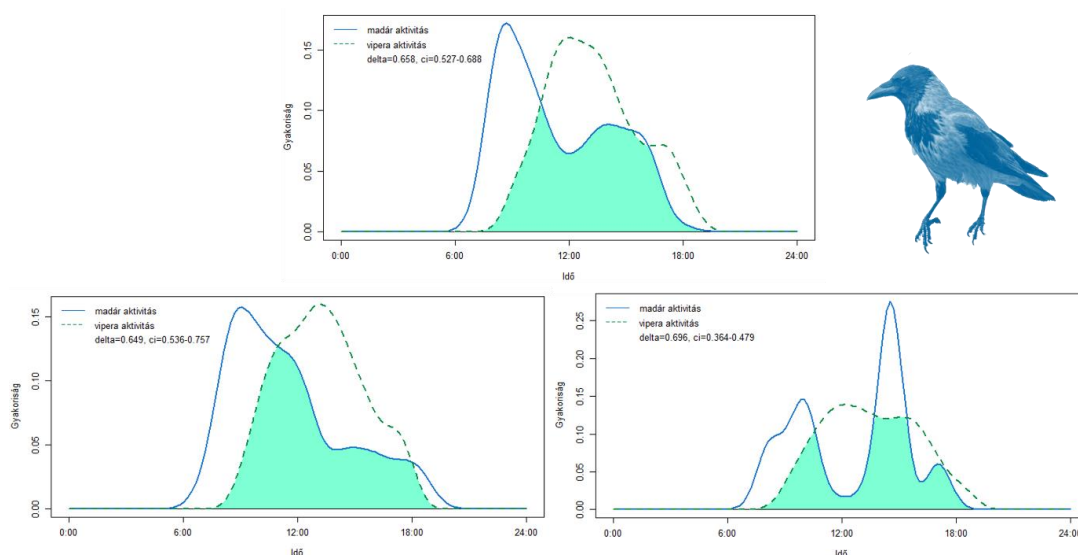
6. ábra Az összesített madáraktivitás átfedése a rákosi vipera aktivitásával tavasszal Bugacon (fent), tavasszal Pészéren (balra) és ősszel Pészéren (jobbra)

A vörös vércse aktivitásának átfedése a viperaéval tavasszal, Bugacon volt a legnagyobb ($\Delta=0.767$, 95%-os k.i.: 0,7-0,838), míg Pészéradacson tavasszal ($\Delta=0.681$, 95%-os k.i.: 0,574-0,673) és ősszel ($\Delta=0.668$, 95%-os k.i.: 0,538-0,727) is valamivel kisebb, ősszel meglehetősen tág konfidencia intervallummal (7. ábra). Pészéradacson ősszel és tavasszal is megközelítőleg bimodális a vörös vércse eloszlása egy nagyobb csúccsal 9:00 órakor és egy kisebbel 15:00-16:00 órakor, míg Bugacon unimodális, 12:00 órás csúccsal. A viperaaktivitás mindegyik esetben 12:00-13:00 órakor a legmagasabb. A vércsék aktivitása 1,5-2 órával hamarabb kezdődött.



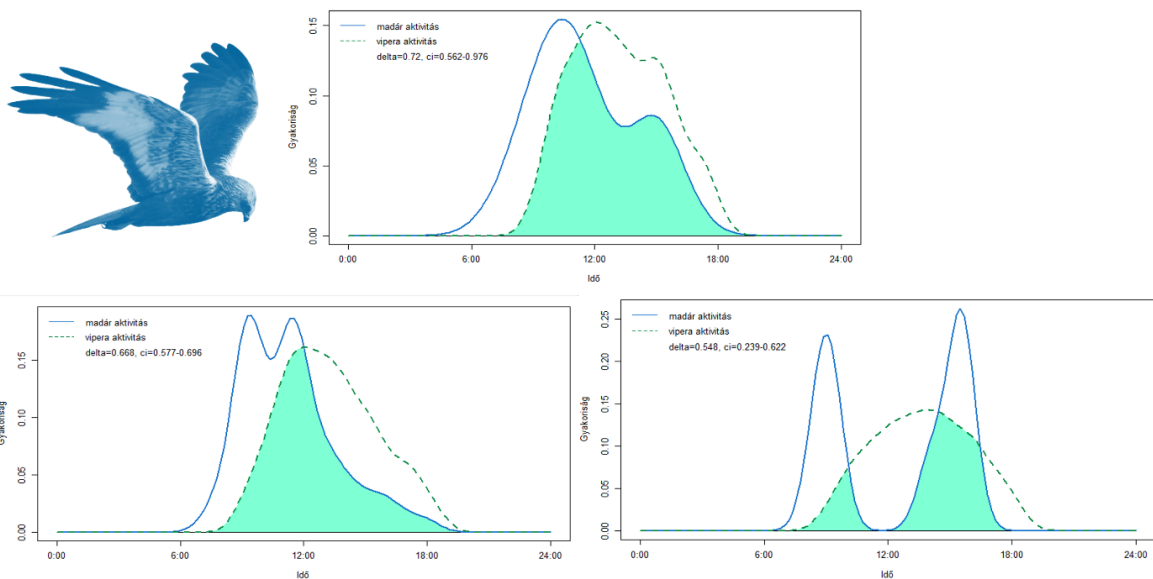
7. ábra Vörös vércse aktivitásának átfedése a rákosi vipera aktivitásával tavasszal Bugacon (fent), tavasszal Peszéken (balra) és ősszel Peszéken (jobbra)

