4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:46 PM Page 283

In: FORRÓ, L. (szerk. 2007): A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, pp. 283-296.

A magyarországi hüllőfauna története a jégkorszak után

Korsós Zoltán

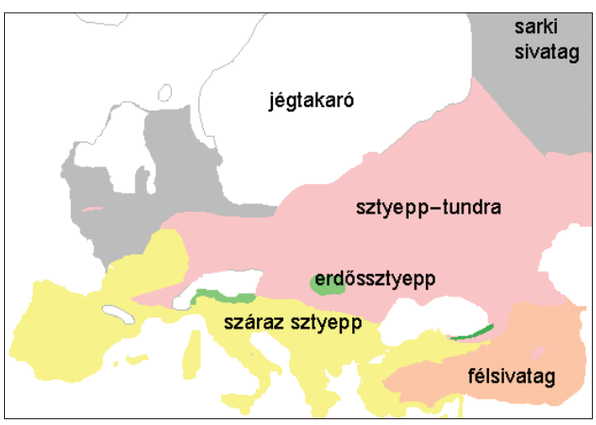
Bevezetés

A hüllők számára biológiájuk következtében a jégkorszak leghidegebb időszakai hosszabb távon aligha túlélhető környezeti hatást jelentettek a Kárpát-medencében. Ennek megfelelően Magyarország és a Kárpát-medence mai herpetofaunájának képét a jégkorszak utolsó glaciálisát követő fokozatos és periodikus felmelegedés alakította ki. A fajok mai elterjedési térképe – ha csak a természetes tényezőket tekintjük – kettős folyamat eredménye: egyrészt a felmelegedés eredményeképpen a jégkorszak idején fennmaradt, délebbi refúgiumokból való visszatelepedésé, másrészt a hidegebb időszakokban nagyobb elterjedéssel rendelkező fajoknak a visszahúzódásáé, azaz a felmelegedés során a környező, magasabb hegyvidékekre való felhúzódásé és néhány hűvös, az alföldi élőhelyen való megmaradásé.

A mai Magyarország területén élő – tehát a Kárpát-medence középső, szűkebb területén elterjedt – herpetofauna 15 hüllőfajt vonultat fel (1. táblázat). Ezek elterjedésük és faunatörténetük alapján három csoportba oszthatók. A legáltalánosabb, az egész Palearktikumban elterjedt fajok (9) önmagukban nem alkalmasak a Kárpát-medence zoogeográfiai helyzetének meghatározására (Varga 2003), ezért a jelen vizsgálatban nem szerepeltettük őket. A Kárpát-medencére jelenleg endemikusnak tekintett egyedüli gerinces alfaj, a rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*) a nyugat-ázsiai sztyeppek rokon síkvidéki fajaival és alfajaival mutat kapcsolatot, elterjedése egyértelműen a jégkorszak után, kelet felől következett be. Ez a hüllő jelen kutatásunknak szintén nem képezte tárgyát.

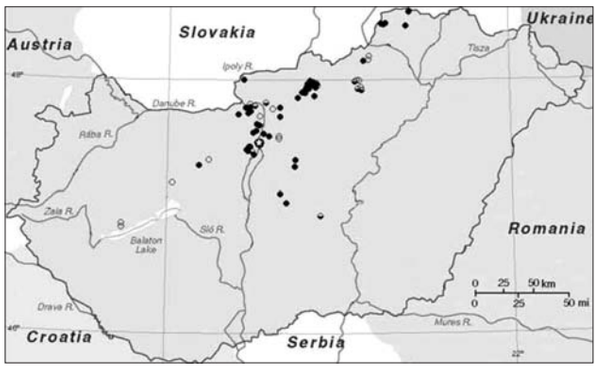
A Kárpát-medence jégkorszak utáni benépesülésének elmélete szerint a közeli, a Balkán-félszigeten és a Fekete-tengertől keletre található, pontomediterrán és pontokaszpi refúgiumokból származtatható három hüllőfajunk a homoki gyík (*Podarcis taurica*), a pannongyík (*Ablepharus kitaibelii fitzingeri*) és a haragos sikló (*Hierophis caspius*). Ezek közül a két utóbbi faj populációinak elemzését tűztük ki jelen vizsgálatunk céljául.

A két fennmaradó, ún. „kárpáti-boreális" faunaelem mindkét faja tulajdonképpen nagy elterjedésű, palearktikus hüllő (az elevenszülő gyík és a keresztes vipera), amelyek többek közt éppen az elevenszüléssel és más termoregulációs képességeikkel (Herczeg et al. 2003) alkalmazkodtak a hűvös, akár az Északi-sarkkörön is túlérő élőhelyek klimatikus körülményeihez. A jégkorszak idején az összefüggő jégtakaró és az állandóan fagyott talaj („permafrost") (1. ábra) következtében természetesen ezek a hüllőfajok is délre húzódtak, Magyarországról az őslénytani feltárások alapján minden bizonnyal teljességgel hiányoztak (Gasparik 1997, Kordos 1981, Venczel 2000). A Würm-eljegesedést követő (kb. 10–8 ezer évvel ezelőtti), a pleisztocén–holocén határát jelző, különféle ütemű, de folyamatos felmelegedés eredményeképpen ez a két „hidegkedvelő" faj először egész Magyarországot „meghódította", majd a további felmelegedés következtében egyre



1. ábra
Európa eljegesedése és vegetációs övei a legutolsó glaciális időszak alatt („Last Glacial Maximum"), kb. 22–14 ezer évvel ezelőtt

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:46 PM Page 284



2. ábra
A pannongyík előfordulási pontjai Magyarországon (Herczeg et al. 2004)

nagyobb tengerszint feletti magasságokba hatolt a Kárpát-medencét övező hegyvidékeken, s ezalatt folyamatosan észak felé tolta elterjedésének határait. Miközben az egyre melegebb, szárazodó területekről eltűntek, a medencében azonban, különösen a Nagyalföld peremén, ahogy azt a botanikai adatok igazolják (Bajzáth 1996, Simon 1953, 2004), fennmaradtak olyan hűvös mikroklímájú növénytársulások (elsősorban lápok), amelyek további búvóhelyül szolgáltak pl. az elevenszülő gyík (*Zootoca vivipara*) számára is (5. ábra). Így mind a mai napig megtalálhatjuk e gyíkfaj késő glaciális reliktumnak tartott állományait többek közt a Bátorligeti-lápon, a keleméri Mohos-tavakon, a debreceni Halápi-lápon, az ócsai turjánvidéken és a Hanságban.

A harmadik hüllőfaj, amelyre a továbbiakban a Kárpát-medence hüllőfauna-történetét alapozzuk, a keresztes vipera (*Vipera berus*). Noha ez a kígyó az egész Palearktikumban szélesen elterjedt a Brit-szigetektől Vlagyivosztokig (Mallow et al. 2003), a délkeletközép-európai, s így a Kárpát-medencei állományai is széttöredezettek, és egymástól izolálódva eltérő morfológiai és genetikai bélyegeket mutatnak (Ursenbacher et al. 2006). Míg a környező országok többségében, nyugati, északi és keleti szomszédainknál a keresztes vipera hegyvidéki előfordulású, ezzel szemben hazánkban az elevenszülő gyíkhoz hasonlóan több állománya is az alacsony tengerszint feletti magasságban fekvő, hűvös, nedves mikroklímájú láperdőkre szorult. Ezek filogeográfiai kapcsolatrendszerének tisztázása még további vizsgálatok tárgya.

A három vizsgált hüllőfaj ismertetése

Pannongyík – *Ablepharus kitaibelii fitzingeri* Mertens, 1952

A vakondgyík- vagy szkinkfélék családjába (Scincidae) tartozó, apró termetű (legfeljebb 10 cm körüli teljes testhosszúságú) gyík (8–9. ábra) hengeres testét alul-felül félkör alakú pikkelyek borítják, amelyek a hüllőknél ősi tulajdonságot jelentenek. Lábai picik, vékonyak, gyors helyváltoztatásnál nem is nagyon használja őket, inkább siklószerűen kúszik előre a fűben. Fényes barna testén „díszítésképpen" csak két sötétebb oldalcsík található. Szeme pillantása merev, mert szemhéjai a család sok fajára jellemző módon átlátszóan összenőttek, mint a kígyóké (siklószemű gyíknak is hívják emiatt). Mindkét ivar hasoldala világos vagy sötétebb fényes szürke. A fiatal állatok farka – valószínűleg az ellenséget riasztó vagy félrevezető célból – élénkpiros (10. ábra), amely színezet azonban az első telelés után eltűnik.

