

TDK dolgozat

36. OTDK Biológia Szekció

**A rézsikló (*Coronella austriaca*) táplálkozása és a prédaelérhetőség hatása
az élőhelyválasztására a Felső-Kiskunsági turjánvidéken**

Wenner Bálint

Állatorvostudományi Egyetem

Biológia BSc. III. éves hallgató

Témavezető:

Dr. Korsós Zoltán

Állatorvostudományi Egyetem, Ökológiai Tanszék

Egyetemi docens

Témavezető:

Dr. Mizsei Edvárd

Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság

Projekt koordinátor

Állatorvostudományi Egyetem

Budapest, 2022

Tartalomjegyzék	
Rövidítések jegyzéke	3
Bevezető.....	4
Célkitűzés	10
Anyagok és módszerek.....	11
<i>A vizsgálati terület.....</i>	<i>11</i>
<i>Adatgyűjtés – táplálkozásbiológia.....</i>	<i>12</i>
<i>Adatgyűjtés – élőhelyfoglaltság.....</i>	<i>12</i>
<i>Adatelemzés-táplálkozásbiológia</i>	<i>13</i>
<i>Adatelemzés-élőhelyfoglaltság</i>	<i>14</i>
Eredmények	16
<i>Táplálkozásbiológia</i>	<i>16</i>
<i>Élőhelyfoglaltság.....</i>	<i>17</i>
Eredmények értékelése	19
<i>Táplálkozásbiológia</i>	<i>19</i>
<i>Élőhelyfoglaltság.....</i>	<i>21</i>
Összefoglaló.....	23
Köszönetnyilvánítás.....	25
Irodalomjegyzék	26

Rövidítések jegyzéke

ACO – Artificial Cover Object: mesterséges búvóhely, melyet rejtett életmódú hüllőfajok kutatásához használnak

SVL – Snout-vent Length: a kigyók orrtól a kloákáig mért hossza

Bevezető

A fajok közti interakciók megértése fontos információkat hordoz az élőlények életmenetéről, a táplálékhálózatok, valamint az életközösségek működéséről [1]. A ragadozók táplálkozásának vizsgálatával nem csak azok táplálékspektrumáról szerezhetünk ismereteket, képet kaphatunk a prédaelérhetőségről, valamint fontos információkat hordozhat evolúciós változásokról, fajok koevolúciójáról, ökológiai rendszerek kialakulásáról [2]. A táplálkozásbiológiai vizsgálatok értékesek lehetnek, mind a predátor, mind a prédafaj védelme szempontjából, a táplálékhálózatok megismerésével fontos problémákat tárhatunk fel az ökoszisztémákban [3,4].

A kígyók (*Serpentes*) kivétel nélkül ragadozó állatok. Legtöbb fajuk opportunisták, de akadnak olyan specialista fajok is köztük, melyek a potenciális prédaállatoknak csak egy szűk spektrumával táplálkoznak [4]. Legtöbb fajuk élő állatokra vadászik, melyeket egészen fogyasztanak el, de előfordul a dögevés [5], a tojás, ikra- és petefogyasztás is [6]. Egyaránt jellemző rájuk az aktív vadászat, míg más esetekben a lesből támadó prédaejtés is [7,8,9]. A prédát látás, vagy gyakrabban kémiai érzékelés útján találják meg [10], de gyakori a hőérzékelés is [11]. Vannak méreggel ölő fajaik, mások a prédát szorítással ölik meg vagy élve nyelik le [7,9].

A hüllők (Reptilia) természetvédelmi helyzetével kapcsolatban kevés kutatás nyújt globális áttekintést [12]. 2013-as adatok alapján fajaik 19%-a fenyegetett (az IUCN súlyosan veszélyeztetett, veszélyeztetett vagy sebezhető kategóriájába tartozik), további 7%-uk pedig mérsékelten fenyegetett (Near Threatened) [12], 20%-uk pedig az adathiányos (Data Deficient) kategóriába tartozik. [13]. A hüllőfajokat legjobban veszélyeztető tényező kétségkívül élőhelyük elvesztése vagy degradációja, elsősorban a mezőgazdasági művelés vagy erdőirtás miatt, más élőhelyeiket a terjeszkedő települések vagy épülő úthálózatok törlik el [12]. Egy másik fontos hüllőket veszélyeztető tényező a szándékos pusztítás [12]. Ez történhet étkezési célból, de jellemző a pusztán félelemből vagy gyűlöletből történő pusztítás is. Fontos még megemlíteni az illegális gyűjtést, az invazív fajok megjelenésének kockázatát és a nem-natív betegségek terjedését is [12].

A kígyók természetvédelmi helyzete különösen kedvezőtlen a hüllők közt, mivel a többi hüllőnél jobban ki vannak téve a szándékos pusztításnak, valamint az illegális kereskedelemnek [14], továbbá, a közelmúltban megjelent egy kifejezetten a kígyókat támadó gombabetegség is [15]. Az őket övező félelem és a korlátozott ismeretek, amelyekkel a társadalom nagy része rendelkezik róluk, tovább nehezíti védelmüket [16]. A lassú

életciklusú, többségében álelebenszülő, lesből támadó viperákra (*Viperidae*) ez különösen igaz [17]. Ezek a mérgeskígyók a kígyók egy különösen fenyegetett csoportját képviselik, a fenyegetett kígyófajok közt arányuk jóval nagyobb, mint az összes kígyófaj között [18]. Elsősorban az élőhelyek megszűnése, fragmentációja és degradációja veszélyezteti őket, de a viperák esetében is fontos megemlíteni a szándékos pusztítást és gyűjtést, mint veszélyeztető tényezőket [19, 20].

A rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis* Méhely, 1893) egy kistestű mérgeskígyó (<60 cm), a parlagi vipera (*Vipera ursinii* Bonaparte, 1835) egyik alfaja (1. ábra). A 20. század elején még elterjedtnek számított a Kárpát-medence sztyepprétején, ám élőhelyeinek mezőgazdasági művelésbe vonása, valamint a füves élőhelyek feldarabolódása visszaszorította néhány szigetszerű állományba a Hanságban, a Duna-Tisza-közén, valamint az Erdélyi-mezőségben [21, 22, 23]. Egyedszáma olyannyira lecsökkent, hogy az ezredforduló környékén a becsült egyedszáma alig érte el az 500 példányt [24]. A faj megőrzésével az utóbbi néhány évtizedben főként LIFE-projektek foglalkoztak, ám az intenzív védelmi tevékenység ellenére állományai nem növekedtek kimutathatóan. Ennek – egyéb okok (élőhelyeinek további leromlása [25], a gyepek kiszáradása, alacsony genetikai diverzitás [26]) mellett – feltételezhető oka a nagy predációs nyomás [27]. A rákosi vipera ismert madárpredátorai az egerészölyv (*Buteo buteo*), a kígyászölyv (*Circaetus gallicus*), a szalakóta (*Coracias garrulus*) és a vörös vércse (*Falco tinnunculus*), de terepi megfigyelések ismertek más madárfajok – pl. dolmányos varjú (*Corvus cornix*), fehér gólya (*Ciconia ciconia*), búbosbanka (*Upupa epops*), töviszűrő gébics (*Lanius collurio*) – viperapredációjáról is. Az említett madárpredátorok mellett ismert a vaddisznó (*Sus scrofa*), valamint gyakori a vörös róka (*Vulpes vulpes*) és az európai borz (*Meles meles*) viperapredációja is [27]. A rákosi vipera egyik legfontosabb élőhelyén, a Kiskunsági Nemzeti Park területén található Peszéradacsi-réteken a rákosi vipera vadászható predátorainak kontrollja a vadásztársaságokkal együttműködésben zajlik, a védett fajok kontrolljához egy másik módszerhez, a ragadozókizárást alkalmazzák [28].