A dolmányos varjúval való átfedés kevésbé volt jelentős, mindhárom esetben hasonló a Δ értéke, de Peszéradacson ősszel a hozzá tartozó konfidencia intervallum meglehetősen alacsony volt (Bugacon tavasszal: $\Delta=0.658$, 95%-os k.i.: 0,527-0,688; Peszéken tavasszal: $\Delta=0.649$, 95%-os k.i.: 0,536-0,757; Peszéken ősszel: $\Delta=0.696$, 95%-os k.i.: 0,364-0,479 (8. ábra). Tavasszal Bugacon és Peszéradacson is 8:30-9:00 órakor volt a varjú aktivitásának A csúcsa, 3-4 órával a viperaé előtt. Ősszel a varjú aktivitása bimodális volt egy kisebb csúccsal 10:00 órakor és egy jelentősen nagyobb 14:00 és 15:00 óra között. A varjú aktivitása minden esetben kb. 2 órával korábban kezdődött és ugyanakkor végződött ($\pm$ fél óra), mint a viperaé.



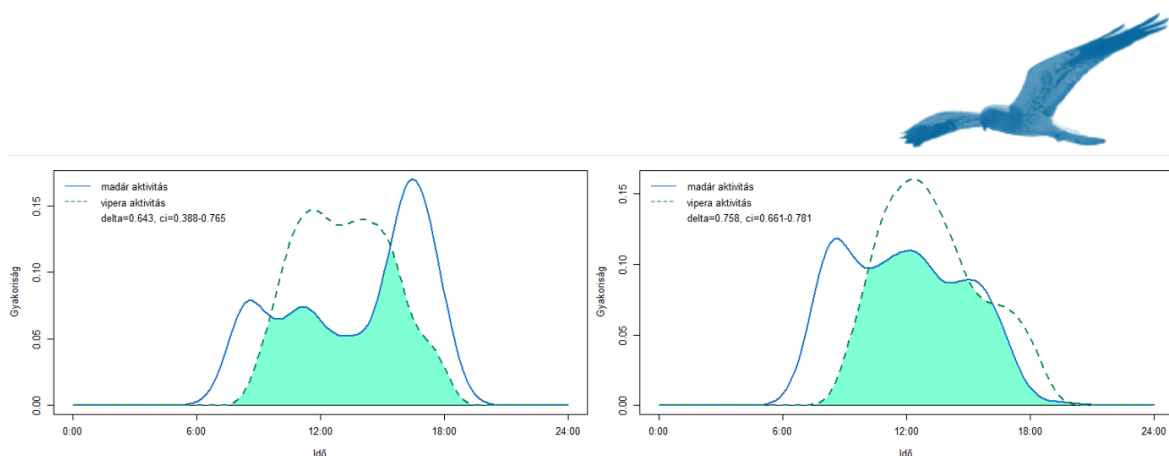
8. ábra Dolmányos varjú aktivitásának átfedése a rákosi vipera aktivitásával tavasszal Bugacon (fent), tavasszal Peszéken (balra) és ősszel Peszéken (jobbra)

A barna rétihéja aktivitásai igen eltérőek voltak a különböző esetekben. Tavasszal Bugacon volt a legnagyobb az átfedés, széles konfidencia intervallummal ($\Delta=0.72$, 95%-os k.i.: 0,562-0,976), majd tavasszal Peszéradacson, konfidencia intervallum alapján megbízhatóbb értékkel ($\Delta=0.668$, 95%-os k.i.: 0,577-0,696), majd a legkisebb ősszel Peszéradacson, szintén széles konfidencia intervallummal ($\Delta=0.548$, 95%-os k.i.: 0,239-0,622) (9. ábra). Tavasszal Bugacon és Peszéradacson is 9:00 és 12:00 között volt a barna rétihéja aktivitási csúcsa, Peszéken két kisebb csúccsal, részleges átfedésben a viperaéval. Ősszel a barna rétihéja aktivitása drasztikusan bimodális volt, 9:00 és 15:00 óra körüli csúcsokkal, délben teljesen eltűntek, míg a vipera 13:00 óra körül volt a legaktívabb. A barna rétihéja aktivitása tavasszal 1-2 órával korábban kezdődött, míg ősszel a viperaé 1 órával később végződött.



9. ábra Barna rétihéja aktivitásának átfedése a rákosi vipera aktivitásával tavasszal Bugacon (fent), tavasszal Peszéken (balra) és ősszel Peszéken (jobbra)