A pannongyíkot Magyarországon Kitaibel Pál írta le először naplójában; ez a formailag nem megfelelő leírás (*„Lacerta nitida"* néven) azonban nem élvezett taxonómiai prioritást, s az állat csak hosszas nevezéktani bonyodalmak után,

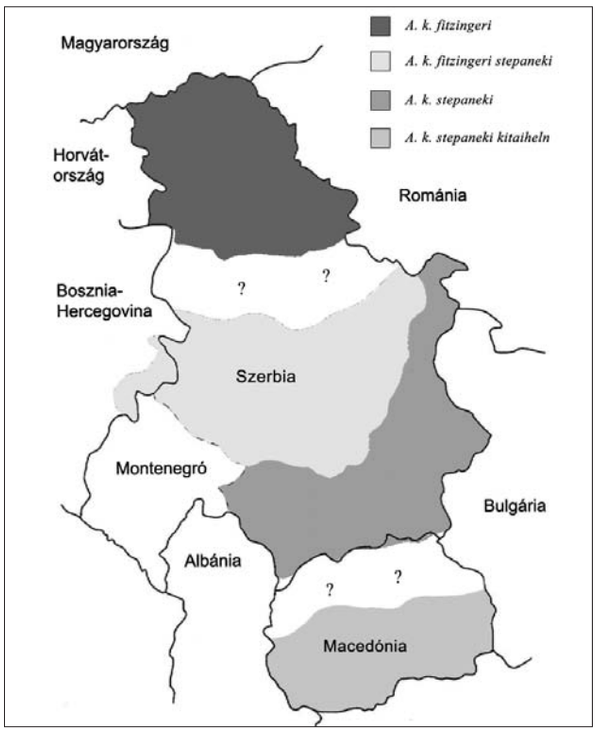
1. táblázat
Magyarország 15 hüllőfajának zoogeográfiai besorolása

Fajok	Család	Faunaelem
Mocsári teknős *(Emys orbicularis)*	Emydidae	Palearktikus
Fürge gyík *(Lacerta agilis)*	Lacertidae	Palearktikus
Zöld gyík *(Lacerta viridis)*	Lacertidae	Palearktikus
Fali gyík *(Podarcis muralis)*	Lacertidae	Palearktikus
Homoki gyík *(Podarcis taurica)*	Lacertidae	Pontokaszpi
Elevenszülő gyík *(Zootoca vivipara)*	Lacertidae	Kárpáti–boreális
Pannongyík *(Ablepharus kitaibelii fitzingeri)*	Scincidae	Pontokaszpi
Lábatlangyík *(Anguis fragilis)*	Anguidae	Palearktikus
Erdei sikló *(Elaphe longissima)*	Colubridae	Palearktikus
Rézsikló *(Coronella austriaca)*	Colubridae	Palearktikus
Haragos sikló *(Hierophis caspius)*	Colubridae	Pontokaszpi
Vízisikló *(Natrix natrix)*	Colubridae	Palearktikus
Kockás sikló *(Natrix tessellata)*	Colubridae	Palearktikus
Keresztes vipera *(Vipera berus)*	Viperidae	Kárpáti–boreális
Rákosi vipera *(Vipera ursinii rakosiensis)*	Viperidae	Pontokaszpi

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:46 PM Page 285

1952-ben nyerte el mai tudományos nevét (Mertens 1952, Korsós & Horváth 1992). Az *Ablepharus kitaibelii* faj a Kárpát-medencében éri el elterjedésének északi határát; tőlünk délre, sőt Kis-Ázsiában számos, itt nem részletezett alfajra tagolódik (l. pl. Gruber 1981), amelyeknek a filogeográfiai viszonyai még ma is kutatás tárgyát képezik (6. ábra, Poulakakis et al. 2005). A törzsalak (*Ablepharus kitaibelii kitaibelii*) a Balkán-félszigeten terjedt el, a *fitzingeri* alfaj csak a Kárpát-medencében, azon belül is főként Magyarországra szorítkozik. Tőlünk északra Dél-Szlovákiában élnek még elszigetelt, veszélyeztetett populációi, határainktól délre pedig a *fitzingeri* – különféle átmeneti zónákon keresztül – a *stepaneki* alfajba, majd a *kitaibelii* törzsalakba megy át (3. ábra, Ljubisavljević et al. 2002).

Magyarországon a pannongyík-populációk előfordulását Herczeg et al. (2004) tekintette át a közelmúltban (2. ábra). Sokféle élőhelyen megtalálható (11–13. ábra), az Eger melletti vulkanikus alapkőzettől a Budai-hegység mészkő- és dolomitsziklagyepein át a Gödöllői-dombság vagy a Duna–Tisza köze homokos, löszös területéig. Az élőhelyek ökológiai felmérése jelenleg is zajlik, és a pannongyík magyarországi állományainak fajmegőrzési tervén is dolgoznak. A faj hazánkban fokozottan védett, eszmei értéke 100 000 Ft; szerepel az Európai Unió Élőhely Irányelve és a Berni Egyezmény listáin.

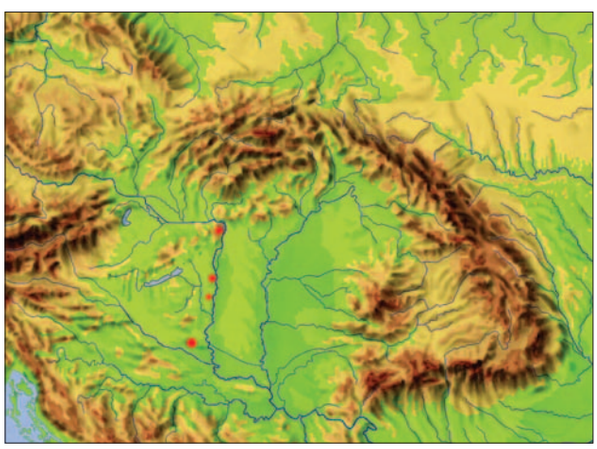


3. ábra
Két Magyarországtól délre élő pannongyíkalfaj elterjedési zónái (Ljubisavljević et al. 2002 nyomán)

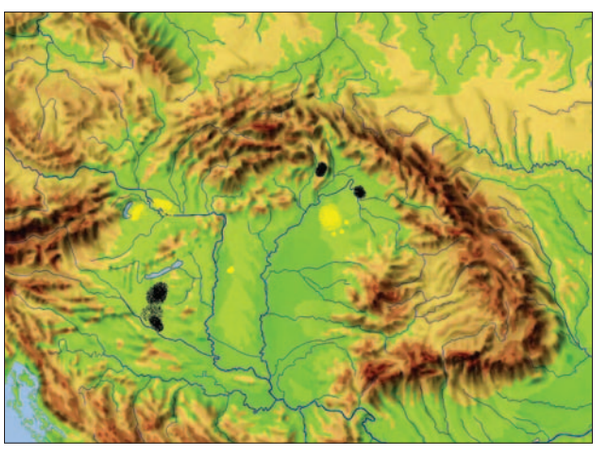
Haragos sikló – *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789)

A legnagyobb hazai siklófajunk, kifejlett hossza meghaladhatja a másfél métert, ritkán a kettőt is elérheti. Hatalmas, erőteljes testével, izmos szorításával, támadékony kedvével méltán érdemelte ki nevét, de valójában csak akkor támad, ha sarokba szorítják, egyébként villámgyorsan elmenekül, szinte lehetetlenség megfogni. Feje ovális, szembogara kerek, farka hosszú, és egyenletesen elvékonyodó, mint az erdei siklónak. Vele szemben azonban haspajzsainak (*ventralia*) száma kevesebb mint 200, a farokalattiaké (*subcaudalia*) pedig több mint 82 (Bellaagh 2003). Teste egyszínű sárgás, vöröses vagy olajbarna, hasa világosabb, a háti és oldalpikkelyek körül sötét árnyék van, amitől a pikkelyek erőteljesen kidomborodónak látszanak, a haspajzsok egyszínűek, többnyire világossárgák, a hátpikkelyek és a haspajzsok határa sohasem foltos (14. ábra). A fiatal példányok nem egyszínűek, élénkebb, néha narancsos alapszínen sötéten foltozottak (15. ábra).

A haragos sikló és a tőlünk délre, valamint keletre élő rokon fajok (*H. cypriensis, gemonensis, jugularis, schmidti, viridiflavus* stb.) rendszertana a közelmúltban sok változá-



4. ábra
A haragos sikló (piros) előfordulása Magyarországon



5. ábra
A keresztes vipera (fekete) és az elevenszülő gyík (sárga) elterjedése a Kárpát-medencében

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:46 PM Page 286

son ment át (Schätti 1988), de még ma sem teljesen tisztázott (Nagy et al. 2002, 2003, 2004). A hazánkban élő állományokat sokáig a *Coluber jugularis caspius* alfajhoz tartozónak vélték, de ezt az alfajt önálló faji rangra emelték, amikor Törökországban a törzsalakot és az „alfajt" egymás melletti populációkban megtalálták (Zinner 1972). A *Coluber* genust az eredeti leírás alapján az észak-amerikai siklókra korlátozták, így választották le az európai fajokat a *Hierophis* genusba. Az újabb filogenetikai vizsgálatok szerint (Nagy et al. 2004) azonban ez a csoport sem monofiletikus, ezért lehet, hogy a *caspius* megint más genusba kerül át (pl. *Dolichophis*, l. Krčmar et al. 2007).

A haragos sikló hazánk egyik legritkább hüllőfaja, sokáig mindössze két helyről, a Budai-hegyekből és a Villányi-hegységhez tartozó Szársomlyóról ismerték. Az utóbbi években azonban egymás után fedezik fel kicsi, de életképes állományait a Duna nyugati, jobb partja mentén, a nehezen megközelíthető löszfalleszakadásokon (16. ábra, Bellagh et al. 2007, Korsós et al. 2002). Ezek a legészakibb előfordulásai Európában (4. ábra), ahol egyébként a Balkán-félszigeten és a Fekete-tenger partján, egészen a Kaukázusig él (Schcherbak & Böhme 1993).

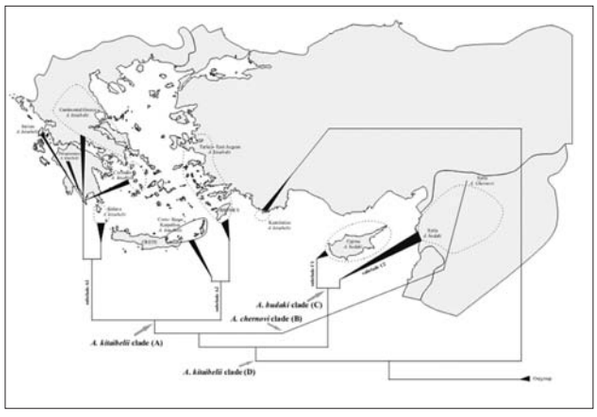
A haragos sikló a napsütötte, sziklás, vízmosásokkal, kőomlásokkal tagolt, meredek lejtőket, bokros hasadékokat, elhagyott kőfejtőket kedveli. Megzavarva ostorszerűen vágódva, szinte nyilallva száguld, lehetetlenség követni. Hamar eltűnik kedvenc sziklarepedésében, ahonnan csak órák múlva jön elő. Előszeretettel mászik föl az alacsonyabb bokrok, fák ágaira napozni vagy madárfészkek után kutatni. A hímek valószínűleg nagy területet birtokolnak, ahol zavartalan vadászati és nászidőszakban párkeresési lehetőségük van. Tojásait a nőstény a kőtörmelék közti talajba rakja. Telelésre általában mélyebb sziklaüregekbe vonulnak.