1. ábra: Rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) a vizsgálati területen, a szerző felvétele

A rézsikló (*Coronella austriaca* Laurenti, 1768) egy kisméretű kígyófaj (<90 cm). A fajra jellemző az ivari dimorfizmus, a nőstények szürkésbarnák acélszürke hassal (2. ábra), míg a hímek színe általában sárgásabb vagy vörösebb, hasoldaluk citromsárga vagy narancssárga. A fiatal állatok színe a nőstényekére emlékeztet, hasoldaluk téglavörös [29]. A faj hátoldalának mintázata, valamint a fejen látható minta egyes szerzők szerint Batesi mimikri eredménye, a viperákat utánozzák ezzel [30]. Nagy elterjedési területtel rendelkezik, Európában Dél-Skandináviától egészen a mediterrán térségig elterjedt, megtalálható Nagy-Britannia déli részén, valamint Európán kívül Iránban, Oroszország ázsiai részén és a Kaukázusban is [29]. Globálisan nem fenyegetett, ennek ellenére több országban csökkenő állományú, ritka, lokálisan veszélyeztetett fajként van számon tartva [31, 32]. Állománycsökkenésének oka az élőhelyei elvesztése és degradációja [32], a klímaváltozás okozta kiszáradás [32], valamint a szándékos pusztítás is [30]. Alapvetően a nyílt, sziklás vagy homoki gyepeket kedveli, gyakran megtalálható utak, épített kőfalak vagy erdők szegélyében. Jellemzően domb- és hegyvidékeken fordul elő, ám akadnak síkvidéki populációi is. Elterjedési területének déli részén gyakran kizárólag magashegyi élőhelyeken fordul elő, egészen 2700 méteres tengerszint feletti magasságig [29]. Magyarországon országszerte elterjedt, de domb- és hegyvidékeinken gyakoribb. Hazánkban védett,

természetvédelmi értéke 50 000 Forint. Főként nappali életmódú faj, ám aktivitása gyakran nehezen megjósolható, a legtöbb európai kígyófajjal ellentétben előszeretettel mozog hideg, felhős vagy akár esős időben, valamint jellemző alkonyati aktivitása is [29]. Nehezen észlelhető hüllőfaj, keresését gyakran kövek, vagy mesterséges búvóhelyek (Artificial Cover Object – ACO) felfordításával végzik, melyeket a rézsiklók búvóhelyként vagy a termoregulációban hasznosítanak [33]. A faj párzási időszaka tavasszal van (április-május), de ismertek terepi megfigyelések későbbi, nyár végi és kora őszi párzásokról is. [37] A rézsikló álelebenszülő [29], a fiatal rézsiklók augusztus végén és szeptemberben jönnek világra. A nőtények egyszerre akár 10 utódnak is életet adhatnak.



2. ábra: Rézsikló (*Coronella ausriaca*) a vizsgálati területen, a szerző felvétele

Nagy elterjedési területe és lokális veszélyeztetettsége ellenére a rézsikló egy kevésbé kutatott kígyófaj, ökológiájával csak kevés kutatás foglalkozik. Az a néhány kutatás, ami a rézsiklóval foglalkozik, elterjedésének északi [30, 31, 35, 37, 38, 39] vagy déli [32, 34] határáról származik, ahol a rézsikló egy ritka, veszélyeztetett faj. A kevés táplálkozásbiológiai kutatás, ami vele foglalkozik alátámasztja azokat a terepi megfigyeléseket, miszerint a rézsikló egy hüllőspecialista predátor [34, 35, 38, 39]. Ez elsősorban gyíkfogyasztást jelent, különös tekintettel a nyakörvösgyíkokra (*Lacertidae*) és ahol előfordulnak, a lábatlangyíkokra (*Anguis* spp.), de lehet rendszeres a kígyópredáció [35] és alkalmanként előfordulhat a

viperapredáció is. Ismert a vízisiklópredáció (*Natrix natrix*) [38] és a kannibalizmus [34], utóbbi akár a rézsikló táplálékspektrumának nagy részéért is felelhet [35]. Ismertek terepi megfigyelések más kígyófajok – például a kockás sikló (*Natrix tessellata*) és az erdei sikló (*Zamenis longissimus*) – elfogyasztásáról is [40]. A viperapredáció minden esetben alkalmi volt, a rézsikló táplálékspektrumából nagy mintaelemszám mellett sikerült egy-egy elfogyasztott viperát találni a rézsikló ürülékében, vagy más esetben egy-egy terepi megfigyelés szól a rézsikló viperafogyasztásáról [34, 35, 36, 41]. Ezek az adatok keresztes (*Vipera berus*) és áspisvipera (*Vipera aspis*) elfogyasztásáról szólnak, de ismertek más viperafajok – homoki vipera (*Vipera ammodytes*), Darevsky-vipera (*Vipera darevskii*), Seoane-vipera (*Vipera seoanei*) - predációjáról is megfigyelések. A rákosi vipera rokonságából, a parlagi vipera fajkomplexből csak a Darevsky-vipera predációja ismert, rákosi vipera predáció nem. A hüllők mellett még a rézsikló táplálkozásának fontos részét tehetik ki a kisemlősök (Mammalia) [35, 39, 42], valamint az egyenesszárnyúak (Orthoptera) is [34, 39]. Alkalmi gyűrűsféreg- (Oligochaeta) [34, 43] és kétéltűpredáció [38] is előfordulhat. A rézsikló táplálkozása az egyedfejlődés során megváltozik, a fiatal rézsiklók gyík- és gerinctelenfogyasztása nagyobb, mint a kifejlett állatoké [43]. A fiatal rézsiklóknál ugyanakkor elhanyagolható a kisemlősfogyasztás, míg a kifejlett állatoknál jelentős is lehet, helyenként a hüllőfogyasztás mértékét is meghaladhatja [42]. Fogságban tartott rézsiklókon megfigyelték, hogy fiatalkorukban csak a hüllőprédát hajlandóak elfogadni, de később a kisemlősöket is elfogyasztják [31].

A rézsikló finomléptékű élőhelyválasztásáról kevés információ áll rendelkezésre. Korábbi ismeretek szerint a rézsikló denzitását elsősorban az élőhely topográfiája és növényzete határozza meg, a rézsikló denzitása az ideális búvó- és napozóhelyek elérhetőségétől függ [37]. További hatása lehet a potenciális prédaállatok (gyíkok, kisemlősök, rovarok) elérhetőségének is. Utóbbi felvetéssel más kutatások is foglalkoztak, egyes eredmények szerint a rézsikló jelenléte ACO-k alatt összefüggésben állhat egyes prédafajok – a közönséges lábatlangyík (*Anguis fragilis*) – ACO-használatával [44]. Ugyanez a kutatás ilyen összefüggést nem talált a rézsikló és egy másik fontos prédafaja, az elevenszülő gyík ACO-használata között. Más kutatások sem találtak pozitív korrelációt a rézsikló, és a területen előforduló fő prédafaja, az elevenszülő gyík populációmérete között. Fontos megemlíteni, hogy ezen kutatásokat Magyarországtól jóval északabbra, a rézsikló elterjedésének északi határán, Nagy-Britanniában és Lettországból végezték el, ezekben az országokban a rézsikló nem általánosan elterjedt, így a klimatikus viszonyok jobban

meghatározóak lehetnek a faj élőhelyválasztására nézve. Sem a rézsikló élőhelyválasztásával, sem táplálkozásával kapcsolatban nem végeztek kutatásokat Magyarországon vagy a Peszéradacsi-rétekéhez hasonló hullóközösségben.

