

UNIVERSITATEA „ALEXANDRU IOAN CUZA” DIN IAȘI

FACULTATEA DE BIOLOGIE

ȘCOALA DOCTORALĂ DE BIOLOGIE

Adaptare sau întâmplare?

**Ecologia și evoluția polimorfismului cromatic la specii de
șerpi cu caracteristici biologice contrastante**

(*Natrix natrix* și *Vipera berus*)

-REZUMATUL TEZEI DE DOCTORAT-

CONDUCĂTOR ȘTIINȚIFIC,

Conf. univ. dr. habil. Mircea - Dan MITROIU

DOCTORAND,

Petronel SPASENI

IAȘI

2025

Cuvinte cheie

Lista cuvintelor cheie: polimorfism cromatic, fenotip, melanism, ipoteza melanismului termic, ectoterm, reptile, șerpi, tipare de activitate, activitate nocturnă, citizen-science, nișe climatice, *Natrix natrix*, *Vipera berus*, distribuție spațială.

Cuprins

Cuvinte cheie	2
Introducere.....	5
Motivația și obiectivele studiului	7
1. Stadiul cunoașterii în domeniu	8
1.1. Coloritul la șerpi	8
1.2. Caracterizarea organismelor studiate.....	9
1.2.1. Vipera berus	9
1.2.2. Natrix natrix.....	10
2. Melanismul în cadrul șerpilor tereștri.....	11
2.1. Introducere.....	11
2.2. Material și metode	11
2.3. Rezultate	13
2.4. Discuții	16
3. Polimorfismul cromatic la vipera comună (<i>Vipera berus</i>): tipare spațiale și nișe climatice.....	19
3.1. Introducere.....	19
3.2. Material și metode	20
3.2.1. Analiza tiparelor spațiale	20
3.3. Rezultate	21
3.4. Discuții	24
4. A fi sau a nu fi melanic? Testarea ratei de prădare la vipera comună cu ajutorul modelelor de plastilină.....	28
4.1. Introducere.....	28
4.2. Material și metode	29
4.3. Rezultate	29
4.4. Discuții	31

5.	Diferențe în tiparele de activitate și dimensiunile corporale între formele de colorit ale unei populații polimorfe de <i>Natrix natrix</i>	33
5.1.	Introducere.....	33
5.2.	Material și metode	33
5.3.	Rezultate	34
5.4.	Discuții	37
6.	Efectele coloritului asupra succesului reproductiv la <i>Natrix natrix</i>	40
6.1.	Introducere.....	40
6.2.	Material și metode	40
6.3.	Rezultate	41
6.4.	Discuții	42
7.	Activitatea nocturnă la <i>Natrix natrix</i> : variație geografică, variabile climatice și diferențe între formele de colorit	44
7.1.	Introducere.....	44
7.2.	Material și metode	45
7.3.	Rezultate	45
7.4.	Discuții	46
	Concluzii generale	48
	Bibliografie selectivă.....	50

Introducere

Coloritul animalelor reprezintă un subiect central biologia evolutivă, fiind asociat încă din perioada clasică a biologiei cu procese fundamentale precum selecția naturală și adaptarea. În prezent, studiul coloritului a devenit un domeniu interdisciplinar complex, cu aplicații în biologie, fizică, chimie, știința materialelor și medicină (Cuthill *et al.*, 2017). Culorile la animale pot avea origine pigmentară (melanine, carotenoide, pteridine), structurală (reflexia și refracția luminii de către nanostructuri), chimică sau pot rezulta dintr-o combinație a acestor mecanisme (Shawkey & D'Alba, 2017).

Funcțiile coloritului sunt diverse, cele mai importante fiind camuflajul, comunicarea intra și inter-specifică, termoreglarea și protecția împotriva radiațiilor ultraviolete (Cott, 1940; Cuthill *et al.*, 2017). Aceste funcții pot acționa simultan și pot varia în importanță în funcție de contextul ecologic, sezon, sex sau stadiul de viață al individului (Postema *et al.*, 2023). Astfel, înțelegerea rolului coloritului presupune luarea în considerare a unui sistem ecologic și evolutiv complex, în care trăsăturile cromatice interacționează cu o varietate de factori selectivi.