A hazai állományok elsősorban az élőhelyek zavarása és megszűnése miatt ritkultak meg. Fokozottan védett hüllőfaj, eszmei értéke 500 000 Ft, védelmére fajmegőrzési terv is készült (Bellaagh & Bakó 2003). Szerepel az Európai Unió Habitat Direktívája és a Berni Egyezmény listáin (Korsós 1997).

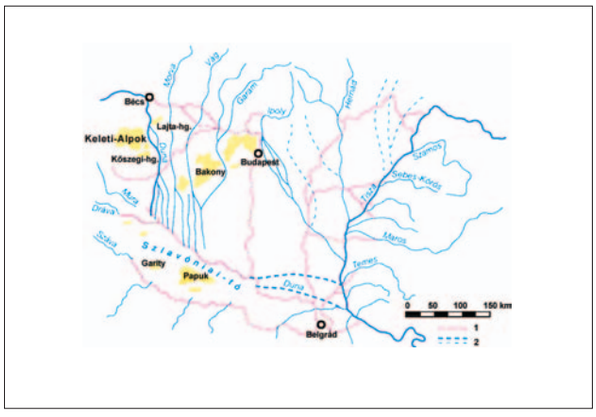
Keresztes vipera – *Vipera berus* (Linné, 1758)

A viperafélék családjának (Viperidae) legelterjedtebb, az egész Palearktikumban előforduló faja, amely fiziológiai és ökológiai alkalmazkodásával még az Északi-sarkkörön túlra is felhatol (Mallow et al. 2003). Feje az európai viperákra jellemzően háromszögletű, hátrafelé kiszélesedő, amelyet a halántéktájékon duzzadó, méregmirigygyé módosult fültőmirigyek okoznak. Szembogara függőleges hasítású, a fejtetőt 5 nagy pajzs fedi. Orrcsúcsán felül két apró orrtetőpajzs (*apicale*) van, szemben az egyetlen másik magyarországi mérgeskígyóval, a Kárpát-medencére endemikus rákosi viperával (*Vipera ursinii rakosiensis*), amelynek rendszerint csak egy orrtetőpajzsa van. A keresztes vipera teste is zömök, vaskos, de nem izmos, szorítani csak gyengén tud, farkánál fogva lógatva nem képes önerejéből visszafordulni. Farka rövid, „kurta", a kloáka után hirtelen elvékonyodó. A tipikus színezetű keresztesvipera-példányokon a legszembetűnőbb a tarkótájékon lévő kereszt vagy nyíl alakú mintából induló és a farok hegyéig húzódó sötét, cikcakkos hátszalag, amelyet világosszürke vagy -barna sáv szegélyez. Ugyanez a minta a rákosi viperán világos, szalmasárga alapon, kávébarna szélekkel jelentkezik. A hazai keresztes viperák között léteznek azonban felszakadozott, elmosódott foltsorú, sőt egyszínű fekete példányok is (17. ábra), ez utóbbiaknál – különösen a hímeknél – a szájat szegélyező ajakpajzsok többnyire fehérek, és a farok hegyének alsó oldala sárga. Ilyen fekete keresztes viperák nagy számban fordulnak elő Somogy megyében (*Vipera berus* var. *prester*), ahol a populációt egyes szakemberek a *Vipera berus bosniensis* alfajhoz tartozónak vélik (Dely 1972, Kalyabina-Hauf et al. 2004).

Hazánkban csak foltszerűen, a nyugat- és észak-európai élőhelyektől eltérő környezetben, főként síkvidéki láperdők szélein, tisztásain fordul elő (18. ábra). Megtalálható Somogy és Zala megyében, a Baláta-tó környékén, valamint a Tiszaháton, Szabolcs-Szatmár megyében (5. ábra). Ezektől különböző, hegyvidéki élőhelye van a Zempléni-hegységben és Tokaj környékén (Dely & Marián 1960).



6. ábra
Az *Ablepharus kitaibelii* fajcsoport filogeográfiai térképe Poulakakis et al. (2005) szerint



7. ábra
A Kárpát-medence főbb folyóinak, főként a Dunának az eltérő lefolyása a pleisztocén elején (Karátson 2002 nyomán)

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:46 PM Page 287

Védett állat, de mind az élőhelyeit átalakító változások, természetellenes módon elszaporodó ellenségei (pl. vaddisznó), mind a mérgeskígyót övező ellenszenv következtében magyarországi állományai vészesen csökkennek, és kevés figyelmet kapnak.

Adatgyűjtés, morfológiai és genetikai vizsgálati módszerek

A három kiválasztott faj Kárpát-medencei populációinak analíziséhez morfológiai és genetikai, az élőhelyek felméréséhez pedig ökológiai módszereket használtunk. A pannongyík esetében összesen 16 populációból vettünk fel adatokat. Vérmintát DNS-analízishez 36 egyedből vettünk. A külföldi egyedek Szerbiából, Bulgáriából és a szlovákiai Ipoly-vidékről származtak. Az alfajok elkülönítésére a szakirodalom szerint egyes morfológiai karakterek használhatók (fejpajzsok és törzspikkelyek számának és elhelyezkedésének sztereomikroszkópos vizsgálata, l. Göcmen et al. 1996, Ljubisavljević et al. 2002). A terepen azonban ezek a paraméterek az állatok károsítása nélkül (a kicsi testméret és a stresszhatásra való érzékenység miatt) nem rögzíthetők. Természetvédelmi okokból az ilyen részletes bélyegek felvételére tehát nem volt lehetőségünk. A vadon befogott és a mérések után azonnal elengedett állatokon felvettük a törzs- és a farokhossz méretét, valamint a mellső és hátsó lábak közti távolságot. Ökológiai adatként rögzítettük a fogás idején a talaj, a növényzet és a levegő hőmérsékletét. Egyes kiválasztott élőhelyeken elvégeztük a növénytársulás azonosítását, a borítottság mérését és más élőhely-paraméterek (lejtőszög, kitettség) felvételét. Néhány élőhelyen automatikus mikroklíma-méréseket is végeztünk.

A haragos sikló esetében 5 magyarországi állományt vizsgáltunk részletesen, amelyekből összesen 23 db, DNS-vizsgálatra is alkalmas vér- és szövetminta származott. Ezek többsége a legnagyobb hazai állományból, a szársomlyói haragossikló-populációból eredt. A Budai-hegységben lévő, a kipusztuláshoz közel álló populációból csak vedlett bőrt sikerült begyűjteni, amely sajnos nem szolgáltatott megfelelő DNS-mennyiséget. Értékelhető mintát sikerült viszont begyűjteni az újonnan fölfedezett paksi, dunaújvárosi és dunaföldvári egyedekből. Külföldről saját gyűjtésünk Szerbiában járt eredménnyel, a genetikai analízishez a többi szekvenciát a génbankból szereztük be, törökországi és görögországi állatokról.

A genetikai vizsgálatok analízisének helyszíne a pannongyík esetéhez hasonlóan a szarvasi Halászati és Öntözési Kutatóintézet volt. A laborvizsgálatok során 39 *Hierophis caspius* szövetmintát dolgoztunk fel, amelyek között volt levedlett pikkelying (5 db), közgyűjteményi példányokból vett szövetdarab (9 db) és terepi vizsgálatok során vett vérminta (25 db) is. A DNS-kivonás és -tisztítás után a mitokondriális citokróm-*b* génre végeztünk szekvenálást, valamint irodalmi adatok alapján 12+2 db ISSR-primerrel végeztünk PCR-t, melynek eredményeképpen több mint 400 PCR-terméket kaptunk. A géleken látható termékfrontokat, illetve azok hiányát 27 db 0-1-es mátrixon jelenítettük meg.

A keresztes vipera morfológiai vizsgálatához 135 normál színezetű példányt (63 hím és 72 nőstény) vizsgáltunk 35 pikkely- és színezeti bélyeg szerint (Korsós & Krecsák 2005). A felvett morfológiai adatok között a fejpajzsok száma és elhelyezkedése, a has- és farok alatti pajzsok száma, a törzs körüli pikkelysorok száma és a színezetet jellemző, elsősorban a háti cikcakkvonalra vonatkozó tulajdonságok szerepeltek. A genetikai vizsgálatokhoz a farki vénából vett vért használtuk, amelyből a DNS-kivonás után a mitokondriális citokróm-*b* és a kontrollrégió szekvenálását, valamint nukleáris mikroszatellitek vizsgálatát végeztük el a Magyar Természettudományi Múzeum Molekuláris Taxonómiai Laboratóriumában.

A morfológiai eredmények kiértékeléséhez főkomponens-analízist, kanonikus varianciaanalízist és diszkriminancia-analízist használtunk, a Syn-Tax 2000 programcsomag segítségével (Podani 2000). A molekuláris törzsfák előzetes előállítását a MEGA 3.1 programcsomaggal végeztük (Kumar et al. 2004).