Célkitűzés

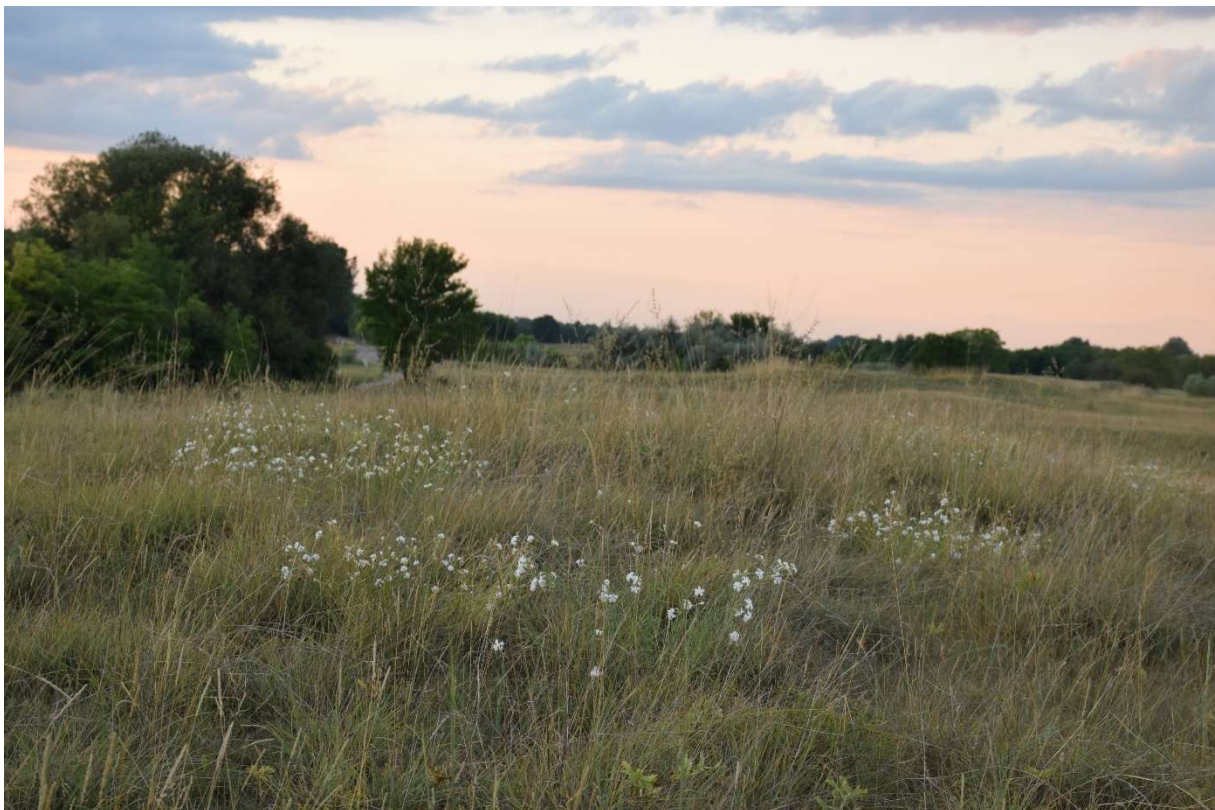
A rákosi vipera egyik legfontosabb élőhelyén, a Kiskunsági Nemzeti Park területén található Peszéradacsi-réteken más magyarországi élőhelyekhez képest nagy denzitású rézsiklópopuláció található. Mivel a rézsikló egy kígyó- és viperapredációjáról is ismert hullóspecialista ragadozó, felmerült a rézsikló esetleges rákosivipera-predációja, mint veszélyeztető tényező a rákosi vipera populációra, és a rézsiklóállomány áttelepítésének szükségessége a területről (a rézsikló védettsége miatt nem alkalmazható a gyérítés, kis mérete miatt nem hatásos a ragadozókizárás). Az esetleges beavatkozást megalapozása érdekében, a bizonyíték-alapú konzervációbiológia elvárásainak megfelelően [45] egy táplálkozásbiológiai kutatást végeztem, amelynek célja a következő kérdések megválaszolása volt: 1) Milyen taxonok alkotják a rézsikló táplálékbázisát a Peszéradacsi-rétek rákosi vipera élőhelyein? 2) Fogyaszt-e rákosi viperát a rézsikló a vizsgálati területen? 3) Indokolt-e a rézsiklóállomány kontrollja a rákosi vipera védelmének érdekében a Peszéradacsi-rétek területén? A táplálkozásbiológiai vizsgálat mellett elvégeztem egy másik kutatást a rézsikló élőhelyválasztásával kapcsolatban, hogy megválaszoljam a következő kérdést: Hogyan befolyásolja a rézsikló élőhelyfoglaltságát a prédaelérhetőség a vizsgálati területen. Ezt a kutatást az indokolja, hogy a rézsikló élőhelyválasztásával kapcsolatban kevés információ áll rendelkezésre, annak ellenére, hogy egy nagy elterjedésű, és sok helyen veszélyeztetett faj, az ilyen ismeretek pedig elengedhetetlenek későbbi természetvédelmi programok tervezésekor.

Anyagok és módszerek

A vizsgálati terület

A kutatást a Kiskunsági Nemzeti Park területén, a Felső-Kiskunsági turjánvidéken található Peszéradacsi-réteken végeztem el. A terület 5757 hektáron terül el Bács-Kiskun megye északi részén, Kunpeszér és Kunadacs között. A terület változatos domborzatú és növényzetű füvesélőhelyek hálózata, a mélyebb fekvésű területeken találhatók itt nádasok, üde láprétek, kiszáradó kékperjés és kormos csátés láprétek, rétsztyepppek, homoki sztyepprétek, valamint nyílt és zárt homoki gyepi társulások is (3. ábra). A gyepek többsége természetvédelmi oltalom alatt áll, akadnak köztük fokozottan védett természeti területek, és Natura 2000 oltalom alatt álló gyepek is. A gyepek zömét marhalegelőként hasznosítják, de van néhány kaszáló, és kaszáló-legelő váltó is köztük.

A rézsikló potenciális (hüllő)prédafajai közül legnagyobb egyedszámban a zöld gyík (*Lacerta viridis*), a homoki gyík (*Podarcis tauricus*) és a fürge gyík (*Lacerta agilis*) található meg a területen, de a turjánfoltokban előfordul a fokozottan védett elevenszülő gyík (*Zootoca vivipara*) is. A kigyók közül a rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) mellett (amelynek a terület fontos visszatelepítési helyszíne is [24]), előfordul itt a vízisikló (*Natrix natrix*) valamint a vizsgált rézsikló [46].



3. ábra: Nyílt homokpusztagyep a vizsgálati területen, a szerző felvétele

Adatgyűjtés – táplálkozásbiológia

A rézsikló táplálkozásbiológiai kutatásához való adatgyűjtést 2020 augusztusában és szeptemberében, a ragadozókizáró hálórendszer építését megelőző viperabefogás közben (08. 01. – 09. 30., a területről a viperák ideiglenesen be lettek fogva, hogy a munkálatok során megóvjuk őket a sérülésektől), a 2021-es őszi (09.01.-10.15.), a 2022-es tavaszi (04.15.-05.20.) és őszi (09.01.-10.15.) hullómonitoring időszakában, valamint 2021 és 2022 augusztusában, egy-egy kijelölt rézsiklókeresési időszakban végeztem (engedélyszám: BK/KTF/05528-2/2020). A kijelölt rézsiklókeresési időszak azért esett augusztusra, mert a fiatal rézsiklók ekkor születnek [37], így ilyenkor fokozott aktivitás várható a nőstény és juvenilis rézsiklóktól [29], továbbá ilyenkor születnek a rákosi viperák is, és terepi megfigyelések alapján várható, hogy a rézsiklók predációja inkább a juvenilis viperákat érinti [36].

A táplálkozás vizsgálatára a lehetséges módszerek közül az ürülék vizsgálata volt a legkézenfekvőbb, hiszen a területről múzeumi példányok vagy egyéb tetemek nem álltak a kellő mennyiségben rendelkezésre, a rézsikló rejtett életmódja miatt ritka a táplálkozás terepi megfigyelése, a gyomormosással, hánytatással vagy az egyedek esetleges leölésével (gyomortartalom vizsgálata céljából) ellentétben az ürülékvizsgálat nem okoz károkat az állatokban, az említett módszereknél kevésbé invazív és természetvédelmi aggályokat sem vet fel [47]. A terepen észlelt rézsiklókat befogtuk, majd elkülönítve tartottuk őket, amíg azok ürítettek (legfeljebb 7 napig), majd a befogásuk koordinátáin szabadon engedték őket. Az elengedés előtt a rézsiklókról azonosító fotókat készítettem (későbbi visszafogások azonosítása céljából), lemértük teljes testhosszukat, valamint az orrtól a kloákáig mért hosszt (Snout-Vent Length – SVL). Az ürülékeket kiszáritottam, majd hegyes csipesszel felbontottam azokat és a benne található maradványokat a lehető legalacsonyabb taxonómiai szintig meghatároztam.