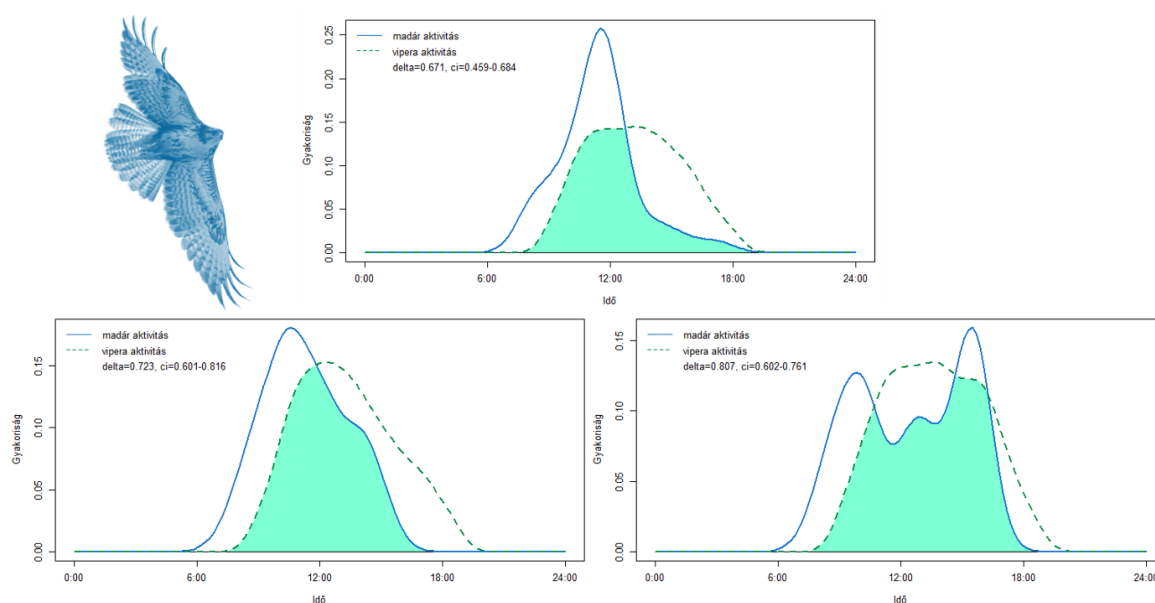
A hamvas rétihéja esetében ősszel nem voltak megfigyelési adatok. Tavasszal Peszéradacson nagyobb átfedés volt a viperával, megbízhatóbb konfidencia intervallummal ($\Delta=0.758$, 95%-os k.i.: 0,661-0,781), mint Bugacon ($\Delta=0.643$, 95%-os k.i.: 0,388-0,765) (10. ábra). Az aktivitásgörbéi multimodálisak, Bugacon 8:30-kor és 11:30-kor két kisebb és 17:00 órakor egy nagyobb csúccsal, Peszéradacson pedig közepes, egyre csökkenő csúcsokkal 8:00, 12:00 és 15:00 órakor. A hamvas rétihéja aktivitása mindkét esetben kb. 2 órával korábban, 6:00 órakor kezdődött, de majdnem ugyanakkor végződött, mint a viperáé.



10. ábra Hamvas rétihéja aktivitásának átfedése a rákosi vipera aktivitásával tavasszal Bugacon (balra) és tavasszal Peszéken (jobbra)

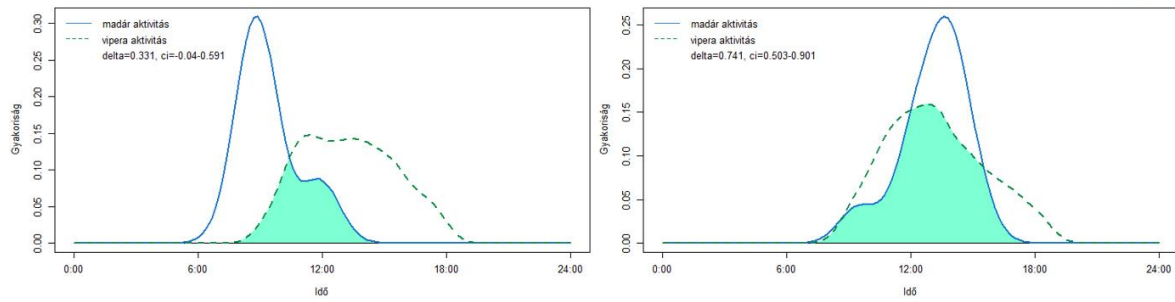
Az egerészölyv aktivitásátfedése a viperával ősszel Peszéradacson kiemelkedően magas, ám a hozzá tartozó konfidencia intervallum kevésbé az, és nem is terjed olyan magas értékig, mint a

tavaszi-peszéradacsi felméréshez tartozó konfidencia intervallum (ősz: $\Delta=0.807$, 95%-os k.i.: 0,602-0,761, tavasz: $\Delta=0.723$, 95%-os k.i.: 0,601-0,816) (11. ábra). Bugacon, tavasszal alacsonyabb az átfedés ($\Delta=0.671$, 95%-os k.i.: 0,459-0,684). Tavasszal az egerészölyv aktivitásgörbéje unimodális, Bugacon 11:00, Peszéren 10:30 körüli aktivitás csúccsal. Ősszel bimodális eloszlás látható egy 9:30-as és egy nagyobb, 15:30-as csúccsal. Az egerészölyvek aktivitása minden esetben kb. 2 órával korábban, 6:00 óra környékén kezdődött, viszont a predikció szerint a viperáé Peszéradacson később végződött, 20:00 óra környékén.