Eredmények és megvitatás

Pannongyík

Az egyszerű morfológiai bélyegek (testméret, színezet, fejpikkelyek elhelyezkedése) alapján a magyarországi pannongyíkállományok egyértelműen a pannon régióban elterjedt *Ablepharus kitaibelii fitzingeri* alfajhoz tartoznak, a különböző lelőhelyekről származó példányok között (beleértve az Ipoly-vidéki és a felső-szerbiai egyedeket is) ilyen értelemben nincs taxonómiai különbség. Ljubisavljević et al. (2002) és Džukić & Kalezić (2004) kutatásai alapján tőlünk délre először az *A. k. stepaneki* alfaj, majd átmeneti zónákon át a törzsalak, *A. k. kitaibelii* terjedt el.

Mind morfológiai, mind a mitokondriális citokróm-b gén szekvenálásával elvégzett vizsgálataink eredménye szerint a Kárpát-medencei állományok taxonómiailag teljesen egységesek. A mintegy 750 bázispárban – az északszerbiai állatokat is beleértve – egyetlen eltérés sem mutatkozott; a külcsoportként használt bulgáriai *A. k. stepaneki* alfaj ezzel szemben 52 bázispárnyi különbséget mutatott. Ez persze még nem feltétlenül jelenti azt, hogy a Kárpát-medencei kolonizációs útvonalak szempontjából az állományok egységesek. Feltételezésünk szerint a Dunától keletre (Naszály, Börzsöny, Ipoly-vidék, Cserhát, Gödöllői-dombság) élő populációk más visszatelepedési útvonalat követtek, mint a Duna vonalától nyugatra élők (Budai-hegység, Pilis, Visegrádi-hegység). Elképzelhető azonban az is, hogy a balkáni refúgiumból észak felé visszatelepedő pannongyík olyan genetikai leszűkülésen esett át („palacknyak-effektus”), hogy a ma szétszórtan élő populációk csak kevés új genetikai változatosságra voltak képesek

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:47 PM Page 288

8. ábra
Pannongyík portréja (Korsós Zoltán felvétele)

szert tenni. Ennek ellentmond a kis termetű vakondgyík-félék alacsony vándorláskészségéből fakadó nagyfokú elszigeteltség, amelynek mindenképpen az idővel egyre növekvő genetikai különbségekben kellett volna jelentkeznie. A kérdést csak további markergének más környező országok mintáinak bevonásával végzett analízise döntheti el.

Amíg a pannongyík Kárpát-medencei állományai genetikailag alig különböznek egymástól, földtörténeti és filogenetikai szempontból is jóval jelentősebb különbségeket találtak a Balkán-félsziget állományain (Poulakakis et al. 2005). A 38 populáció mitokondriális génjein (citokróm-*b* és 16S rRNS) elvégzett analízis az *Ablepharus kitaibelii* fajtól különállónak bizonyította a *A. chernovi* és *A. budaki* szíriai, ciprusi és törökországi alakokat (6. ábra). A görögországi, égei-tengeri, krétai és rodoszi populációk helyzete nem teljesen tisztázott, a szerbiai, bulgáriai és romániai állományok pedig teljesen kimaradtak az analízisből. Az *Ablepharus kitaibelii* északi alfajainak filogeográfiai elemzése még számos új, érdekes eredményt hozhat.

Mindenképpen figyelemre méltó, de még nem lezárult eredményeket hozott a pannongyík Kárpát-medencei állományainak élőhelyfelmérése. A populációk meglepően eltérő környezeti feltételek mellett fordulnak elő, az Általános Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer (Fekete et al. 1997) szerint nem kevesebb mint tízféle – elsősorban a növényzet által meghatározott – élőhelytípusban (Harmos &

9. ábra
A pannongyík a tölgyes karsztbokorerdőket is kedveli
(Korsós Zoltán felvétele)

10. ábra
Fiatal pannongyík, jellegzetes piros farokkal
(Korsós Zoltán felvétele)

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:47 PM Page 289

11. ábra
Löszkopáros az Ipoly-vidéken (Korsós Zoltán felvétele)

Herczeg 2003). Ezek a mészkedvelő sziklai gyepektől (budaörsi Csiki-hegyek), a pusztafüves lejtősztyeppeken át (Gödöllői-dombság) a molyhostölgyes bokorerdőkig (Börzsöny, Cserhát, Ipoly-vidék) terjednek (11–13. ábra). A növénytársulások mögött húzódó háttértényezők (mikroklíma, talaj, borítottság, lejtőszög, kitettség stb., l. Pasuljevic 1976) felmérése alapján kell az egyes pannongyík-populációk természetvédelmi kezelését a fajmegőrzési tervben kialakítani.

Haragos sikló

A magyarországi haragossikló-állományok a faj elterjedésének legészakibb előfordulásai. Bár elszigetelt, a teljes elterjedési terület peremére szorult populációkról van szó, sem a morfológiai, sem a genetikai vizsgálatok nem igazoltak jelentős (pl. alfaji szinten való) elkülönülést a *Hierophis caspius* törzsalakjától (Bellaagh et al. 2000, Bellaagh 2003). Korábban Magyarországról csak két régióról volt tudomásunk, ahol haragos siklók éltek (Dely 1997), az utóbbi években azonban a legészakibb Budai-hegyvidéket a legdélibb Szársomlyóval egyenes vonalban összekötő populációkat fedeztek fel (Bellaagh et al. 2007, Korsós et al. 2002). Ezek a lelőhelyek mind a Duna jobb oldali, nyugati partján helyezkednek el. A legdélebbi, szársomlyói populációval biogeográfiailag közeli kapcsolatba hozható a nemrég közölt, a horvátországi Baranya területén, a Kiskőszeg (Batina) körzetében húzódó báni löszvonulat Duna közeli élőhelyén megfigyelt haragossikló-állomány is (Krčmar et al. 2007). Elmondhatjuk tehát, hogy a haragos sikló mint pontokaszpi faunaelem (Varga 2003) a jégkorszak után a Duna jobb partja mentén terjeszkedett vissza a Kárpát-medencébe, miközben a Duna akkori vonalát sehol nem lépte át. A genetikai analízis előzetes eredményei szerint a dunaföldvári, dunaújvárosi és paksi egyedek közelebb állnak a szerb, görög és bolgár példányokhoz, mint a szársomlyói állományhoz. Mivel a Szársomlyó viszonylag jelentős távolságra fekszik a Dunától, és az élőhely szigetszerű geográfiája (19. ábra) miatt teljes az izolálódás, ez indokolhatja a genetikai elkülönülést. Paks ugyanakkor különleges helyet foglalhat el a magyarországi állományok között: innen Szunyoghy (1932) jelzett egy szubfosszilis haragossikló-maradványt. Elképzelhető tehát, hogy a jégkorszak után a haragos sikló délről először a Duna mentén terjedt észak felé, majd a Villányi-hegységben a kedvező, mediterrán környezeti körülmények hatására távolodott el a Dunától. Hogy a legészakibb, budai-hegyvidéki állomány genetikailag milyen viszonyban áll a többi Duna menti populációval, az még nyitott kérdés, mivel az erős emberi környezetátalakító hatás következtében degradált élőhelyeken előforduló és kritikusan alacsony egyedszámú populációkból nem sikerült értékelhető genetikai mintához jutnunk. A közelmúltban bizonyított, egyetlen élő, sas-hegyi példány valószínűleg szándékos betelepítés eredménye (Herczeg et al. 2002, Tóth 2002).

Keresztes vipera

A keresztes vipera Magyarországon három régióban ismert: a Délnyugat-Dunántúlon a Baláta-tó, a Búsvári-halastavak és Barcs környékén, északkeleten a Tiszántúlon, Lónya-Mátyus környékén és a Zempléni-hegységben. Mindezek a populációk a széles elterjedésű, palearktikus faj el-

12. ábra
A budaörsi Odvas-hegy pannongyík által lakott dolomitsziklagyepe (Korsós Zoltán felvétele)

13. ábra
Jellegzetes, száraz bokorerdős pannongyíkélőhely a Cserhátban (Korsós Zoltán felvétele)

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:47 PM Page 290

14. ábra
Haragos sikló, kifejlett példány (Korsós Zoltán felvétele)

szigetelt, lokális állományai: a környező országokban a keresztes vipera az Alpok és a Kárpátok hegyláncain összefüggő elterjedést mutat. Délre a helyzet kicsit más, a Szlovénia északi és déli részén élő populációk között morfológiai és ökológiai különbségek is vannak, amelyek más, volt jugoszláviai állományokkal együtt a *Vipera berus bosniensis* Boettger, 1889 (vagy *V. b. pseudaspis* Schreiber, 1912) alfaji elkülönítését eredményezték.

A magyarországi állatok fej- és törzspikkelyzetük, az egyedfejlődésük során változó színezetük és környezeti igényeik tekintetében is különböznek az összefüggő keresztesvipera-állományoktól. Az eredetileg vizsgált 92 morfológiai bélyegből 35-öt kiválasztva kanonikus varianciaanalízist (CVA) végeztünk 135 normál színezetű Kárpát-medencei egyedre, amelyeket előzőleg 11 OTU-ba osztottunk. A hímekre kapott eredményeket a 20. ábra mutatja: a 11 Kárpát-medencei állomány (beleértve a három magyarországi régiót: Somogy, Tiszahát, Zemplén) taxonómiai szempontból két nagyobb csoportra különül el. A két főkomponens (CV1 és 2) a teljes variancia 63%-áért felelős. A két csoport, melyek filogeográfiai szempontból kolonizációs vonalnak is tekinthetők, a következő: 1) a kárpáti vonal, ide tartoznak a tiszaháti és a zempléni állatok is, és 2) a nyugat-balkáni, síkvidéki vonal, ahol hazánkból a somogyi állományok alkotnak a Dráva túloldalán élő egyedekkel (Száva-völgy és Horvátországi-síkság) nagy hasonlóságú csoportot.