Adatgyűjtés – élőhelyfoglaltság

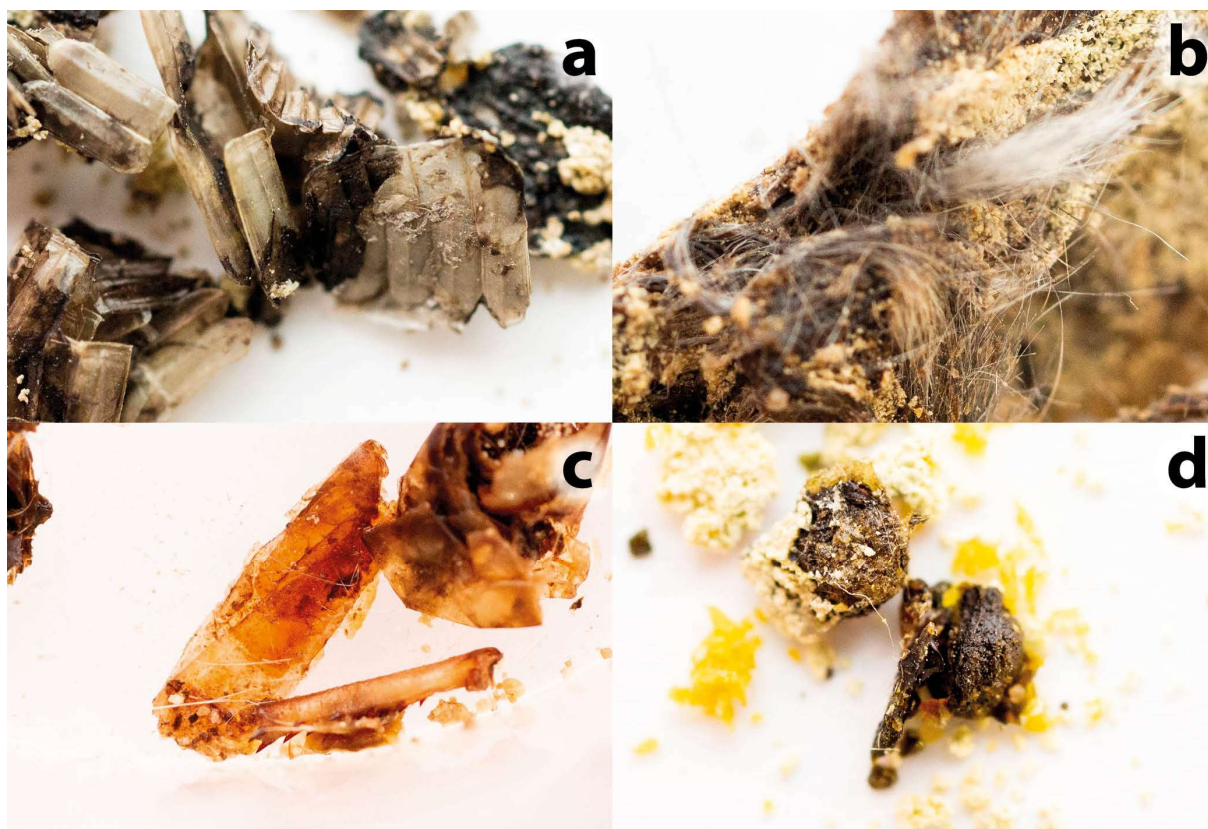
A rézsikló potenciális prédafajai közül csak a hullóket vizsgáltuk, mivel irodalmi adatok alapján ez a legfontosabb prédacsoportjuk, és ezekhez állnak rendelkezésre a vizsgálatához szükséges pontosságú adatok. A területen 2020 óta rendszeres hullómonitoring zajlik, az élőhelyfoglaltsági vizsgálatot a 2020-as, 2021-es és 2022-es hullómonitoring adatai alapján végeztem el. A hullómonitoring során 50×50 m-es, véletlenszerűen kijelölt mintavételi kvadrátokat használunk (a számuk az évek során változott, 63-103 között), ahol a hullóészlelések koordinátáit rögzítjük. A hullómonitoring évente két időszakban zajlik,

tavasszal (április-május) és ősszel (szeptember-október). A kvadrátok időszakonként legalább 10 alkalommal vannak felmérve.

A teljes vizsgálati periódus során működött egy meteorológiai állomás, amely speciális, rézből készült viperamodellekkel gyűjtött adatokat a változó testhőmérsékletű hüllők aktivitását meghatározó operatív hőmérsékletről (T_o) [48]. Ezek a modellek a rákosi vipera méretét, alakját és hőelnyelését imitálják, így pontos adatokkal szolgálhatnak arról, hogy egy nem termoreguláló vipera milyen operatív hőmérsékletet tud elérni környezete által a radiáció, kondukció és konvekció során [49, 50].

Adatelemzés-táplálkozásbiológia

Az ürülékben talált maradványok a hüllők esetében legtöbbször pikkelyek, ritkábban csontok voltak, a kisémlősök esetében szőr míg az ízeltlábúak esetében lábak vagy egy esetben szárnyfedő (4. ábra). Az ürülékekben talált maradványok adatait összekapcsoltam a rézsiklók egyedi azonosítójával, és méretcsoportok alapján szétválogattam őket SVL szerint (<20 cm, 20-30 cm, 30-40 cm, 40-50 cm, 50 cm <). A kígyóknál, így a rézsiklóknál is szükséges az SVL használata a teljes testhossz (Total Length – TL) ellenében, mert a hím kígyók farokhossza arányaiban nagyobb, mint a nőstényeké, és sérült farkú egyedek esetében a TL kevésbé informatív [51]. Ezt követően a méretcsoportok szerint kiszámoltam az adott táplálékcsoportok relatív előfordulási gyakoriságát (E%) (adott táplálékcsoport előfordulásainak száma/összes táplálékcsoport előfordulásainak száma*100, [52]). A méretcsoportok táplálék-összetételének különbségeit χ^2 -teszttel vizsgáltuk, az elemzést és az ábrákat az R programkörnyezetben készítettük [53].



4. ábra: Példák rézsiklóürülékben talált maradványokra: a) hüllő (gyík), b) kisemlős, c) ízeltlábú, d) vizuálisan nem meghatározható, Mizsei Edvárd felvételei

Adatelemzés-élőhelyfoglaltság

A prédaelérhetőség becslését ismételt számlálás alapján illesztett Royle-féle N-mixture modellekkel végeztem hüllőfajonként [54]. Ezt a modellt általában olyan állatok denzitásbecslésére szokás alkalmazni, melyek detektabilitása alacsony ($p < 1$) és heterogén. A tapasztalt denzitás egy zárt populáció esetében két, egymáshoz kapcsolódó folyamat a helyi denzitás észlelési valószínűségtől függő megnyilvánulása. Adott mintavételi helyen a bejárásonkénti észlelésszámokra a valós denzitás bizonyos eloszlás szerinti független megnyilvánulásaiként és az egyed észlelhetőségi valószínűségének paramétereként tekintünk. Így meghatározható az elméleti maximális észlelésszám és az észlelési valószínűség, ami lehetővé teszi a denzitásbecslést. A fajonként illesztett modellekben a függő változó a felmérések ismétlésekor tapasztalt észlelésszám, az észlelési valószínűség magyarázó változója az operatív hőmérséklet és a felmérő neve (faktor) volt. Az n-mixture modelleket az unmarked R csomagban illesztettem [55].

A becsült denzitás értékek alapján mintavételi helyenként és felmérés-időszakonként kiszámítottam az összegzett prédadenzitást és Shannon-diverzitást, a vegan csomag alkalmazásával [56]. A prédaelérhetőség hatását a rézsiklók élőhelyfoglaltságára lineáris

kevert modellel és modellszelekcióval vizsgáltuk az lme4 csomag alkalmazásával [57]. Létrehoztunk egy maximális modellt, amelyben a függő változó a rézsikló mintavételi egységekben tapasztalt jelenléte vagy hiánya volt, a magyarázó változók pedig a prédadiverzitás, a hullódenzitás, valamint a homoki gyík, fürge gyík, zöld gyík és rákosi vipera denzitása. Az adatok felmérés-időszakonkénti időbeli függetlensége nem teljesült, ezért a felmérési időszakot random faktorként vettük figyelembe a modellben. A maximális modell alapján modellszelekciót végeztünk a MuMIn csomaggal, amelyben létrehoztuk a magyarázó változók alapján lehetséges összes modellt [58]. A lehetséges modellek halmazából a $2\Delta AICc$ értékű modelleken modellátlagolást végeztünk.