11. ábra Egerészölyv aktivitásának átfedése a rákosi vipera aktivitásával tavasszal Bugacon (fent), tavasszal Peszéren (balra) és ősszel Peszéren (jobbra)

A kígyászölyv esetében ősszel nem volt elég megfigyelési adat ($n=2$) az aktivitás ábrázolásához. Bugacon rendkívül alacsony volt az aktivitás átfedése a viperáéval, ám a hozzá tartozó konfidencia intervallum valamivel magasabb értékeket mutat ($\Delta=0.331$, 95%-os k.i.: 0,04-0,591; 12. ábra), míg Peszéradacson aránylag magas átfedés volt, széles konfidencia intervallummal ($\Delta=0.741$, 95%-os k.i.: 0,503-0,901). A kígyászölyv aktivitása erősen unimodális mindkét esetben, Bugacon 8:30-9:00 órákor, Peszéren 13:30-kor volt a legaktívabb, utóbbi esetben átfedésben a vipera aktivitási csúcsával. Bugacon a kígyászölyv aktivitása kb. 2 órával korábban kezdődik, de kb. 4 órával korábban végződik is, mint a viperáé. Peszéren 7:30-kor kezdődött mindkét fajé, de a kígyászölyvé korábban végződött kb. 2 órával.



12. ábra Kígyászölyv aktivitásának átfedése a rákosi vipera aktivitásával tavasszal Bugacon (balra) és tavasszal Peszérén (jobbra)

Következtetések

A kutatás célja a rákosi viperát (*Vipera ursinii rakosiensis*) fogyasztó madárpredátorok megfigyelése, valamint a rákosi vipera és potenciális madárpredátorainak napszakos aktivitás mintázatának megállapítása és összehasonlítása volt, ezáltal a viperára legnagyobb veszélyt jelentő fajok megállapítása és esetleges trofikus kapcsolatok, összefüggések keresése. Újvári és Korsós (1997) 2 viperaegyed testhőmérsékletét májustól szeptemberig, hetente mérték rádiotelemetriás adóval, mely alapján átlagos 15 és 35 °C közötti napszakos testhőmérséklet-változást írtak le. A mi aktivitási modellünk szerint, melyet 122 egyed adatai alapján becsültünk, 10 és 40 °C-os operatív hőmérséklet között van releváns esély viperaaktivításra, ami kitolja az Újvári és Korsós által megfigyelt határokat 5-5 °C-kal. Emellett az általunk kapott aktivitási csúcs (29-30°C) más viperák termoregulációját vizsgáló kutatások alapján is reális érték (Lourdais et al. 2013, Dyugmedzhiev et al. 2021). Megállapíthatjuk, hogy a rákosi vipera termoregulációs igényei nem térnek el jelentősen más, *Vipera* nembe tartozó fajokétól.

A predáció a természetben rendkívül ritkán megfigyelhető jelenség, így nem meglepő, hogy az összes megfigyelésből csupán hatszor észleltünk rákosivipera-predációt. Fehér gólya (*Ciconia ciconia*), hamvas rétihéja (*Circus pygargus*) és dolmányos varjú (*Corvus cornix*) is vadászott a viperaélőhelyeken a nap jelentős részében, ahogyan más megfigyelt madarak is. Bár a fehér gólya nem fordul elő nagy számban a vizsgált területeken és a fajra leginkább a gerinctelenek fogyasztása jellemző (Cheriak et al. 2014), érdemes lehet a jövőben a rákosi vipera élőhelyeinek közelében élő példányokat figyelemmel kísérni.

A kiskunsági rákosivipera-élőhelyeken legnagyobb számban előforduló potenciális madárpredátorok (megfigyelés alapján csökkenő sorrendben) a vörös vércse (*Falco tinnunculus*), a dolmányos varjú (*Corvus cornix*), a barna rétihéja (*Circus aeruginosus*), a hamvas rétihéja (*Circus pygargus*) és az egerészölyv (*Buteo buteo*) voltak. A vörös vércse Peszéradacson nagyobb létszámban fordult elő, mint Bugacon, melynek oka, hogy nagyobb területet vizsgáltunk Peszéradacson, és hogy megfelelőbb a fajnak a kiülőhelyekkel teli, nagyobb kiterjedésű gyep. Emellett Peszéradacson tavasszal sokkal több volt belőle, mint ősszel, melynek oka valószínűleg a költési időszak közbeni fokozott táplálékigény. A dolmányos varjak kiemelkedően magas száma ősszel annak köszönhető, hogy nyár végétől kezdve hajlamosak nagyobb csoportokba tömörülni. A barna rétihéja előfordult minden megfigyelési területen, de Bugacon és Peszéradacson ősszel kevésbé jelentős számban volt jelen, míg a hamvas rétihéja Bugacon szintűgy kis létszámban, Peszéradacson ősszel pedig

egyáltalán nem lett megfigyelve. Ennek oka, hogy a rétihéják láprétek, mocsarak közelében, nádasokban költenek, melyekből a bugaci élőhelyen lényegesen kevesebb van, mint Peszéradacson, valamint hogy mindkét faj már ősz elején elkezd vonulását, a hamvas rétihéja valamivel korábban, mint a barna. Az egerészölyvek magas előfordulása Peszéradacson ősszel meglepő volt, hiszen részlegesen ők is vonuló madarak, viszont egyrészt a megfigyelt egyedek egy része már származhatott északi országokból, másrészt jellemző a fajra, hogy kiülőhelyekkel teli mezőgazdasági területekre vonulnak telelni, így elképzelhető, hogy számos egyed már megállapodott Peszéradacson. (Baltag 2013).