15. ábra
Haragos sikló, fiatal példány (Korsós Zoltán felvétele)

16. ábra
Löszfalleszakadás Dunaújvárostól délre, új haragossikló-élőhely (Korsós Zoltán felvétele)

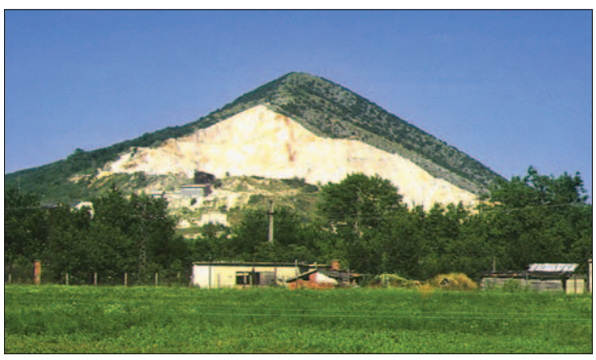
4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:47 PM Page 291

17. ábra
Teljesen fekete színű, somogyi keresztes vipera nőstény (Korsós Zoltán felvétele)

Előzetes genetikai eredményeink szintén megfelelnek ennek a képnek. A mitokondriális citokróm-*b*-re és a kontrollrégióra elvégzett genetikai vizsgálatok 18 minta esetében adtak értékelhető, 1134 és 540 bázispár hosszúságú szekvenciaadatokat; az ezekből kapott (NJ, citokróm-*b*, MEGA 3.1) egyik törzsfa (21. ábra) szerint jól láthatóan elkülönül a két ág: a Baláta-tavi populációk a déli, szerbiai állományokkal, a tiszaháti és a zempléni állatok pedig a szlovákiai és erdélyi, kárpáti mintákkal csoportosulnak. Hasonló, de kevésbé határozott eredményre vezetett a mikroszatellit-elemzés is, ebben az esetben a nukleáris genomban a markerek alapján tapasztalt változatosság kisebb, mint a mitokondriumban.

A keresztes viperának, széles elterjedése ellenére, hagyományosan mindössze három alfaja az elfogadott (*V. berus berus, b. bosniensis* és *b. sachalinensis*). A faj vagy fajcsoport belső szisztematikai helyzete azonban még nem teljesen tisztázott, egyes kutatások szerint ez a három alfaj akár faj is lehet, vagy még több alfaj leírása szükséges. Ilyen, közel rokon alakok például a *Vipera nikolskii* és a *V. barani* (Mallow et al. 2003). A hazánkhoz közel, a Kárpát-medencéből leírt *V. berus bosniensis* különösen fontos számunkra. Már régóta feltűnt, hogy a Somogy megyében előforduló egyedek között sok a fekete (17. ábra), és más morfológiai bélyegekben (pl. a szem alatti pikkelysor, *suborbitalia* számában) is eltérnek a megszokott *V. berus*

18. ábra
Somogyi keresztesvipera-élőhely (Korsós Zoltán felvétele)



19. ábra
A Szársomlyó hegyet, a haragos sikló egyik legbiztosabb hazai állományának élőhelyét ma is zajló, intenzív külszíni mészkőfejtés veszélyezteti (Korsós Zoltán felvétele)

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:47 PM Page 292

berus formától (Dely 1972). Hasonló, dominánsan fekete megjelenésű és meglepően ugyanolyan élőhelyű (síkvidéki erdőssztyepp) alakot írtak le Harkov mellől (Kijev, Ukrajna), *Vipera nikolskii* néven (Vedmederja et al. 1986). A genetikai vizsgálatok szerint ez a „faj" nagyon közel áll a *berus*hoz, bár Zinenko (2004) terráriumban és az ukrajnai elterjedési területen, az érintkezési zónában a *berus* törzsalakkal tapasztalt hibridizáció alapján is a faji elkülönítés mellett érvel. Milto & Zinenko (2005) végül azonban az alfaji rangot fogadja el. Mindegyik szerző elismeri a közeli morfológiai és ökológiai hasonlóságot a *bosniensis*szel. Feltűnő, ahogy az élőhelyről írva („meleg, nedves erdő mozaik, az év nagy részében akár víz alatt", Zinenko 2004) milyen közeli hasonlóságot lehet felfedezni pl. a Balátával! A *V. b. nikolskii* tehát minden bizonnyal morfológiailag és ökológiailag is nagyon közel áll a mi somogyi viperáinkhoz. A régebbi, részletes hazai morfológiai vizsgálatok az állomány taxonómiai hovatartozását tekintve sajnos nem adtak egyértelmű eredményt (Újvári et al. 2001). A testméret- és a pikkelyzetadatok alapján nem lehetett a populációt egyértelműen egyik alfajhoz tartozónak sem besorolni. Hogy a somogyi állomány mégsem egészen *bosniensis*, azt az is sejteti, hogy a *bosniensis* alfaj eredetileg hegyvidékről lett leírva, és egyéb állományai is hegyvidékekről ismeretesek (Krecsák 2001, Mršic 1997).

Kalyabina-Hauf et al. (2004) két magyar keresztesvipera-mintát vizsgáltak riboszomális 12s és 16s RNS alapján, egyet a Tiszahátról és egyet Somogyból. Utóbbit a *bosniensis*hez közel állónak találták (bár ők *V. berus berus*nak határozták), az előző pedig egy teljesen másik ágon a középeurópai és az orosz távol-keleti (*sachalinensis*) alakokkal csoportosult együtt. Megemlítendő, hogy a *bosniensis*szel egy ágra kerültek az alpesi *berus*-populációk is, valamint a *nikolskii* és a *barani* „fajok" is. Ez azt mutatja tehát, hogy az alpesi és az ukrán állományok jégkorszaki refúgiuma a széles elterjedésű északi alakkörrel szemben valahol a mediterráneumban lehetett (az előzőé az Appennini-félszigeten, az utóbbié a Balkán-félszigeten). Az észak-európai állományok máshol vészelték át a jégkorszakot, és más refúgiumokból települtek vissza (Ursenbacher et al. 2006). Középkelet-Európában hasonló mintát mutat a *Zootoca vivipara* filogeográfiai mintázata is, amelynek Szlovéniában és Dél-Ausztriában nemrég tojásrakó populációit fedezték fel (Mayer et al. 2000). A citokróm-*b* szekvenciák alapján kapott törzsfa szerint is a somogyi viperák nagyon közel vannak a *b. bosniensis*hez, míg a berus törzsalak a *nikolskii*vel jött ki közeli ágra. A teljes palearktikus elterjedést vizsgálva Ursenbacher et al. (2005) a törzsalakot két nagyobb területre osztották: Észak-Európa és Oroszország egészen a Távol-Keletig, valamint Közép-Európa déli része, Dél-Ausztria, Olaszország, Szlovénia, Svájc legdélebbi része. 164 példány 17 morfológiai paraméterének diszkriminanciaanalízise jól alátámasztotta ezt a genetikai szétválást.

Nyugati szomszédunknál, Ausztriában csak a *V. berus berus* törzsalak él (Grillitsch & Cabela 2004), amelynek élőhelyválasztása az elevenszülő gyíkéhoz áll közel. Ez többé-kevésbé megfelel a hazánkban tapasztalható elterjedésnek is, és újfent alátámasztja a somogyi és a tiszaháti állományok különbözőségét: utóbbi területen előfordul a *Zootoca vivipara*, míg a Dél-Dunántúlon egyáltalán nem. (A hansági elevenszülőgyík-élőhelyeken viszont hiányzik a keresztes vipera.)

A három faj alapján megrajzolható hüllőfauna-történet

A Kárpát-medence gerinces faunájának történetét a pleisztocén–holocén határán a fosszilis leletek alapján lehet megrajzolni (Kordos 1981). A felső pleisztocénben a Riss-Würm interglaciális meleg, száraz éghajlatához alkalmazkodott hüllőfaunát többek közt a *Testudo graeca* (mór teknős) jellemzi. Fosszilis adatok alapján nálunk a pleisztocén interglaciálisaiban a *V. aspis*, sőt korábban az orientális viperák (*Macrovipera lebetina* és rokon alakjai) is előfordultak. A pleisztocén végétől már csak a mai *V. berus* és *ursinii* alakok vannak (Szyndlar & Rage 2002). Az ezt követő lehűléskor, a középső Würm glaciálisban a herpetofaunában a kétéltűek uralkodtak: ebből az időszakból írták le a *Rana mehelyi*t, amely a mai, főként észak-európai elterjedésű gyepi béka (*Rana temporaria*) „ősének" tekinthető (Bolkay 1911), sőt több szerző annak szinonimájaként kezeli. A felső Würm glaciálisa, az ún. „rénszarvaskor" idején a hüllők számára nem voltak megfelelőek a környezeti feltételek a Kárpát-medencében. Ez volt az utolsó igazi „jégkorszak", mintegy 20–18 ezer évvel a jelenkor előtt. Az átlagos évi középhőmérséklet +2–4 °C volt (Bajzáth 1996), s ez semmiképpen nem volt alkalmas a nap melege által kikeltett tojásokkal szaporodó hüllők-

2. táblázat

A Kárpát-medence tipikus növénytakarójának változása az elmúlt 20 ezer évben (Bajzáth 1996 és Simon 2004 nyomán)

Év (jelenkor előtt)	Klíma	Vegetáció
5,000–2,500	hűvös–nedves	bükkerdő (hegyvidéki elemek)
7,000–5,000	meleg–nedves	tölgyes erdőspuszta (mediterrán elemek)
10,000–7,000	meleg–száraz	sztyepp (pontokaszpi elemek)
15,000–10,000	hűvös–nedves	fenyő–nyír (késő glaciális reliktumok)
20,000–15,000	hideg–száraz (Würm glaciális)	fenyő–tundra

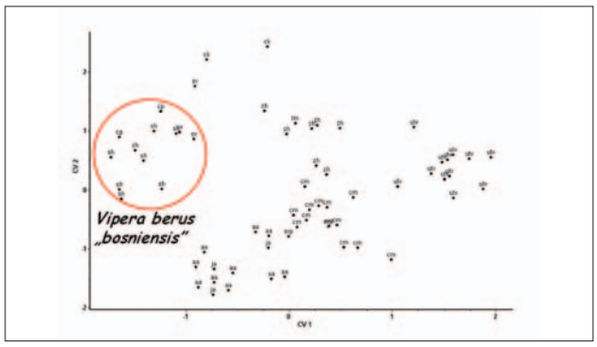
4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:47 PM Page 293

nek (de még az elevenszülőknek sem). A nagy testű, felső pleisztocén kori emlősök fokozatosan kihalóban voltak: így a barlangi medve, a barlangi hiéna, a barlangi oroszlán, a gyapjas orrszarvú és a mamut leletei egyre ritkábbak ezekből a rétegekből (Kordos 1981).