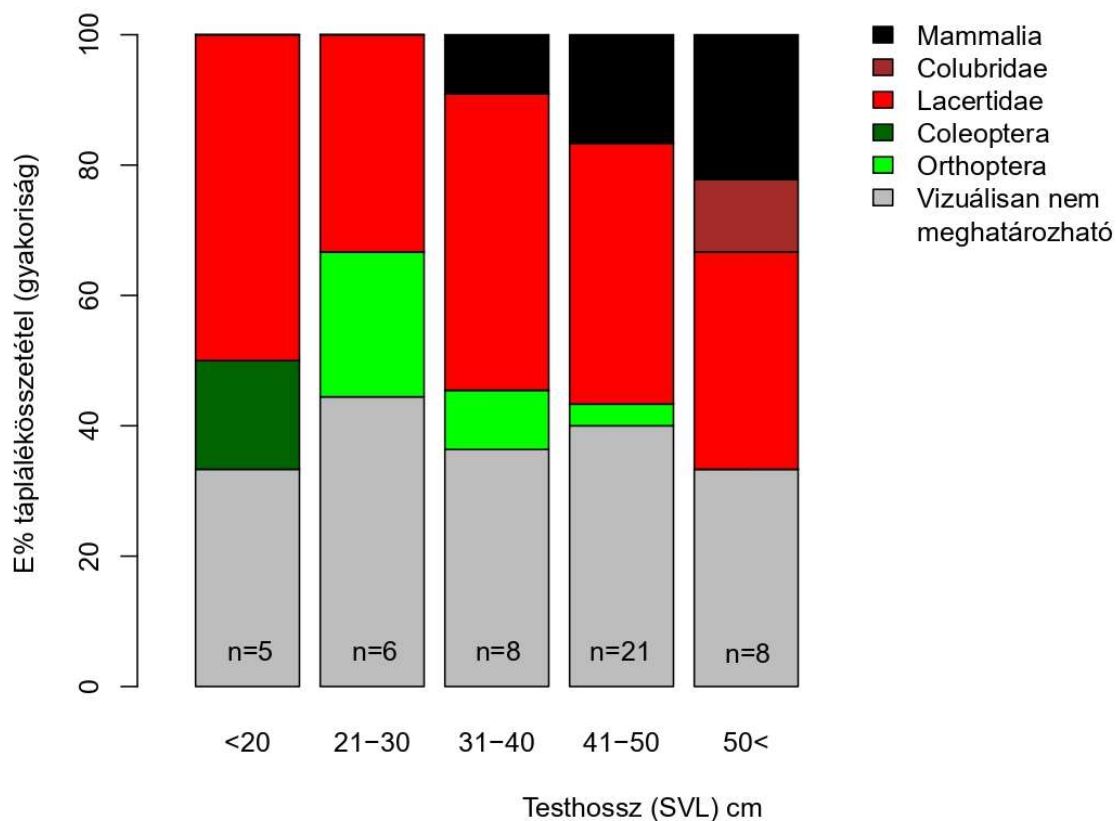
Eredmények

Táplálkozásbiológia

A mintavételi időszakok során összesen 82 rézsiklóegyedet sikerült befognunk, amelyek közül 51 hím, 17 nőstény és 14 ivarra nem határozott, egyévesnél fiatalabb juvenilis példány volt. A juvenilis példányok átlagos SVL-je $24,73 \pm 2,97$ cm. volt (átlag és standard hiba), a nőstényeké $45,14 \pm 2,17$ cm., míg a hím rézsiklóké $41,67 \pm 1,18$ cm. A befogott egyedek 58,53 %-a ürített (48 példány).

A vizsgált ürülmintákban maximum két táplálékcsoportba tartozó maradványokat találtam, de az ürülminták többsége csak egyféle maradványt tartalmazott. A leggyakoribb prédacsoportnak a gyíkok számítottak, az ürülminták 66.67 százalékában találtunk gyíkmardványokat. Ezek zöld gyík (*Lacerta viridis*) és homoki gyík (*Podarcis tauricus*) maradványai voltak, ám mivel a rendelkezésre álló kevés pikkely miatt az ürülminták egy részében talált gyíkmardványok faji azonosítása kérdéses, így a vizsgálatban egy kategóriaként kezeljük a gyíkmardványokat. A kígyómardványok faji azonosítása pikkelymorfológia alapján lehetséges volt a rendelkezésre álló maradványok esetében. A második leggyakoribb prédacsoport a kisemlősök (Mammalia) voltak (16.67%), ezt követte az egyenesszárnyú (Orthoptera) prédacsoport (11.11%). Egy esetben találtunk bogár- (Coleoptera) és kígyómardványokat (2.78%-2.78%). A kígyómardványok egy szubadult rézsikló maradványai voltak, viperapredációt nem sikerült kimutatni (5. ábra).

Egyes prédacsoportok gyakorisága a különböző méretkategóriákba tartozó kígyók között szignifikánsan különbözött: Orthoptera: $\chi^2=50,15$, $df=4$, $P<0,0001$; Coleoptera: $\chi^2=66,67$, $df=4$, $P<0,0001$; Colubridae: $\chi^2=44,44$, $df=4$, $P<0,0001$; Mammalia: $\chi^2=41,04$, $df=4$, $P<0,0001$. Egyedül a Lacertidae prédacsoportban nem találtunk szignifikáns különbséget, $\chi^2=5,39$, $df=4$, $P=0,2499$.



4. ábra: Prédacsoportok előfordulása rézsiklóürülékben méretkategóriánként.

Élőhelyfoglaltság

A rézsikló élőhelyfoglaltságát magyarázó változók közül a túl sok magyarázó változó miatt az elevenszülő gyík (*Zootoca vivipara*) denzitását vetettük el, mivel a 2020-as, 2021-es és 2022-es szezonban sem volt észlelése a mintavételi kvadrátokban, valamint a vízisikló (*Natrix natrix*) denzitását is, mivel a rézsikló vízisikló-predációjáról nagyon kevés irodalmi adat áll rendelkezésre, annak ellenére hogy a két faj elterjedési területe nagyon nagy területen átfed. A rézsikló élőhelyfoglaltságát a $\Delta AICc < 2$ érték alatti lehetséges modellek alapján a rákosi vipera, a homoki és a fűrgye gyík denzitása, az összes hüllő együttes denzitása, valamint a hüllőközösség Shannon-diverzitása magyarázta (1. táblázat). A Shannon-diverzitás ($P < 0.0001$), a homoki gyík denzitása ($P = 0.033$) és a fűrgye gyík denzitása ($P = 0.0452$) szignifikánsan pozitívan, míg az összes hüllő együttes denzitása ($P = 0.0002$) szignifikánsan negatívan befolyásolta a rézsikló denzitását a mintavételi kvadrátokban. A rákosi vipera denzitásának nem volt szignifikáns hatása a rézsikló denzitására ($P = 0.4593$).

	Becsülés	Standard hiba	Korrigált SE	z-érték	P-érték
(Intercept)	-0.13127	0.05324	0.05349	2.45418	0.01412
<i>Lacerta.agilis</i>	0.0934	0.04641	0.04664	2.00279	0.0452
<i>Podarcis.tauricus</i>	0.08849	0.04134	0.0415	2.13262	0.03296
Az összes hüllő együttes denzitása	-0.08994	0.02441	0.0245	3.67117	0.00024
Shannon-diverzitás	0.21388	0.0392	0.03939	5.43004	0.00000
<i>Vipera.ursinii</i>	-0.04832	0.06499	0.0653	0.73995	0.45933

1. táblázat. A rézsikló élőhelyfoglaltság modelljeinek modell-átlagolt paraméter becslései.

Eredmények értékelése

Táplálkozásbiológia

Eredményeim egybevágnak a legtöbb korábbi kutatás eredményeivel, a rézsikló táplálékbázisának nagy részét a Peszéradacsi-réteken is a hüllők, ezek közül is kiváltképp a gyíkok adják [34,35,38,39]. Bár korábban egyes szerzők cáfolták ezt az állítást [42], eredményeim igazolják, hogy a rézsikló egy hüllőspecialista predátor, a begyűjtött ürülminták közel 70 százalékában találtam hüllőmaradványokat. Bár a különböző korú rézsiklók táplálkozása jelentősen eltér, a gyíkok minden méretkategóriában nagyon fontos táplálékot jelentenek a rézsiklóknak, minden méretcsoportban ez volt a leggyakoribb táplálék. Más kutatásokhoz hasonlóan a gyíkok mellett előkerültek a mintából kisemlősök és rovarok is. Ahogy ezt korábban igazolták, ezen prédacsoportok fogyasztása eltér a különböző méretkategóriába tartozó kígyók között [38, 42], a fiatalabb rézsiklók táplálékában gyakoribb volt az ízeltlábúpréda (a kifejlett kígyók között elenyésző volt), míg az emlőspréda kizárólag a nagyobb méretű, szubadult és kifejlett kígyókra volt jellemző.

Korábban vizsgált élőhelyeihez képest kifejezetten alacsony mértékű volt a rézsikló emlősfogyasztása vizsgálati területünkön. Más kutatásokkal összevetve az alacsony mértékű emlősfogyasztás oka lehet a könnyen elérhető, változatos hüllőpréda, alacsony emlősfogyasztás csak hasonlóan diverz hüllőközösségekben volt jellemző a rézsiklóra [34,41]. A korábbi irodalmi adatokkal az is egybevág, hogy csak a kifejlett kígyókra volt jellemző az emlősfogyasztás. A fiatal rézsiklók irodalmi adatok alapján szinte kizárólag hüllőket fogyasztanak, még fogságban sem fogyasztják el a felkínált emlőstáplálékot [31, 38, 43].

A kisebb méretkategóriába tartozó rézsiklóknál jellemző volt az ízeltlábúfogyasztás, más kutatásokhoz képest kifejezetten gyakorinak számított. Bár a rézsikló ízeltlábúfogyasztása ismert, általában alacsony mértékű [34, 39, 41]. Mind az egyenesszárnyúakat, mind a bogarakat egy-egy esetben mutatták ki a rézsikló táplálékából [34,41]. Rendszeres fogyasztásuk korábban nem volt ismert. A nagymértékű ízeltlábúfogyasztás oka lehet a területen található változatos méretű és fajú ízeltlábúközösség, mely könnyen elérhető táplálékot biztosít a rézsiklók számára [59, 60, 61], különösen a kisebb méretű, fiatal egyedeknek. Feltételezhető az is, hogy a magas egyenesszárnyú-fogyasztás oka lehet az, hogy a vizsgálati időszak nagy része egybeesett sok egyenesszárnyúfaj aktivitási periódusával. Bár elképzelhető lenne, hogy az ízeltlábúak az elfogyasztott gyíkok gyomrából

kerülnek a rézsikló gyomrába [62], mindössze egy olyan ürülmintát gyűjtöttünk, ahol hulló- és ízeltlábúmaradványok egyaránt előkerültek.