A viselkedési kategóriák gyakorisága alapján a leggyakoribb madárfajok aktivitása többnyire a táplálékkeresést, vadászatot jelentette. Kivétel a dolmányos varjú, melyre kevésbé jellemző a vadászat, mivel a többi fajjal ellentétben nem elsődlegesen húsevőt, tehát egyetlen egyed valószínűleg nem jelent akkora veszélyt egy viperára, mint a többi faj egyedei.

A madármegfigyelésre kijelölt napokon többnyire az átlagostól eltérő, hideg időjárás volt, májusban mindhárom napon esett, szeptemberben volt közel átlagos hőmérsékletű nap is. Ilyen időjárásban a viperák viselkedése várhatóan jobban függ az aktuális hőmérséklettől és egyéb abiotikus tényezőktől, így kevésbé igazítják termoregulációjukat, pl. a ragadozók aktivitásához. Ezáltal a felmérési napok kevésbé voltak alkalmasak predátor-elkerülő stratégia kimutatásához, mintha átlagos időjárás lett volna. Ez abból is látszik, hogy a vipera aktivitásgörbéi unimodálisak és nem bimodálisak voltak, mivel hidegebb időben az operatív hőmérséklet még a nap legmelegebb óráiban sem volt magasabb a modell alapján preferált értéknél, így modellünk nem prediktálta a viperák delelését, melyet amúgy a tapasztalatok alátámasztanak és más kígyófajra is jellemző (Hailey & Davies 1987).

Az összesített madáraktivitás és a vipera aktivitásának átfedése ősszel kisebb volt a madarak bimodális eloszlású aktivitása miatt, ami valószínűleg annak köszönhető, hogy a tavaszinál valamelyest melegebb időben a madarak visszahúzódtak (de a viperák még nem), és a barna rétihéja alig, a hamvas rétihéja pedig egyáltalán nem volt jelen az őszi felméréseken. Mindhárom megfigyelési területet együtt nézve a vörös vércse aktivitása fedett át a viperával a legnagyobb mértékben, utána az egerészölyvé. Ha csupán a tavaszi felméréseket vesszük figyelembe, akkor a barna rétihéja és a hamvas rétihéja aktivitása is lényegesen átfed a viperáéval, valamint a dolmányos varjú átfedése is jelentős. Bugacon tavasszal a kígyászölyv aktivitásátfedése a viperával rendkívül alacsony volt, amely akár predátor-elkerülő stratégiára is utalhatna, viszont figyelembevéve az alacsony megfigyelési számot, a vadászterületük

tekintélyes méretét és hogy Peszéradacson kifejezetten nagy aktivitásátfedése volt a viperával, valószínű, hogy ez az eredmény nem utal predátor elleni alkalmazkodásra.

A vizsgált élőhelyeken kifejezetten nagy számban előforduló és egyben a rákosi viperával nagy aktivitásátfedéssel rendelkező madarak közül leginkább csak az egerészölyvre jellemző a hüllők, ezen belül is a kígyók fogyasztása (Selas et al. 2007), de figyeltek meg már hamvas rétihéját is (ahogyan mi is) kígyót elejteni (Arroyo 2008), valamint a barna rétihéja (Cardador et al. 2012) és a vörös vércse (Korpimäki 1985) változatos táplálékbázisában is szerepelnek a hüllők. Mind a négy madárfaj generalista, alkalmazkodóképes ragadozó, amely kiemelkedően veszélyes lehet egy bizonytalan állományú prédafaj esetében, mint a rákosi vipera, mivel egyik ragadozó sincs kizárólag ráutalva. Emellett figyelembe véve, hogy szinte kizárólagosan generalista predátorok esetén (amilyen a róka és a borz is) egy diverz préda közösség (ami jellemző a kiskunsági viperaélőhelyek faunájára) sérülékeny állapotban van (Fox 2004). A rákosi viperára alacsony egyedsűrűségéhez képest kimondottan magas predációs nyomás nehezedik, ami gátolja egyedsűrűségének növekedését, így állományainak megerősödését.

A rákosi vipera és potenciális madárpredátorainak aktivitásátfedése alapján nem tapasztaltunk predátor-elkerülő viselkedést, melynek oka lehetett a kedvezőtlen időjárás, de az evolúciósan kialakult ragadozó-ellenes stratégia hiánya is. Az eredmények megerősítéséért érdemes lenne jövőre is megismételni a felmérést, átlagos időjárási viszonyokban, és elegendő felmérővel, hogy mindkét területet mindkét évszakban vizsgálni tudjuk. Ezen kívül pontosabb eredményeket kaphatunk talán akkor is, ha a vipera-aktivitást egy a madármegfigyelésnél nagyobb időintervallum hőmérsékleti adatai alapján hasonlítjuk össze a madarakéval.

A kutatás eredményei alátámasztják a rákosi vipera ragadozók elleni védelmének fontosságát. Alacsony egyedszámú, nagyszámú generalista ragadozóval rendelkező állatként számos fajmegőrzési akcióra van szükség a fennmaradásához, többek között élőhelyfejlesztésekre, mint vegetációstruktúrát optimalizáló gyepterkezelés vagy kiülőhelyek számának redukálása, vadászható ragadozók gyérítésére, valamint ragadozókat kizáró, forráspopulációjukat erősítő hálórendszer kialakítására.