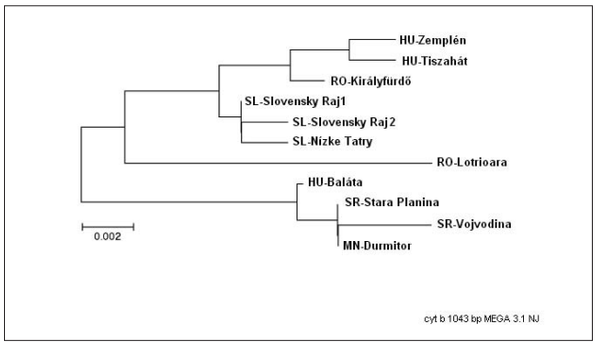
Az utolsó eljegesedést követő, mintegy 13–10 ezer évvel ezelőtti időszakban a korábbi, a sarkvidéki tundrára emlékeztető vegetációt fokozatosan felváltotta a füves, majd erdőspusztai vegetáció, s az ezzel tért hódító állatvilág. Az eljegesedés végének tanúja az egyetlen Kárpát-medencei, késő glaciális reliktumfaj, az elevenszülő gyík (*Zootoca vivipara*). A Kárpát-medence vegetációs változási sorát, az Alföld és a környező dombvidék területeire koncentrálva, Bajzáth (1996) és Simon (2004) nyomán a 2. táblázat foglalja össze.

A jellegzetes növénytakaró terjeszkedéséhez jól köthetők az egyes herpetofauna-elemek megjelenései. A pleisztocén–holocén átmenet felmelegedésével egyre gyakrabban jelentek meg a *Bufo* (varangy), a *Lacerta* (nyakörvesgyík) genusok és egyes kígyók fajai, s velük párhuzamosan teljesen eltűnt a *Rana mehelyi*, hogy helyét majd a *Rana temporaria* vegye át (Kordos 1981). A jelenkor előtt 8–6 ezer évvel a leggyakoribbak az ásóbéka- (*Pelobates*-), 5000 évvel ezelőtt pedig a szalamandra- (*Salamandra*-) leletek. A gyíkok ezeket megelőzően, kb. 7000 évvel ezelőttig uralták az alacsonyabb rendű szárazföldi gerinces faunát, a kígyók pedig 8–4 ezer év között érték el jelenkori gyakoriságuk szintjét. A mai herpetofauna jellegzetes, szintjelző fajai a lábatlangyík (*Anguis*) és a mocsári teknős (*Emys orbicularis*), amelyek már a kőkorszaki, régészeti lelőhelyeken is gyakoriak (Kordos 1981).

Hogy a bekövetkező felmelegedéssel a jégkorszak után a hidegkedvelő fajok felhúzódtak a hegyvidékekre, ez szinte magától értetődő biogeográfiai következtetés (Horváth 1934). Ebből a szempontból érdekes hasonlóság fedezhető fel a mai Pireneusok, az Alpok és a Kárpátok egyes faunaelemei között. Mégis ismerünk olyan állatfajokat,



20. ábra
Tizenegy Kárpát-medencei keresztesvipera-populáció morfológiai adatainak kanonikus varianciaanalízise (hímek) (aa = Alpok, Ausztria; cm= Kárpátok; cp= Horvátországi-síkság; ck= Horvátországi-karsztvidék; erp= Kelet-romániai síkság; ja= Júliai Alpok; sv= Száva-völgy, Horvátország; sh= Somogy, Magyarország; tm= Tátra, Szlovákia; utv= Felső-Tisza-vidék, Magyarország; zh= Zempléni-hegység, Magyarország)



21. ábra
Tizenegy keresztesvipera-minta kladogramja a mitokondriális citokróm-*b* szekvenciái alapján (1043 bázispár, neighbour-joining módszer, MEGA 3.1 program) (HU= Magyarország, RO= Románia, SL= Szlovákia, SR= Szerbia, MN= Montenegró)

amelyek csak a Pireneusok és a Kárpátok hegyeiben közösek, az Alpokból viszont hiányoznak. Horváth (1934) szerint ez azért lehet így, mert az Alpok láncain még a hidegkedvelő fajok számára is túl hideg volt, és onnan minden taxon eltűnt, míg a Kárpátok klímája az enyhébb Pireneusokéhoz hasonlíthatott, tehát csak ebben a két hegységrendszerben maradtak fenn egyes hasonló vagy akár fajra ugyanolyan faunaelemek.

A Kárpát-medence herpetofaunája a jégkorszakot követő újrabenépesülése tekintetében különleges képet mutat Középkelet-Európában. Ahogy azt már a bevezetőben említettük, a ma itt élő, szigetszerűen előforduló hüllőfajok alapvetően kétféle útvonalon kolonizálhatták a medencét. A melegkedvelő, pontokaszpi és pontomediterrán elemek a déli nyugat- és kelet-balkáni refúgiumokból terjeszkedhettek észak felé, míg a hűvösebb mikroklímához alkalmazkodott, kárpáti-boreális fajok a medencét övező hegyvidékekre felhúzódva csak néhány foltszerű élőhelyen maradhattak vissza, illetve telepedhettek meg. Méhely 1908-ban ez utóbbiak közé, tehát az északi eredetű fajok közé sorolja a hüllők közül az elevenszülő gyíkot és a keresztes viperát, a kisemlősök közül pedig a nagyfülű denevért (*Myotis bechsteinii*), a csalitjáró pockot (*Microtus agrestis*) és a patkányfejű (vagy mai nevén északi) pockot (*Microtus oeconomus*). A modern filogeográfiai vizsgálatok alátámasztják Méhely nézeteit.

A déli menedékhelyekről történő visszatelepedés során a Duna folyó jelentős terelő útvonalként szerepelt. A pleisztocén első harmadában, mintegy másfél millió évvel ezelőtt az ős-Duna még az Alpok lábánál, a mai nyugati országhatárnál haladt délre és a mai Dráva medencéjét követve a Papuk-hegységtől északra fordult kelet felé (7. ábra). A Dunántúli-középhegység fokozatos kiemelkedésével ez a folyásirány egyre keletebbre tolódott, míg végül a Visegrádi-hegység átvágásával a pleisztocén végére érte el mai képét (Karátson 2002). Így válik érthetővé, hogy miért mutat a Pilis–Visegrádi-hegység faunája a Börzsönnyel hasonlóságot (l. pl. Szabó 1956), s miért találunk amúgy jelentős különbségeket a Dunántúl és a Dunán inneni terüle-

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:47 PM Page 294

tek között (hozzátéve persze, hogy a Fejér és Tolna megyei Mezőföld, épp a Duna korábbi, átlós folyásának megfelelően, szoros kapcsolatban áll a mai Duna–Tisza köze középső részével, Horváth 1998). A Magyarország nyugati és keleti részein élő, azonos fajhoz tartozó hüllők esetében a modern molekuláris filogeográfiai módszerekkel sorra kiderül, hogy a populációk különböző eredetűek, s határainkon túl más-más területek faunájával mutatnak származási hasonlóságot. Ilyen eredményekkel találkozhatunk az elevenszülő gyík (Surget-Groba et al. 2001, 2006), a keresztes vipera (Kalyabina-Hauf et al. 2004, Ursenbacher et al. 2006) és a mocsári teknős (Lenk et al. 1999) esetében. Más hüllőfajok filogeográfiája egyetlen forrású, viszonylag gyors visszatelepedési mechanizmust igazol (pl. zöld gyík, Böhme et al. 2007). A Duna elhatároló szerepe jól megfigyelhető például a homoki gyík (csak a Dunától keletre, kivéve egyetlen populáció a Mezőföldön) és a haragos sikló (csak nyugatra) populációinak előfordulásában.

Összefoglalás és konklúziók

Magyarország (és a Kárpát-medence) a jégkorszak utáni visszatelepedésének történetét az általában melegkedvelő hüllők szempontjából három faj: a pannongyík (*Ablepharus kitaibelii fitzingeri*), a haragos sikló (*Hierophis caspius*) és a keresztes vipera (*Vipera berus*) alapján mutattuk be. Mindhárom faj különleges állományokkal szerepel herpetofaunánkban: a pannongyík és a haragos sikló a Kárpát-medencében éri el délkelet-európai elterjedésének északi és nyugati határát, míg az egész Palearktikumban elterjedt, a hűvös éghajlathoz is alkalmazkodott keresztes vipera nálunk csupán a Zempléni-hegység néhány pontján és a sík- és dombvidéki, hűvös láperdőkben (Tiszahát, Somogy), elszigetelten él. Mindezek alapján faunatörténetük az elmúlt 10 ezer évben eltérő tényezők által meghatározott, és a mai populációk vizsgálata ezekre a folyamatokra deríthet fényt.