Egyetlen ürülmintából kerültek elő kígyómaradványok, amelyek rézsiklopikkelyek voltak. A rézsikló kannibalizmusa ismert, és bár egyes élőhelyein rendszeres lehet [35], általában ritka esemény [34], gyakran legyengült kígyókra jellemző, amikor más elérhető táplálék nem áll rendelkezésre [39]. A legtöbb esetben, így a mi esetünkben is egy adult (hím) kígyó fogyasztott el egy kisebb, szubadult példányt, de rendelkezésre állnak megfigyelések arról is, hogy hasonló méretű rézsiklók fogyasztják el egymást [63]. Eredményeink alapján a rézsikló kígyópredációja nem jelentős a vizsgálati területen.

Az ürülmintákból rákosi vipera maradványai nem kerültek elő, így a rézsikló rákosivipera-predációját nem sikerült bizonyítanunk. Eredményeink alapján a rézsiklóállomány nem jelent természetvédelmi kockázatot a rákosi vipera populációira, de az alkalmi viperapredáció nem kizárható. Más kutatások eredményei alapján a rézsikló viperapredációja ritka esemény, mindössze maroknyi táplálkozásbiológiai kutatás és terepi megfigyelés áll rendelkezésre róla [34, 36, 41, 64, 65]. Jelen vizsgálat alapján kimondható, hogy a rákosi vipera védelme, nem igényli a rézsiklóállomány kontrollját, a rézsiklók áttelepítése a területről nem szükséges. Ez az eredmény azért is pozitív hír, mert a kígyók transzlokációja természetvédelmi szempontból aggályos, a transzlokált kígyók esetében nagy lehet a mortalitás [66].

A táplálkozásbiológiai vizsgálat limitációi közül fontos kiemelni azt, hogy az ürülmintákban talált maradványok meghatározása nem minden esetben elég a teljes prédakészlet meghatározására. Egyes, alkalmi predáció szintjén a rézsikló esetében is ismert prédacsoportok, pl. a kétéltűek (*Amphibia*) és a gyűrűsférgesek (*Oligochaeta*) valószínűleg azonosíthatatlan állapotban találhatók csak meg a rézsikló ürülmintájában, ezért a teljes körű táplálkozásbiológiai vizsgálatokhoz célszerű molekuláris módszereket alkalmazni [43]. Érdemes lenne még a táplálkozásbiológiai kutatásokat összekötni a prédaelérhetőség vizsgálatával [67, 68], hogy pontosabb képet kapjunk a predátor táplálékpreferenciáiról. Érdemes lenne továbbá különböző, egymáshoz hasonló prédafajokkal rendelkező élőhelyek rézsiklópopulációit összehasonlítani, hogy vizsgálatunk jobban extrapolálható legyen más élőhelyekre [68]. A vizsgálatot limitálta az is, hogy a befogott kígyók ivararánya nagyon eltolódott, közel háromszor annyi hím rézsiklót fogtunk be, mint nőtényt. Ennek egyik feltételezhető oka, hogy a rézsikló nőtény példányai ritkábban táplálkoznak, mint a hímek, életmódjuk még a hímekénél is rejtettebb [39]. Érdemes lenne vizsgálni a rézsikló

táplálkozásának szezonálisát több éven keresztül, előfordulhat, hogy az év különböző időszakában más táplálékpreferenciái vannak [39].

Élőhelyfoglaltság

Eredményeink arra engednek következtetni, hogy a rézsikló élőhelyválasztása és a prédaelérhetőség között szoros összefüggés van. A vizsgált változók közül a legnagyobb magyarázó ereje a Shannon-diverzitásnak volt, kijelenthető, hogy a rézsikló élőhelyválasztását az elérhető prédafajok diverzitása nagyban korlátozza. Ez összefüggésben állhat azzal, hogy a rézsikló táplálkozása az egyedfejlődés során megváltozik, feltételezhető, hogy a kezdetben fogyasztott gyíkfajokról (pl. homoki gyík, fürgé gyík) és ízeltlábúakról idővel áttér a nagyobb prédákra (pl. zöld gyík), így fontos, hogy minden korcsoport számára legyen megfelelő préda az élőhelyen.

Meglepő volt, hogy az összes hüllőfaj együttes denzitásának szignifikáns negatív hatása volt a rézsikló élőhelyfoglaltságára. Ennek feltételezhető oka az, hogy a Peszéradacsi-réteken az összes hüllő denzitásának legnagyobb részéért a zöld gyík felel [46], ami élőhelyét tekintve a területen előforduló többi hüllőfajnál igénytelenebb, a teljes terület szinte összes gyepterületén megtalálható, gyakran egyedüli hüllőfajként is [69]. A zöld gyík denzitásának nem volt szignifikáns hatása a rézsikló élőhelyfoglaltságára.

A homoki gyík és a fürgé gyík denzitásának szignifikáns pozitív hatása volt a rézsikló élőhelyfoglaltságára. Mindkét faj ritkább a területen, mint a zöld gyík, élőhelyükre igényesebbek, élőhelyükön általában más hüllőfajok is megtalálhatóak, a hüllőközösség diverzitását jól jelzik. A szignifikáns pozitív hatást magyarázhatja az, hogy a zöld gyíknál kisebbek, így a fiatalabb rézsiklók számára is ideális prédának bizonyulnak. A rákosi vipera denzitásának nem volt szignifikáns hatása a rézsikló élőhelyfoglaltságára.

Feltételezhető, hogy a rézsikló élőhelyválasztását a területen a prédaelérhetőség határozza meg, mivel a fürgé gyík és a homoki gyík eltérő klimatikus viszonyú és vegetációjú élőhelyeket részesítenek előnyben a területen, ennek ellenére mindkét faj denzitásának szignifikáns pozitív hatása volt a rézsikló élőhelyfoglaltságára a területen. Emellett szignifikáns pozitív hatása volt a hüllőközösség Shannon-diverzitásának is, ami szintén arra utal, hogy a rézsiklónak fontos a változatos prédakínálat, valamint egyes kulcsfajok jelenléte is. Ezt jól magyarázza az, hogy a rézsikló a területen legnagyobb részt gyíkokkal táplálkozik, minden méretkategóriában ezek a legfontosabb prédaállatai. A jövőben érdemes lenne megvizsgálni, hogy a rézsikló élőhelyválasztását hogyan befolyásolja a prédaelérhetőség

nagyobb léptékben, földrajzi elterjedését korlátozza-e az elérhető táplálék. Remélem, hogy vizsgálataimmal hozzájárultam mind a rákosi vipera, mind a rézsikló hatékonyabb, tény-alapú védelméhez.

Összefoglaló

A rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) egykor gyakorinak számított a Pannon-medence sztyepprétején, ám élőhelyeinek mezőgazdasági művelésbe vonása visszaszorította néhány kisebb, szigetszerű állományba. Az elmúlt évtizedekben a faj védelme LIFE-projektek keretében zajlott, ám az intenzív fajmegőrzési tevékenységek ellenére abundanciája nem növekedett kimutathatóan, aminek az egyik feltételezhető oka a nagy predációs nyomás. A rézsikló (*Coronella austriaca*) egy nagy elterjedésű, ám sok helyen csökkenő állományú hüllőspecialista predátor, amelynek ismert a rendszeres kígyó- és az alkalmankénti viperapredációja is. Mivel a rézsikló viszonylag gyakorinak számít a rákosi vipera egyik legfontosabb élőhelyén, a Kiskunsági Nemzeti Park területén található Peszéradacsi-réteken, felmerült a rézsiklóállomány áttelepítése a területről. Hogy a beavatkozást megalapozzuk, egy táplálkozásbiológiai vizsgálatot végeztem, melynek a kérdései a következők voltak: 1) Milyen taxonok alkotják a rézsikló táplálékspektrumát a vizsgált területen? 2) Fogyaszt-e rákosi viperát a rézsikló a vizsgált területen? 3) Indokolt-e a rézsiklóállomány kontrollja a rákosi vipera védelme érdekében? A táplálkozásbiológiai vizsgálat mellett végeztünk egy vizsgálatot a rézsikló élőhelyválasztásával kapcsolatban is, melynek kérdése a következő volt: Hogyan befolyásolja a rézsikló denzitását a prédaelérhetőség a Peszéradacsi-rétek területén? Ezt a vizsgálatot az indokolta, hogy a rézsikló nagy elterjedése és lokális veszélyeztetettsége ellenére finomléptékű élőhelyválasztása nem ismert és az ilyen információk alapul szolgálhatnak későbbi természetvédelmi beavatkozásokhoz. A táplálkozásbiológiai kutatás során a terepen észlelt rézsiklókat befogtuk, majd amíg azok ürítettek, vagy legfeljebb 7 napon át elkülönítve tartottuk, majd befogási pontjaikon szabadon engedjük. Az ürülékeket felbontottam, majd az abban található maradványokat meghatároztam. A befogott kígyók ($n=82$) közül 58,73% ürített (48 pld.), a leggyakoribb prédák a gyíkok voltak (66,67%). Ezt az emlősök (16,67%), majd az egyenesszárnnyúak (11,11%) követték. Egy-egy esetben találtam bogár- (2,78%) és rézsiklómaradványokat (2,78%). Rákosi vipera maradvány nem került elő, így a vipera védelme nem indokolja a rézsiklóállomány kontrollját. A rézsikló denzitását a mintavételi kvadrátokban az egyes prédafajok denzitása, az összes hüllő együttes denzitása, valamint a hüllőközösség Shannon-diverzitása függvényében a tavaszi és őszi hüllőmonitoring adatai alapján becsült hüllődenzitásokkal számoltuk lineáris kevert modellel. Az élőhelyválasztási vizsgálat eredményei alapján a rézsikló előfordulását a Shannon-diverzitás ($p<0,0001$), a homoki gyík denzitása ($p=0,033$), valamint a fürges gyík denzitása ($p=0,0452$) pozitívan, míg az összes hüllő együttes denzitása negatívan ($p=0,0002$)