De asemenea, variația cromatică intra-populațională a fost corelată cu diferențe în alte trăsături morfologice, fiziologice și comportamentale (Gray & McKinnon, 2007; McKinnon & Pierotti, 2010), ceea ce face din coloritul animalelor – și în special din polimorfismul cromatic – un model excelent pentru investigarea mai multor mecanisme și teorii evolutive (Endler & Mappes, 2017). Polimorfismul cromatic se referă la prezența mai multor forme de culoare distincte în cadrul aceleiași populații și este menținut în timp printr-un echilibru între avantajele și dezavantajele fiecărui fenotip, în funcție de condițiile de viață, presiunea prădătorilor sau succesul reproductiv (Roulin, 2004; Bond, 2007).

Melanismul este cea mai comună formă de polimorfism cromatic studiată în rândul vertebratelor și nevertebratelor (Kettlewell, 1973; Clusella Trullas *et al.*, 2007). Acesta este definit prin prezența unor indivizi cu o colorație închisă, cauzată de o cantitate crescută de melanină în țesuturi (True, 2003). La reptile, în special în rândul squamatelor, melanismul este relativ frecvent și a fost documentat în mai multe familii, inclusiv Colubridae, Lacertidae și Viperidae (Davenport & Dellinger, 1995; Sahlean *et al.*, 2024). Conform ipotezei melanismului termic (Bogert, 1949), indivizii melanici pot beneficia de o încălzire corporală mai rapidă și mai eficientă, ceea ce le oferă un avantaj în condiții de temperaturi

scăzute, prin perioade de activitate mai lungi, rate de creștere corporală mai mari, supraviețuire crescută și succes reproductiv superior (Clusella Trullas *et al.*, 2007). Alte potențiale avantaje includ o protecție crescută împotriva radiațiilor UV și o rezistență imună mai mare (Dubey & Roulin, 2014; Baeckens & Damme, 2018). Cu toate acestea, prezența melanismului poate fi asociată și cu costuri, precum un risc mai mare de detecție de către prădători în anumite habitate sau o susceptibilitate crescută la stres termic în condiții de temperatură ridicată (Andrén & Nilson, 1981; Clusella Trullas *et al.*, 2007).

Având în vedere complexitatea și variabilitatea melanismului ca parte integrantă a unui sistem polimorf, această teză a urmărit documentarea și investigarea fenomenului la șerpi, atât dintr-o perspectivă generală, cât și aplicată.

Motivația și obiectivele studiului

Această lucrare de doctorat investighează semnificația ecologică și evolutivă a melanismului la șerpi tereștri polimorfi, concentrându-se pe două specii reprezentative: *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) și *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758). În contextul în care aproximativ 20-30% dintre speciile de șerpi manifestă polimorfism cromatic (Pizzatto & Dubey, 2012; Davis Rabosky *et al.*, 2016b), iar melanismul este frecvent întâlnit, studiul își propune să aducă o contribuție semnificativă la înțelegerea acestui fenomen.

Prima parte a tezei oferă un cadru teoretic privind variabilitatea cromatică la șerpi și caracteristicile specifice ale celor două specii studiate. Partea a doua prezintă contribuțiile personale, organizate în jurul a șase obiective principale:

1. O meta-analiză asupra efectelor melanismului în rândul speciilor polimorfe de șerpi, vizând prevalența acestuia, diferențele între sexe și avantajele potențiale;
2. Analiza distribuției spațiale și a diferențierii nișelor climatice între indivizii melanici și cei non-melanici ai speciei *Vipera berus*;
3. Studiarea presiunii selecției naturale exercitate de prădători asupra frecvenței melanismului și evaluarea rolului aposematic al coloritului;
4. Determinarea frecvenței melanismului și a preferințelor ecologice ale celor trei forme de colorit identificate în cadrul unei populații polimorfe de *Natrix natrix*, precum și evaluarea influenței melanismului asupra dimensiunilor corporale ale indivizilor;
5. Investigarea relației dintre forma de colorit și succesul reproductiv la o populație polimorfă de *Natrix natrix*;
6. Documentarea activității nocturne la *Natrix natrix*, cu accent pe diferențele dintre formele de colorit în raport cu condițiile meteorologice.

1. Stadiul cunoașterii în domeniu

1.1. Coloritul la șerpi

Coloritul șerpilor este un caracter cu o variabilitate remarcabilă intra și inter-specifică. Majoritatea speciilor prezintă un colorit criptic, cu nuanțe terne (maro, gri, verde, negru), adaptate habitatelor în care trăiesc, conferindu-le un camuflaj eficient (Cox & Davis Rabosky, 2023). Totodată, unele specii afișează combinații de culori vii, contrastante, cu rol de avertizare, cum ar fi roșu, galben sau albastru (Davis Rabosky *et al.*, 2016b). Tiparele coloristice pot fi simple (diferențe între cap și corp) sau complexe (benzi, dungi, zigzag, mozaicuri), iar varietatea acestora reflectă atât presiuni selective cât și istoria filogenetică a grupului taxonomic (Cox & Davis Rabosky, 2023).