Vizsgálatainkat a Kárpát-medencei állományok morfológiai és genetikai tanulmányozásával végeztük. A pannongyík esetében az összes hazai állomány azonos morfológiai és genetikai vonal képviselőjének bizonyult, sőt alig mutatkozott eltérés a görögországi vagy a szerbiai populációkhoz képest sem. A haragos sikló két régóta ismert (szársomlyói és budai-hegységi), és az újonnan felfedezett Duna menti (paksi, dunaújvárosi, dunaföldvári) állományai között morfológiailag nem, genetikailag viszont adódott különbség: a Dunától legtávolabbra eső, szársomlyói állomány még a szerbiai példányoktól is jobban elkülönült az egyébként végig a Duna nyugati oldalára szorítkozó populációktól. A keresztes vipera esetében két eltérő, akár taxonómiailag is értelmezhető vonalat találtunk: a dél-dunántúli (Somogy–Zala) populációk visszatelepedési útvonala teljesen más, a Nyugat-Balkánra vezethető vissza (esetleg a *Vipera berus bosniensis*szel azonosítható), míg a keletiek (Zemplén, Tiszahát) inkább a Kárpátok viperáihoz (a *Vipera berus berus* törzsalakhoz) hasonlítanak.

Összességében tehát a három hüllőfaj alapján megállapíthatjuk, hogy a jégkorszak végére, még interglaciálisai figyelembevételével sem maradtak túlélő hüllőpopulációk Magyarországon, a mai hüllőállományok mind a jégkorszak utáni felmelegedéssel telepedtek vissza. Feltehetően két fő visszatelepedési útvonal állapítható meg: a vizsgált pontokaszpi, mediterrán jellegű fajok számára a déli, nyugat-balkáni refúgiumokból az ország délnyugati részére, illetve a Duna folyás szerinti jobb oldalára, valamint a hidegkedvelő fajok esetében a Kárpátok hegyláncairól az ország keleti-északkeleti területeire és az Alföld hűvös mikroklímájú, reliktum jellegű élőhelyeire.

Köszönetnyilvánítás

A kutatást a Nemzeti Kutatás-Fejlesztési Program támogatta („A Kárpát-medence állattani értékei, faunájának gócterületei és genezise”; a szerződés száma: 3B023-04). A jelen áttekintő tanulmány nem jöhetett volna létre a projektben közvetlenül részt vevő munkatársaim és PhD-hallgatóim nélkül, ezért szeretném nekik hálás köszönetemet kifejezni: Bellaagh Mátyás, Herczeg Gábor, Kovács Tibor, Krecsák László, Major Ágnes, Malina Tamás és Nagy Zoltán Tamás. További segítséget nyújtottak (egyesek a laboratóriumi munkában, mások a terepi adatgyűjtésben és a kiértékelésben): Csekés Róbert, Georg Džukić, Jeney Zsigmond, Nagy Krisztina, Ana Paunovic, Takács Eszter és Michael Wink. A fejezet korábbi változatait Kordos László és Venczel Márton javította. A védett állatokon végzett kutatást az Országos Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség, valamint az illetékes Nemzeti Parkok engedélyezték (ügyiratszámok: pannongyík: 14/2213-2/2005, 14/1896-2/2007, haragos sikló: 14/2214-2/2005, 14/1679-2/2007, keresztes vipera: KJHF-848/3/2005).

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:47 PM Page 295

Irodalom

Bajzáth, J. (1996): *Flóra- és vegetációtörténet a Kárpát-medencében. Az utolsó 2,5 millió év.* Lacertina Füzetek 1, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 20 pp.

Bellaagh, M. (2003): *Adatok a magyarországi haragossiklópopulációk taxonómiájához és populációbiológiájához.* Diplomadolgozat, SZIE MKK, Gödöllő, 64 pp.

Bellaagh, M. & Bakó, B. (2004): *Haragos sikló (Coluber caspius). Fajmegőrzési tervek.* Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium, Természetvédelmi Hivatal, Budapest, 14 pp.

Bellaagh, M., Bakó, B., Újvári, B. & Korsós, Z. (2000): Peremre szorult haragos siklók. V. Magyar Ökológus Kongresszus, I. rész: Előadások és poszterek kivonatai. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* **11**(1): 193.

Bellaagh, M., Korsós, Z. & Szelényi, G. (2007): A fokozottan védett haragos sikló (Hierophis caspius) új, Duna menti lelőhelyei Magyarországon. *Állattani Közlemények* **91**(2): 139–144.

Bolkay, I. (1911): A Rana fusca Rös. pleisztocén-kori ősе. *Magyar Királyi Földtani Intézet Évkönyve* **19**(3): 142–147.

Bolkay, I. (1913): Adatok Magyarország pannoniai és praeglaciális herpetologiájához. *Magyar Királyi Földtani Intézet Évkönyve* **21**(7): 193–206.

Böhme, M., Fritz, U., Kotenko, T., Džukić, G., Ljubisavljević, K., Tzankov, N. & Berendonk, T. U. (2007): Phylogeography and cryptic variation within the Lacerta viridis complex (Lacertidae, Reptilia). *Zoologica Scripta* **36**(2): 119–131.

Dely, O. Gy. (1972): A Vipera berus bosniensis Boettger magyarországi előfordulásáról. *Állattani Közlemények* **59**: 172–173.

Dely, O. Gy. (1997): A csíkos vagy ugró sikló (Coluber caspius Gmelin, 1789) magyarországi előfordulásáról. *Állattani Közlemények* **82**: 39–46.

Dely, O. Gy. & Marián, M. (1960): Contributions a l'étude de la répartition de la Vipere commune (Vipera berus Linné) en Hongrie. *Vertebrata Hungarica* **2**(2): 175–188.

Džukić, G. & Kalezić, M. L. (2004): The biodiversity of amphibians and reptiles in the Balkan Peninsula. Pp. 167–192. *In*: Griffiths, H. I., Krystufek, B. & Reed, J. M. (szerk.): *Balkan biodiversity: pattern and process in the European hotspot.* Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.

Fekete, G., Molnár, Zs. & Horváth, F. (szerk.) (1997): *Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer II. A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer.* Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 374 pp.

Gasparik, M. (1997): *Az állatvilág jégkorszaki és jelenkori fejlődése Magyarország területén.* Lacertina Füzetek 6, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 24 pp.

Göcmen, B., Kumlutas, Y. & Tosunoglu, M. (1996): A new subspecies, Ablepharus kitaibelii (Bibron et Bory, 1833) budaki n. ssp. (Sauria: Scincidae) from Turkish Republic of Northern Cyprus. *Doga Turkish Journal of Zoology* **20**: 397–405.

Grillitsch, H. & Cabela, A. (2004): Zur Verbreitung und Ökologie der Kreuzotter in Österreich. Pp. 131–143. *In*: Joger, U. & Wollesen, R. (szerk.): *Verbreitung, Ökologie und Schutz der Kreuzotter (Vipera berus (Linnaeus, 1758)).* Mertensiella Nr. 5, DGHT, Rheinbach.

Gruber, U. (1981): Ablepharus kitaibelii (Bibron und Bory 1833) – Johannisechse. Pp. 297–302. *In*: Böhme, W. (szerk.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas.* Wiesbaden. Band 1.

Harmos, K. & Herczeg, G. (2003): A pannongyík elterjedése és természetvédelmi helyzete a Központi-Cserhátban és környékén. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* **27**: 349–357.

Herczeg, G., Korsós, Z. & Török, J. (2005): Updated distribution, microhabitat use, seasonal activity and diet of the Snake-eyed Skink (Ablepharus kitaibelii fitzingeri) in Hungary with comparisons to sympatric lacertids. *Abstracts and Programme, Fifth World Congress of Herpetology.* Stellenbosch, South Africa, 19–24 June 2005, p. 132.

Herczeg, G., Kovács, T., Hettyey, A. & Merilä, J. (2003): To thermoconform or thermoregulate? An assessment of thermoregulation opportunities for the lizard Zootoca vivipara in the subarctic. *Polar Biology* **26**: 486–490.

Herczeg, G., Krecsák, L. & Marsi, Z. (2002): Új bizonyító adat a haragos sikló előfordulásáról Budapest belterületén a Sas-hegyről. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* **26**: 341–344.

Herczeg, G., Tóth, T., Kovács, T., Korsós, Z. & Török, J. (2004): Distribution of Ablepharus kitaibelii fitzingeri Mertens, 1952 (Squamata: Scincidae) in Hungary. *Russian Journal of Herpetology* **11**(2): 99–105.

Horváth, A. (1998): A mezőföldi fátlan löszvegetáció florisztikai és cönológiai jellemzése. *Kitaibelia, Debrecen* **3**(1): 91–94.

Horváth, G. (1934): Állatföldrajzi vonatkozások a Keleti-Kárpátok és a Pireneusok között. *Állattani Közlemények* **31**(3–4): 179–182.

Kalyabina-Hauf, S., Schweiger, S., Joger, U., Mayer, W., Orlov, N. & Wink, M. (2004): Phylogeny and systematics of adders (Vipera berus complex). Pp. 7–16. *In*: Joger, U. & Wollesen, R. (szerk.): *Verbreitung, Ökologie und Schutz der Kreuzotter (Vipera berus (Linnaeus, 1758)).* Mertensiella Nr. 15, DGHT, Rheinbach.

Karátson, D. (szerk.) (2002): *Magyarország földje.* Magyar Könyvklub, Budapest, 560 pp.

Kordos, L. (1981): A Magyar-Középhegység gerinces faunájának fejlődése az elmúlt tízezer évben. *Állattani Közlemények* **71**: 109–117.