befolyásolta. Eredményeink alapján a rézsikló élőhelyválasztását nagyban befolyásolja a hüllőközösség diverzitása, valamint egyes kiemelt prédafajok elérhetősége.

Köszönetnyilvánítás

Az elsődleges köszönet témavezetőimet, Dr. Korsós Zoltánt és Dr. Mizsei Edvárdot illeti, az alapos, szakszerű témavezetésért; hogy készséggel és gyorsan segítettek a dolgozat írásakor felmerült problémákon javaslataikkal, ötleteikkel. Köszönet illeti Mórét Attilát a rengeteg segítségért a terepi munkálatokban, valamint mindenkit a terepi rézsiklóbefogásban részt vett: Dr. Mizsei Edvárdot, Bancsik Barnabást, Radovics Dávidot, Rák Gergőt, Mórét Attilát, Budai Mátyást, Kálmán Rózát, Kovács Gergőt, Tisza Ádámot, Hajnal Lászlót, Jaeger Fruzsínát, Sikter Róbertet és Alex Hornt. Köszönöm a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság munkatársainak, hogy lehetővé tették a vizsgálat megvalósulását.

Irodalomjegyzék

- 1 Christensen V, Coll M, Steenbeek J, Buszowski J, Chagaris D, Walters CJ (2014): Representing variable habitat quality in a spatial food web model. *Ecosystems* 17: 1397–1412. doi:10.1007/s10021-014-9803-3
- 2 Yoshida T, Ellner SP, Jones LE, Bohannan BJM, Lenski RE, Hairston NG (2007): Cryptic Population Dynamics: Rapid Evolution Masks Trophic Interactions. *PLoS Biology* 5: e235. doi:10.1371/journal.pbio.0050235
- 3 Tylianakis JM, Laliberté E, Nielsen A, Bascompte J (2010): Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143: 2270–2279. doi:10.1016/j.biocon.2009.12.004
- 4 Mizsei E, Boros Z, Lovas-Kiss Á, Szepesváry C, Szabolcs M, Rák G, Ujszegi J, Gál Z, Lengyel S, Puskás G (2019): A trait-based framework for understanding predator-prey relationships: trait matching between a specialist snake and its insect prey. *Journal of Functional Ecology* 33: 2354–2368. doi:10.1111/1365-2435.13446.
- 5 Andelkovic M, Stankovic S, Maslovaric J (2021) Scavenging behaviour in the Nose-Horned Viper *Vipera ammodytes* (Linnaeus 1758). *North-West J Zool* 17:151–152
- 6 Scanlon JD, Shine R (1988) Dentition and diet in snakes: adaptations to oophagy in the Australian elapid genus *Simoselaps*. *Journal of Zoology* 216:519–528. doi:10.1111/j.1469-7998.1988.tb02448.x
- 7 Schwenk K (Ed.) (2000): Feeding. Form, function, and evolution in tetrapod vertebrates. Academic Press, San Diego
- 8 Luiselli L (2006): Broad geographic, taxonomic and ecological patterns of interpopulation variation in the dietary habits of snakes. *Web Ecology* 6: 2–16. doi.org/10.5194/we-6-2-2006
- 9 Glaudas X, Glennon KL, Martins M, Luiselli L, Fearn S, Trembath DF, Dušan J, Alexander GJ (2019): Foraging mode, relative prey size and diet breadth: A phylogenetically-explicit analysis of snake feeding ecology. *Journal of Animal Ecology* 88: 757–767. doi:10.1111/1365-2656.12972.
- 10 Raya-Garcia E, Alvarado-Diaz J, Suazo-Ortuno I (2020) Influence of Prey Scent on Chemosensory Behavior of Two Fossorial Earthsnakes: *Conopsis biserialis* and *Conopsis nasus* (Serpentes: Colubridae). *J Herpetol* 54:460–464. doi:10.1670/19-051

- 11 Ebert J, Westhoff G (2006) Behavioural examination of the infrared sensitivity of rattlesnakes (*Crotalus atrox*). *J Comp Physiol A -Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 192:941–947. doi:10.1007/s00359-006-0131-8
- 12 Böhm M, Collen B, Baillie JEM, Bowles P, Chanson J, Cox N, et al. (2013): The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157: 372–385.
- 13 Tingley R, Meiri S, Chapple DG (2016) Addressing knowledge gaps in reptile conservation. *Biological Conservation* 204:1–5. doi:10.1016/j.biocon.2016.07.021
- 14 Hierink F, Bolon I, Durso AM, Ruiz de Castañeda R, Zambrana-Torrel C, Eskew EA, Ray N (2020): Forty-four years of global trade in CITES-listed snakes: Trends and implications for conservation and public health. *Biological Conservation* 248: 108601. doi:10.1016/j.biocon.2020.108601
- 15 Lorch JM, Knowles S, Lankton JS, Michell K, Edwards JL, Kapfer JM, Staffen RA, Wild ER, Schmidt KZ, Ballmann AE, Blodgett D, Farrell TM, Glorioso BM, Last LA, Price SJ, Schuler KL, Smith CE, Wellehan JFX, Blehert DS (2016) Snake fungal disease: an emerging threat to wild snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371:20150457. doi:10.1098/rstb.2015.0457
- 16 Williams KL (2009) Snakes: ecology and conservation. *CHOICE: Current Reviews for Academic Libraries* 47:712–713
- 17 Greene, HW, (1983): Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *American Zoologist* 23: 431–441.
- 18 Uetz P, Hošek J (2015): The Reptile Database 2016. Available from: [www. reptile-database. org](http://www.reptile-database.org).
- 19 Gibbons JW, Scott DE, Ryan TJ, Buhlmann KA, Tuberville TD, Metts BS, Greene JL, Mills T, Leiden Y, Poppy S, Winne CT (2000): The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *Bioscience* 50: 653–666. doi:10.1641/0006-3568(2000)050[0653:TGDORD]2.0.CO;2
- 20 Fischer J, Lindenmayer DB (2007): Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–280. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x
- 21 Ghira I (2007) Rediscovery of *Vipera ursinii rakosiensis* in Transylvania. *Herpetologica Romanica* 1:77–81

- 22 Krecsák L, Zamfirescu S, Korsós Z (2003): An updated overview of the distribution of the Moldavian steppe viper (*Vipera ursinii moldavica* Nilson, Andren et Joger, 1993). *Russian Journal of Herpetology* 10: 199-206.
- 23 Mizsei E, Zinenko O, Sillero N, Ferri V, Roussos SA, 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. doi:10.11160/bah.94
- 24 Korsós Z (2002): The biology and ecology of *Vipera ursinii rakosiensis*. - in: Kovács T, Korsós Z, Rehák I, Corbett K, Miller PS. (eds) (2002): Population and habitat viability assessment for the Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). Workshop Report, Apple Valley, MN: IUCN/SSC Cons. Breed, Spec. Group, pp. 61-64.
- 25 Korsós Z, Újvári B, Péchy T (2000) Life history, population characteristics and conservation of the Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). *Amphibia-Reptilia* 21:267–278. doi:10.1163/156853800507417
- 26 Újvári B, Madsen T, Kotenko T, Olsson M, Shine R, Wittzell H (2002) Low genetic diversity threatens imminent extinction for the Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). *Biological Conservation* 105:127–130. doi:10.1016/S0006-3207(01)00176-8
- 27 Móre A, Mizsei E, Vadász C, Tóthmérész B, Heltai M (2022) Analysis of mammal mesopredator scat samples indicates significant predation on the endangered Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). *Wildlife Biology* 2022:e01033. doi:10.1002/wlb3.01033
- 28 Tanentzap AJ, Lloyd KM (2017) Fencing in nature? Predator exclusion restores habitat for native fauna and leads biodiversity to spill over into the wider landscape. *Biological Conservation* 214:119–126. doi:10.1016/j.biocon.2017.08.001
- 29 Speybroeck J, Beukema W, Bok B, Van der Voort J (2016) Field guide to the amphibians & reptiles of Britain and Europe. Bloomsbury Natural History, an imprint of Bloomsbury Publishing Plc, London
- 30 Valkonen JK, Mäkelä A, Mappes J, López-Sepulcre A (2018) Evaluating the potential for evolutionary mismatch in Batesian mimics: A case study in the endangered smooth snake (*Coronella austriaca*). *Evolutionary Applications* 11:1512–1517. doi:10.1111/eva.12679