Összefoglaló

A Kárpát-medencében egykor nagy számban előforduló rákosi viperának (*Vipera ursinii rakosiensis*) mára legtöbb élőhelye megszűnt, és a fennmaradt hazai populációk megléte is természetvédelmi tevékenységeknek köszönhető. Az elmúlt két évtized fajvédelmi intézkedései ellenére egyedsűrűsége nem növekedett kimutathatóan, melynek feltételezhetőleg egyik oka a nagy predációs nyomás. A prédaállatok és ragadozók kapcsolatdinamikájának alapja egy evolúciós verseny, melyben céljuk alkalmazkodni a másik félhez, többek között az aktívan töltött órák tekintetében. Más viperafajoknál megfigyelték, hogy nem használják ki a termoregulációs szempontból alkalmas időablak azon részét, amikor a ragadozómadarak aktivitása magas, amely feltételezhetően egy predátor-elkerülő stratégia. A kutatásban célunk volt a viperazsákmányolás direkt észlelése, valamint a rákosi vipera és a lehetséges madárpredátorainak napszakos aktivitás-átfedésének vizsgálata, az élőhelyeken nagyobb számban előforduló ragadozómadarak esetében külön fajonként is. A madármegfigyelést a rákosi vipera mindkét kiskunsági élőhelykomplexén, 2021 májusában és szeptemberében végeztük. A madáraktivitást ezen megfigyelési adatok időbeli eloszlása alapján, a viperaaktivitást a 2020-2021-es hulló monitoring rákosi vipera észleléseinek operatív hőmérséklete alapján modelleztük. A madár-megfigyelések során 23 faj 2075 megfigyelését rögzítettük, melyekből 6 alkalommal figyeltünk meg rákosi vipera predációt. A becsült viperaaktivitást az összesített madáraktivitással összehasonlítva mindkét területen és felmérési időszakban jelentős az átfedés. A külön vizsgált madárfajok közül a vörös vércsének (*Falco tinnunculus*) és az egerészölyvnek (*Buteo buteo*) volt a legmagasabb aktivitás-átfedése a viperával. Aktivitásbeli predátor-elkerülő viselkedést nem sikerült kimutatni. A kutatás eredményei alátámasztják a rákosi viperára nehezedő magas predációs nyomás meglétét, így felhívják a figyelmet a generalista ragadozók elleni fajvédelmi akciók, pl. élőhelyfejlesztések fontosságára.

Abstract

The daily activity pattern of the Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*) and its potential avian predators

The Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*) used to be present in large numbers in the Carpathian Basin, but today most of its habitat is gone and the handful of native populations survived only due to nature conservation. Despite actions of species protection in the last two decades, the viper's density has not grown significantly. One possible reason for this is high predation pressure. The basis of prey-predation relationships is an evolutionary race, in which the goal is to adapt to each other, for instance in activity. Previous studies have stated that other viper species do not thermoregulate actively in a certain time interval when though circumstances are ideal, bird of prey activity is high, which is supposedly a predator-avoiding strategy. In this study, our goal is the direct observation of viper-predation, and examining the overlap between the Hungarian meadow viper's and its possible avian predators' daily activity. In the case of abundant bird species we also made this comparison separately. The birds of prey survey took place in both main habitats of the Hungarian meadow viper in Kiskunság in May and September of 2021. The avian predator activity was modelled after the temporal distribution of this data, while the activity of the viper was modelled from the operative temperature of observations of living viper individuals from the years of 2020 and 2021. By the end of the avian predator observation we had registered 2075 observations from 23 species, from which six specimens were seen consuming meadow vipers. Comparing the activity of the viper and its potential predators, we found a considerable overlap between them. The common kestrel and the common buzzard had the biggest overlap in activity with the viper. We did not discover a definite predator-avoiding strategy. The results of this study support the hypothesis that high predation pressure stops the density of the Hungarian meadow viper from increasing, which highlights the importance of species protection, e.g. habitat development against generalist predators.

Irodalomjegyzék

Anderson, L., & Burgin, S. (2008). Patterns of bird predation on reptiles in small woodland remnant edges in peri-urban north-western Sydney, Australia. *Landscape Ecology*, 23(9), 1039-1047.

Andrén, C. (1982). Effect of prey density on reproduction, foraging and other activities in the adder, *Vipera berus*. *Amphibia-Reptilia*, 3(1), 81-96.

Andrén, C. (1985). Risk of predation in male and female adders, *Vipera berus* (Linné). *Amphibia-Reptilia*, 6(2), 203-206.

Arias-Del Razo, I., Hernández, L., Landré, J. W., & Myers, O. (2011). Do predator and prey foraging activity patterns match? A study of coyotes (*Canis latrans*), and lagomorphs (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audubonii*). *Journal of Arid Environments*, 75(2), 112-118.

Arroyo, B. E. (1997). Diet of Montagu's Harrier *Circus pygargus* in central Spain: analysis of temporal and geographic variation. *Ibis*, 139(4), 664-672.

Bakken, G. S. (1992). Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist*, 32(2), 194-216.

Baltag, E. S., Pocora, V., Sfica, L., & Bolboaca, L. E. (2013). Common Buzzard (*Buteo buteo*) population during winter season in North-Eastern Romania: the influences of density, habitat selection, and weather. *Ornis Fennica*, 90(3), 186.