În cadrul multor specii, coloritul rămâne constant pe parcursul vieții, însă există numeroase cazuri de modificări ontogenetice semnificative, inclusiv cazuri extreme în care juvenalii și adulții au înfățișări complet diferite (Lorion *et al.*, 2008). De asemenea, există variații geografice în cadrul aceleiași specii, reflectând adaptări locale (Martínez-Freiría *et al.*, 2017). Dicromatismul sexual, deși rar, este prezent la unele specii, mai ales în rândul familiei Viperidae (Geniez, 2018).

Polimorfismul cromatic, definit ca prezența mai multor forme de colorit distincte în cadrul aceleiași populații, este întâlnit la aproximativ 20-30% dintre speciile de șerpi (Pizzatto & Dubey, 2012; Davis Rabosky *et al.*, 2016b). Existența polimorfismului cromatic poate conduce la o probabilitate de supraviețuire mai ridicată în eventualitatea schimbărilor rapide ale mediului de viață deoarece speciile sau populațiile polimorfe pot folosi nișe ecologice mai variate (Castella *et al.*, 2013). Astfel, forme diferite de colorit pot exploata microhabitate diverse, fiecare dintre ele având un succes mai ridicat în fiecare habitat (Shine *et al.*, 2003).

Deși mecanismele fiziologice care determină coloritul la șerpi sunt în mare parte cunoscute, modalitățile prin care culoarea și tiparele coloristice sunt moștenite genetic rămân insuficient studiate. La anumite specii, formele de colorit par să se transmită conform legilor mendeliene ale eredității (King, 1993; Bittner & King, 2003; Davis Rabosky *et al.*, 2016a), însă în puține cazuri sunt cunoscute cu exactitate genele răspunzătoare pentru un anumit colorit. Studiile genetice realizate până în prezent au arătat că gena *OCA2* este responsabilă pentru amelanismul observat la șarpele de porumb (Saenko *et al.*, 2015), iar gena *POMC* este asociată cu prezența melanismului la *Vipera aspis* (Ducrest *et al.*, 2014).

O mare parte din literatura dedicată variabilității coloristice la șerpi s-a concentrat pe înțelegerea funcțiilor pe care coloritul le îndeplinește. Astfel, coloritul îndeplinește multiple funcții, care pot fi grupate în trei categorii principale (Cox & Davis Rabosky, 2023):

- Funcția fiziologică, în special în termoreglare, este bine documentată. Indivizii închisi la culoare se încălzesc mai rapid, avantaj semnificativ pentru reptile (Gibson & Falls, 1979; Clusella Trullas *et al.*, 2007; Muri *et al.*, 2015). De asemenea, culoarea închisă oferă o protecție mai bună împotriva radiației UV (Goldenberg *et al.*, 2024) și poate influența rezistența la paraziți sau degradarea veninului (Pough *et al.*, 1978; Shine *et al.*, 1998).
- Funcția informativă include camuflajul și aposematismul. Camuflajul ajută atât la evitarea prădătorilor, cât și la capturarea prăzii (Cox & Davis Rabosky, 2023). Tiparele cromatice precum zigzag-ul sau benzile pot induce efecte optice precum „flicker-fusion”, reducând eficiența prădătorilor (Adams *et al.*, 2019; Valkonen *et al.*, 2020). În același timp, culorile aposematice avertizează prădătorii asupra toxicității individului, reducând rata de prădare (Brodie III, 1993; Pfennig *et al.*, 2001).
- Funcția corelativă se referă la asocierea coloritului cu habitatul sau condițiile climatice locale, posibil reflectând adaptări selective la nivel regional (Cox & Davis Rabosky, 2023).

1.2. Caracterizarea organismelor studiate

1.2.1. *Vipera berus*

Vipera comună (Vipera berus) este o specie de șarpe terestru cu o distribuție geografică extinsă în Europa și Asia, adaptată la o gamă largă de condiții climatice (Geniez, 2018; Jansen *et al.*, 2024). În România, sunt prezente două subspecii: *V.b. berus* (Linnaeus, 1758), întâlnită în zonele montane și colinare, și *V.b. nikolskii* (Vedmederja, Grubant and Rudajewa, 1986), prezentă în zonele joase din estul și sudul țării (Fuhn & Vancea, 1961; Zinenko *et al.*, 2010; Sahlean *et al.*, 2023).