- 31 Spellerberg IF (1977) Behaviour of a young smooth snake, *Coronella austriaca* Laurenti. Biological Journal of the Linnean Society 9:323–330. doi:10.1111/j.1095-8312.1977.tb00274.x
- 32 Santos X, Brito JC, Caro J, Abril AJ, Lorenzo M, Sillero N, Pleguezuelos JM (2009) Habitat suitability, threats and conservation of isolated populations of the smooth snake (*Coronella austriaca*) in the southern Iberian Peninsula. Biological Conservation 142:344–352. doi:10.1016/j.biocon.2008.10.030
- 33 Kolanek A, Bury S (2021) Detectability of Elusive Reptiles under Artificial Cover Objects is Species- and Year-Specific. *pjoe* 68:342–347. doi:10.3161/15052249PJE2020.68.4.007
- 34 Luiselli L, Capula M, Shine R (1996): Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps. *Oecologia* 106: 100–110.
- 35 Drobenkov SM (2014): Distribution, ecological traits and conservation of the smooth snake (*Coronella austriaca*) in Belarus. *Acta Biologica Universitas Daugavpiliensis* 14: 21-27.
- 36 Groen J (2018). It's a snake-eat-snake world: Predation on an adder (*Vipera berus*) by a smooth snake (*Coronella austriaca*) in a nature reserve in the north of the Netherlands. *Herpetology Notes* 11: 729-731.
- 37 Spellerberg IF, Phelps TE (1977) Biology, general ecology and behaviour of the snake, *Coronella austriaca* Laurenti. Biological Journal of the Linnean Society 9:133–164. doi:10.1111/j.1095-8312.1977.tb00263.x
- 38 Reading C, Jofré G (2013): Diet composition changes correlated with body size in the Smooth snake, *Coronella austriaca*, inhabiting lowland heath in southern England. *Amphibia-Reptilia* 34: 463–470.
- 39 Jofré GM, and Reading, C. J. (2020): Cannibalism in smooth snakes, *Coronella austriaca*. *Herpetological Journal* 30: 168-172. doi:10.33256/hj30.3.168172
- 40 Klenina AA (2013) Sluchay poyedaniya vodyanogo uzha obyknovennoy medyankoy v prirode. *Sovremennaya Gerpetologiya* 13:164–165
- 41 Capizzi D, Luiselli L, Capula M, Rugiero L (1995): Feeding habits of a Mediterranean community of snakes in relation to prey availability. *Revue d'écologie* 50: 353-363.

- 42 Goddard P (1984): Morphology, growth, food habits and population characteristics of the smooth snake *Coronella austriaca* in southern Britain. *Journal of Zoology* 204: 241-257. doi:10.1111/j.1469-7998.1984.tb02373.x
- 43 Brown DS, Ebenezer KL, Symondson WO (2014): Molecular analysis of the diets of snakes: changes in prey exploitation during development of the rare smooth snake *Coronella austriaca*. *Molecular Ecology* 23: 3734-3743. doi:10.1111/mec.12475
- 44 Ceirans A, Nikolajeva L (2017) Habitat ecology of the smooth snake *Coronella austriaca* and its reptilian prey in the degraded bog with implications for artificial refuge surveys. *Zoology and Ecology* 27:19–29. doi:10.1080/21658005.2016.1252125
- 45 Sutherland WJ, Pullin AS, Dolman PM, Knight TM (2004): The need for evidence-based conservation. *Trends in ecology & evolution* 19: 305-308. doi:10.1016/j.tree.2004.03.018
- 46 Mizsei E, Fejes Z, Malatinszky Á, Lengyel S, Vadász C (2020): Reptile responses to vegetation structure in a grassland restored for an endangered snake. *Community Ecology* 21: 203-212. doi:10.1007/s42974-020-00019-2
- 47 Luiselli L, Amori G (2016): Diet. Chapter 8. *Reptile Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*, Edition, 1. Oxford University Press.
- 48 O'Connor MP, Zimmerman LC, Dzialowski EM, Spotila JR (2000) Thick-walled physical models improve estimates of operative temperatures for moderate to large-sized reptiles. *Journal of Thermal Biology* 25(4), 293-304. doi:10.1016/S0306-4565(99)00101-1
- 49 Shine R, Kearney M (2001). Field studies of reptile thermoregulation: how well do physical models predict operative temperatures?. *Functional Ecology* 282-288.
- 50 <https://knp.openbiomaps.org/projects/hunviphab/>
- 51 Reading (2004) Age, growth and sex determination in a population of smooth snakes, *Coronella austriaca* in southern England. *Amphibia-Reptilia* 25:137–150. doi:10.1163/1568538041231247
- 52 Jędrzejewska B, Jędrzejewska W (1998): Predation in Vertebrate Communities: The Białowieża Primeval Forest as a Case Study. *Ecological Studies* 135.
- 53 R Core Team (2022): R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- 54 Royle JA (2004) N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* 60(1), 108-115. doi:10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x
- 55 Fiske I, Chandler R (2011). unmarked: An R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. *Journal of Statistical Software* 43 (10), 1–23. doi:10.18637/jss.v043.i10
- 56 Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Solymos P, H. Stevens MH, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Beatriz H, Evangelista A, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill MO, Lahti L, McGlinn D, Ouellette MH, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak CJF, Weedon J (2022). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- 57 Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015). “Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- 58 Barton K (2009) Mu-MIn: Multi-model inference. R Package Version 0.12.2/r18. <http://R-Forge.R-project.org/projects/mumin/>
- 59 Szövényi G (2009): Egyenesszárnyú rovarok vizsgálata a rákosi-vipera Duna-Tisza-közi élőhelyein 2009-ben. Kutatási jelentés, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest.
- 60 Szövényi G (2010): Egyenesszárnyú rovarok vizsgálata a rákosi-vipera duna-tisza-közi élőhelyein 2010-ben. Kutatási jelentés, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest.
- 61 Szövényi G (2015): Egyenesszárnyú rovarok vizsgálata a rákosi vipera duna-tisza-közi élőhelyein 2015-ben. Kutatási jelentés, Kiskunság Nemzeti Park Igazgatóság, Kecskemét.
- 62 McBrayer LD (2007) *Lizard Ecology*. Cambridge University Press
- 63 Uysal İ, Gül Ç, Tosunoğlu M (2019) Breeding and Cannibalism Behaviours of Captive *Coronella austriaca* (Colubridae) in a Terrarium. *Journal of the Institute of Science and Technology 1926–1930*. doi:10.21597/jist.524868
- 64 Di Nicola MR, Zecchin L, D'Amico M, Faraone FP (2020). Ophiophagy in *Coronella austriaca*: first case of predation on *Hierophis viridiflavus* and first direct observations of predation on *Vipera aspis*. *Herpetology Notes*, 13, 1107-1110.

- 65 Pardavila X, Lamosa A, Martínez-Freira F (2012) Primera cita de depredación de *Coronella austriaca* sobre *Vipera seoanei*. Boletín de la Asociación Herpetológica Española 23:60–61
- 66 Germano JM, Bishop PJ (2009) Suitability of Amphibians and Reptiles for Translocation. Conservation Biology 23:7–15. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.01123.x
- 67 Perelman ZE, Lutterschmidt WI, Reinert HK (2022) Community Structure of Terrestrial Vertebrates in a Restored Meadow Habitat in Pennsylvania: Assessing the Potential Prey Base for Eastern Massasauga Rattlesnakes. nena 29:370–381. doi:10.1656/045.029.0308
- 68 Šunje E, Courant J, Vesnić A, Koren T, Bilela LL, Damme RV (2022) Patterns of variation in dietary composition among four populations of Alpine salamanders (*Salamandra atra prenzensis*). Amphibia-Reptilia 1:1–15. doi:10.1163/15685381-bja10100
- 69 Budai M (2021): Gyephasznosítási módok hatása három hüllőfaj (*Vipera ursinii*, *Lacerta agilis*, *Lacerta viridis*) abundanciájára a Felső-kiskunsági turjánvidéken. - TDK-dolgozat, Állatorvostudományi Egyetem, Budapest, 23