Bán M (2021) obm.r. GitHub Repository, <https://github.com/OpenBioMaps/obm.r>

Becker, M, Klößner, S, Maintainer Becker, M (2017) PearsonDS GitHub Repository <https://github.com/cran/PearsonDS>

Boarman, W. I. (2003). Managing a subsidized predator population: reducing common raven predation on desert tortoises. *Environmental management*, 32(2), 205-217.

Brodie, E. D., Ducey, P. K., & Lemos-Espinal, J. (1991). Antipredator behavior of the salamander *Bolitoglossa rufescens*: effects of temperature and location of stimulus. *Journal of Herpetology*, 25(1), 99-101.

Brunton, D. H. (1986). Fatal antipredator behavior of a Killdeer. *The Wilson Bulletin*, 98(4), 605-607.

Cardador, L., Planas, E., Varea, A., & Mañosa, S. (2012). Feeding behaviour and diet composition of Marsh Harriers *Circus aeruginosus* in agricultural landscapes. *Bird Study*, 59(2), 228-235.

Cheriak, L., Barbraud, C., Doumandji, S., & Bouguessa, S. (2014). Diet variability in the White Stork *Ciconia ciconia* in eastern Algeria. *Ostrich*, 85(2), 201-204.

de Castro Expósito, A., Ruiz, F. J. G., & Muñoz, E. G. (2017). A record of thanatosis behaviour in " *Coronella girondica*" (Reptilia: Colubridae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 28(1), 36-38.

Delignette-Muller, Laure M, et al. (2015) fitdistrplus. GitHub Repository <https://github.com/cran/fitdistrplus>

Dyugmedzhiev, A., Naumov, B., & Tzankov, N. (2021). Thermal ecology of the Nose-Horned Viper (*Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758)) under natural conditions. *North-Western Journal of Zoology*, 17(1).

Endler, J. A. (1988). Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 319(1196), 505-523.

Fath, B. D., & Killian, M. C. (2007). The relevance of ecological pyramids in community assemblages. *Ecological Modelling*, 208(2-4), 286-294.

Fitch, H. S. (2003). Tail loss in garter snakes. *Herpetological Review*, 34(3), 212.

Fox, J. W. (2004). Modelling the joint effects of predator and prey diversity on total prey biomass. *Journal of Animal Ecology*, 73(1), 88-96.

Hailey, A., & Davies, P. M. C. (1987). Activity and thermoregulation of the snake *Natrix maura*. 1. r and K thermoregulation. *Journal of Zoology*, 213(1), 71-80.

Hall, M. I., & Ross, C. F. (2007). Eye shape and activity pattern in birds. *Journal of Zoology*, 271(4), 437-444.

Hertz, P. E., Huey, R. B., & Nevo, E. (1982). Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour*, 30(3), 676-679.

Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In *Biology of the Reptilia*.

Isaac, L. A., & Gregory, P. T. (2013). Can snakes hide in plain view? Chromatic and achromatic crypsis of two colour forms of the Western Terrestrial Garter Snake (*Thamnophis elegans*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108(4), 756-772.

Jaksić, F. M., & Greene, H. W. (1984). Empirical evidence of non-correlation between tail loss frequency and predation intensity on lizards. *Oikos*, 407-411.

Jetz, W., Steffen, J., & Linsenmair, K. E. (2003). Effects of light and prey availability on nocturnal, lunar and seasonal activity of tropical nightjars. *Oikos*, 103(3), 627-639. Korpimäki, E. (1985) Diet of the Kestrel *Falco tinnunculus* in the breeding season. *Ornis fennica* 62.3 (1985) 130-137

Kotler, B. P., Ayala, Y., & Subach, A. (1994). Effects of predatory risk and resource renewal on the timing of foraging activity in a gerbil community. *Oecologia*, 100(4), 391-396.

Law, C., Lancaster, L., Hall, J., Handy, S., Hinchliffe, M., O'Brien, C., ... & O'Brien, D. (2020). Quantifying the differences in avian attack rates on reptiles between an infrastructure and a control site. *European journal of wildlife research*, 66(4), 1-10.