Korsós, Z. (1997): *Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer VIII. Kétéltűek és hüllők.* Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 48 pp.

Korsós, Z. & Horváth, Cs. (1992): Some aspects of the history of Hungarian herpetology. Pp. 35–44. *In*: Korsós, Z. & Kiss, I. (szerk.): *Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, Budapest 1991.* Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.

Korsós, Z. & Krecsák, L. (2005): Taxonomy and ecology of the Hungarian populations of the Common Adder (Vipera berus). *Abstracts and Programme, Fifth World Congress of Herpetology.* Stellenbosch, South Africa, 19–24 June 2005, pp. 136–137.

Korsós, Z., Mara, Gy. & Traser, Gy. (2002): A haragos sikló (Coluber caspius Gmelin, 1789) újabb előfordulása Magyarországon. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* **26**: 335–339.

Krecsák, L. (2001): A keresztes vipera (Vipera berus) előfordulása Erdélyben. *Collegium Biologicum, Kolozsvár* **3**: 25–30.

Krecsák, L. (2005): Geographic variation of morphological characters in the common adder (Vipera berus) in Europe and Asia. P. 64. *In*: *Societas Europaea Herpetologica, Programme and Abstracts, 13th Ordinary General Meeting.* Deutsche Forschungsgemeinschaft, Bonn.

Krčmar, S., Mikuska, J. & Kletečki, E. (2007): New records of Dolichophis caspius (Gmelin, 1789), (Reptilia: Colubridae) in Croatia, Montenegro and Serbia. *Acta Zoologica Bulgarica* **59**(1): 101–103.

Kumar, S., Tamura, K. & Nei, M. (2004): MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* **5**: 150–163.

Lenk, P., Fritz, U., Joger, U. & Wink, M. (1999): Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, Emys orbicularis. *Molecular Ecology* **8**: 1911–1922.

4.2 KORSOS_Hullok.qxd 1/20/2008 1:47 PM Page 296

Ljubisavljević, K., Džukić, G. & Kalezić, M. L. (2002): Morphological differentiation of the Snake-eyed skink Ablepharus kitaibelii (Bibron et Bory, 1833), in the north-western part of the species' range: systematic implications. *Herpetozoa* **14**(3–4): 107–121.

Mallow, D., Ludwig, D. & Nilson, G. (2003): *True vipers. Natural history and toxinology of Old World vipers.* Krieger Publ. Co., Malabar, Florida, 359 pp.

Mayer, W., Böhme, W., Tiedemann, F. & Bischoff, W. (2000): On oviparous populations of Zootoca vivipara (Jacquin, 1787) in south-eastern central Europe and their phylogenetic relationships to neighbouring viviparous and South-Western European oviparous populations. *Herpetozoa* **13**: 59–69.

Méhely, L. (1908): Két új poczokfaj a magyar faunában. *Állattani Közlemények* **7**(1): 3–14.

Méhely, L. (1918): A magyarországi fauna földrajzi vázlata. Pp. 94–96. *In*: Lóczy, L. (szerk.): *A magyar szent korona országainak földrajzi, társadalomtudományi, közművelődési és közgazdasági leírása.* Magyar Földrajzi Társaság, Budapest.

Milto, K. D. & Zinenko, O. (2005): Distribution and morphological variability of Vipera berus in Eastern Europe. Pp. 64–73. *In*: Ananjeva, N. & Tsinenko, O. (szerk.): *Herpetologia Petropolitana. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica.* Saint-Petersburg.

Mršič, N. (1997): *Plazilci (Reptilia) Slovenije.* Zavod republike Slovenije za šolstvo, Ljubljana, 167 pp.

Nagy, Z. T., Joger, U., Guicking, D. & Wink, M. (2002): Phylogeography of the European Whip Snake Coluber (Hierophis) viridiflavus as inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene and ISSR genomic fingerprinting. *Biota* **3**(1–2): 109–118.

Nagy, Z. T., Schmidtler, J. F., Joger, U. & Wink, M. (2003): Systematik der Zwergnattern (Reptilia: Colubridae: Eirenis) und verwandter Gruppen anhand von DNA-Sequenzen und morphologischen Daten. *Salamandra* **39**(3–4): 149–168.

Nagy, Z. T., Lawson, R., Joger, U. & Wink, M. (2004): Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **42**: 223–233.

Pasuljevic, G. (1976): Characteristics of habitat and factors determining distribution and activity of the species Ablepharus kitaibelii (Lacertilia, Scincidae). *Acta Biologiae et Medicinae Experimentalis* **1976**(1–2): 57–63.

Podani, J. (2000): *Syn-Tax 2000. User's Manual.* ELTE, Budapest, 53 pp.

Poulakakis, N., Lymberakis, P., Tsigenopoulos, C. S., Magoulas, A. & Mylonas, M. (2005): Phylogenetic relationships and evolutionary history of snake-eyed skink Ablepharus kitaibelii (Sauria: Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **34**: 245–256.

Schcherbak, N. N. & Böhme, W. (1993): Coluber caspius Gmelin, 1789 – Kaspische Pfeilnatter oder Springnatter. Pp. 83–96. *In*: Böhme, W. (szerk.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 3/I, Schlangen (Serpentes) I.* AULA-Verlag, Wiesbaden.

Schätti, B. (1988): *Systematik und Evolution der Schlangengattung Hierophis Fitzinger, 1883.* Dissertation, Universität Zürich, 50 pp.

Simon, T. (1953): Torfmoore im Norden des Ungarischen Tieflandes. *Acta Biologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **4**(1–2): 249–252.

Simon, T. (2004): A vegetáció és változásai hazánkban és környezetében az első évezred fordulója óta. Pp. 31–44. *In*: Dörényi, Z. & Schweitzer, F. (szerk.): *Táj és környezet.* MTA Földrajztudományi Kutató Intézete, Budapest.

Surget-Groba, Y., Heulin, B., Guillaume, C.-P., Thorpe, R. S., Kupriyanova, L., Vogrin, N., Maslak, R., Mazzotti, S., Venczel, M., Ghira, I., Odierna, G., Leontyeva, O., Monney, J.-C. & Smith, N. (2001): Intraspecific phylogeography of Lacerta vivipara and the evolution of viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **18**(3): 449–459.

Surget-Groba, Y., Heulin, B., Guillaume, C.-P., Puky, M., Semenov, D., Orlova, V., Kupriyanova, L., Ghira, I. & Smajda, B. (2006): Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (Zootoca vivipara, Lacertidae) and the evolution of parity. *Biological Journal of the Linnean Society* **87**: 1–11.

Szabó, I. (1956): Adatok a Szentendre-Visegrád-Esztergomi Dunazug-hegység herpetofaunájához (Data to the herpetofauna of Szentendre-, Visegrád-, Esztergom-, Dunazug-Mountains). *Állattani Közlemények* **45**: 123–131.

Szunyoghy, J. (1932): Beiträge zur vergleichenden Formenlehre des Colubridenschädels, nebst einer kraniologischen Synopsis der fossilen Schlangen Ungarns. *Acta Zoologica, Stockholm* **13**: 1–56.

Szyndlar, Z. & Rage, J.-C. (2002): Fossil record of the true vipers. Pp. 419–444. *In*: Schuett, G. W., Höggren, M., Douglas, M. E. & Greene, H. W. (szerk.): *Biology of the vipers.* Eagle Mountain Publishing, LC.

Tóth, T. (2002): Data on the North Hungarian records of the Large Whip Snake Coluber caspius Gmelin, 1789. *Herpetozoa* **14**: 163–167.

Újvári, B., Lazányi, I., Farkas, B. & Korsós, Z. (2001): An isolated adder (Vipera berus) population in Hungary. Pp. 127–135. *In*: Lymberakis, P., Valakos, E., Pafilis, P. & Mylonas, M. (szerk.): *Herpetologia Candiana.* Natural History Museum of Crete & SEH, Irakleio.

Ursenbacher, S., Sasu, I., Rossi, M. & Monney, J.-C. (2005): Are there morphological differences between two genetically dif ferentiated clades in the adder Vipera berus berus? Pp. 102–104. *In*: Ananjeva, N. & Tsinenko, O. (szerk.): *Herpetologia Petropolitana. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica.* Saint-Petersburg.

Ursenbacher, S., Carlsson, M., Helfer, V., Tegelström, H. & Fumagalli, L. (2006): Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (Vipera berus) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology* **15**: 3425–3437.

Varga, Z. (2003): A Kárpát-medence állatföldrajza. Pp. 89–120. *In*: Láng, F. (szerk.): *Magyar tudománytár. Növény, állat, élőhely.* MTA Társadalomkutató Központ – Kossuth Kiadó, Budapest.

Vedmederja, V. I., Grubant, V. N. & Rudaeva, A. V. (1986): On the question of the name of the black viper in the forest steppes of the European part of the USSR. *Vestnik Kharkov University* **288**: 83–85. [Orosz nyelven.]

Venczel, M. (2000): *Quaternary snakes from Bihor (Romania).* Tarii Crisurilor Museum, Oradea, 142 pp.

Zinenko, O. (2004): New data about hybridization between Vipera nikolskii Vedmederya, Grubant & Rudaeva, 1986 and Vipera berus berus (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine. Pp. 17–28. *In*: Joger, U. & Wollesen, R. (szerk.): *Verbreitung, Ökologie und Schutz der Kreuzotter (Vipera berus (Linnaeus, 1758)).* Mertensiella Nr. 5, DGHT, Rheinbach.

Zinner, H. (1972): *Systematics and evolution of the species group Coluber jugularis Linnaeus 1758 – Coluber caspius, Gmelin 1789 (Reptilia, Serpentes).* Ph. D. Dissertation, The Hebrew University of Jerusalem, 78 pp.