- Lillywhite, H. B., & Brischoux, F. (2012). Is it better in the moonlight? Nocturnal activity of insular cottonmouth snakes increases with lunar light levels. *Journal of Zoology*, 286(3), 194-199.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, 68(4), 619-640.
- Lorioux, S., Lisse, H., & Lourdais, O. (2013). Dedicated mothers: predation risk and physical burden do not alter thermoregulatory behaviour of pregnant vipers. *Animal Behaviour*, 86(2), 401-408.
- Lourdais, O., Guillon, M., DeNardo, D., & Blouin-Demers, G. (2013). Cold climate specialization: adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiology & behavior*, 119, 149-155.
- Maeda, T., Nakashita, R., Shionosaki, K., Yamada, F., & Watari, Y. (2019). Predation on endangered species by human-subsidized domestic cats on Tokunoshima Island. *Scientific reports*, 9(1), 1-11.
- Mendelson III, J. R. (1992). Frequency of tail breakage in *Coniophanes fissidens* (Serpentes: Colubridae). *Herpetologica*, 448-455.
- Miyatake, T., Katayama, K., Takeda, Y., Nakashima, A., Sugita, A., & Mizumoto, M. (2004). Is death-feigning adaptive? Heritable variation in fitness difference of death-feigning behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1554), 2293-2296.
- Mizsei E (2021) hunviphab. GitHub Repository, <https://github.com/edvardmizsei/hunviphab>
- Mizsei, E., Zinenko, O., Sillero, N., Ferri, V., Roussos, S. A., & Szabolcs, M. (2018). The distribution of meadow and steppe vipers (*Vipera graeca*, *V. renardi* and *V. ursinii*): a revision of the New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe. *Basic and Applied Herpetology*, 32, 77-83.
- Niskanen, M., & Mappes, J. (2005). Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei* gaditana against avian predators. *Journal of animal ecology*, 74(6), 1091-1101.
- Eubanks, J. O., Michener, W. K., & Guyer, C. (2003). Patterns of movement and burrow use in a population of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Herpetologica*, 59(3), 311-321.
- Palkovacs, E. P., & Post, D. M. (2008). Eco-evolutionary interactions between predators and prey: can predator-induced changes to prey communities feed back to shape predator foraging traits?. *Evolutionary Ecology Research*, 10(5), 699-720.
- Péchy, T., Halpern, B., Sós, E., & Walzer, C. (2015). Conservation of the Hungarian meadow viper *Vipera ursinii rakosiensis*. *International Zoo Yearbook*, 49(1), 89-103.
- Pruitt, JN, Stachowicz, JJ, & Sih, Pruitt, J. N., Stachowicz, J. J., & Sih, A. (2012). Behavioral types of predator and prey jointly determine prey survival: potential implications for the maintenance of within-species behavioral variation. *The American Naturalist*, 179(2), 217-227.
- Read, J. L., & Scoleri, V. (2015). Ecological implications of reptile mesopredator release in arid South Australia. *Journal of Herpetology*, 49(1), 64-69.

- Reznick, D., & Endler, J. A. (1982). The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 160-177.
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2012). Trophic cascades in Yellowstone: the first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation*, 145(1), 205-213.
- Ripple, W. J., Wirsing, A. J., Wilmers, C. C., & Letnic, M. (2013). Widespread mesopredator effects after wolf extirpation. *Biological Conservation*, 160, 70-79.
- Rogers, C. M., & Caro, M. J. (1998). Song sparrows, top carnivores and nest predation: a test of the mesopredator release hypothesis. *Oecologia*, 116(1), 227-233.
- Rossa, M., Lovari, S., & Ferretti, F. (2021). Spatiotemporal patterns of wolf, mesocarnivores and prey in a Mediterranean area. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(2), 1-13.
- Rudolf, V. H. (2012). Seasonal shifts in predator body size diversity and trophic interactions in size-structured predator-prey systems. *Journal of Animal Ecology*, 81(3), 524-532.
- Sánchez-Hernández, J., Finstad, A. G., Arnekleiv, J. V., Kjærstad, G., & Amundsen, P. A. (2021). Beyond ecological opportunity: Prey diversity rather than abundance shapes predator niche variation. *Freshwater Biology*, 66(1), 44-61.
- Schieffelin, C. D., & de Queiroz, A. (1991). Temperature and defense in the common garter snake: warm snakes are more aggressive than cold snakes. *Herpetologica*, 230-237.
- Selas, V., Tveiten, R., & Aanonsen, O. M. (2007). Diet of Common Buzzards (*Buteo buteo*) in southern Norway determined from prey remains and video recordings. *Ornis Fennica*, 84(3), 97.
- Sih, A. (1980). Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands?. *Science*, 210(4473), 1041-1043.
- Sinclair, A. R. E., Pech, R. P., Dickman, C. R., Hik, D., Mahon, P., & Newsome, A. E. (1998). Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Conservation Biology*, 12(3), 564-575.
- Smith, S. M. (1975). Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science*, 187(4178), 759-760.
- Stibor, H., & Lüning, J. (1994). Predator-induced phenotypic variation in the pattern of growth and reproduction in *Daphnia hyalina* (Crustacea: Cladocera). *Functional Ecology*, 97-101.
- Újvári, B. E. A. T. A., & KoRós, Z. (1997). Thermoregulation and movements of radio-tracked *Vipera ursinii rakosiensis* in Hungary. *Herpetologia Bonnensis*, 1997, 367-372.
- Webb, J. K., & Whiting, M. J. (2005). Why don't small snakes bask? Juvenile broad-headed snakes trade thermal benefits for safety. *Oikos*, 110(3), 515-522.
- Wüster, W., Allum, C. S., Bjargardóttir, I. B., Bailey, K. L., Dawson, K. J., Guenioui, J., ... & Pollard, C. P. (2004). Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1556), 2495-2499.

Köszönetnyilvánítás

Elsődlegesen a témavezetőimnek Dr. Korsós Zoltánnak és Mizsei Edvárdnak szeretném megköszönni, hogy segítettek nagyra becsült tudásukkal és tanácsaikkal. Továbbá köszönöm a kutatócsoport többi tagjának, hogy lelkes, egész éves munkájukkal hozzájárultak eme kutatáshoz, valamint a madarászoknak is, akik nélkül az adatgyűjtés nem valósulhatott volna meg ilyen formában. Végül szeretném megköszönni barátaimnak és családomnak, hogy vannak nekem.