Polimorfismul cromatic al acestei specii este reprezentat prin două forme principale de colorit: forma tipică, cu desen dorsal în zigzag pe un fundal dorsal cafeniu (la femele) sau cenușiu-argintiu (la masculi), și forma melanică, complet neagră (Geniez, 2018). Melanismul a fost documentat în aproape întreg arealul speciei și este influențat de factori ecologici și evolutivi (Jansen *et al.*, 2024). Astfel, conform ipotezei melanismului termic

(Bogert, 1949), indivizii închiși la culoare au un avantaj în privința termoreglării în climate reci, încălzindu-se mai rapid și atingând temperaturi corporale mai ridicate (Clusella Trullas *et al.*, 2007; Jansen *et al.*, 2024). Totodată, acest avantaj termoreglator al indivizilor melanici aduce cu sine alte beneficii, precum o talie corporală mai mare și un succes reproductiv crescut (Andrén & Nilson, 1981; Luiselli, 1993; Capula & Luiselli, 1994). Pe lângă avantajele ecologice, melanismul poate implica și costuri, precum vizibilitate crescută față de prădători sau o mortalitate mai ridicată în condiții de stres energetic (Andrén & Nilson, 1981; Madsen & Stille, 1988; Niskanen & Mappes, 2005).

1.2.2. *Natrix natrix*

Șarpele de casă (*Natrix natrix*) este o specie semi-acvatică, ovipară, cu o largă distribuție în Europa și Asia (Geniez, 2018; Asztalos *et al.*, 2021). În România, sunt prezente două subspecii: *N. natrix vulgaris* (Laurenti, 1768), întâlnită în majoritatea teritoriului țării, și *N. natrix moreotica* (Bedriaga, 1882) prezentă în sud-est, zona Dobrogei (Asztalos *et al.*, 2021).

Polimorfismul cromatic al acestei specii este reprezentat prin trei forme principale de colorit: forma tipică, cu colorit dorsal măsliniu, maroniu sau cenușiu și pete negre, forma bilineată, cu două dungi longitudinale deschise, și forma melanică (Geniez, 2018), raportată sporadic în arealul speciei, dar comună în unele zone (Bury *et al.*, 2020) cum ar fi Delta Dunării (Fănară *et al.*, 2022). Prezența formei melanice în una dintre cele mai calde regiuni ale țării contrazice predicțiile ipotezei melanismului termic (Bogert, 1949), conform căreia melanismul ar trebui să apară mai frecvent în zonele reci (Clusella Trullas *et al.*, 2007). Rezultatele studiilor asupra dimensiunilor corporale ale indivizilor melanici sunt contradictorii, unele indicând talie mai mică sau greutate corporală redusă (Blosat & Böhme, 1997; Bury *et al.*, 2020), în timp ce altele nu au găsit diferențe semnificative față de indivizii non-melanici (Fănară *et al.*, 2022).

2. Melanismul în cadrul șerpilor tereștri

2.1. Introducere

Coloritul joacă un rol esențial în aspecte fundamentale ale biologiei animalelor (Endler & Mappes, 2017), fiind supus unor presiuni selective variate (Bond, 2007; Protas & Patel, 2008). Polimorfismul cromatic – prezența mai multor fenotipuri de colorit într-o singură populație – constituie un model valoros în studiile de ecologie și biologie evolutivă, reflectând adaptări la variate condiții de mediu (Forsman *et al.*, 2008; McLean & Stuart-Fox, 2014). Speciile care prezintă polimorfism tind să ocupe nișe ecologice mai largi, să aibă areale extinse și o toleranță mai ridicată la schimbările climatice, ceea ce le conferă un avantaj adaptativ important (Delhey *et al.*, 2013; Ducatez *et al.*, 2017). Dintre formele de polimorfism, melanismul este cel mai frecvent și evident, fiind întâlnit adesea la șerpi (Lorion *et al.*, 2008). Acesta a fost explicat prin două ipoteze ecogeografice: regula lui Gloger (Delhey, 2017) – melanismul este mai frecvent în regiunile umede și calde și ipoteza melanismului termic (Bogert, 1949) – melanismul este mai frecvent în zonele reci. Baza genetică a melanismului rămâne parțial elucidată, dar unele studii sugerează o interacțiune complexă între selecția naturală, deriva genetică și adaptarea locală (Bittner & King, 2003; King, 2003; Corl *et al.*, 2018). În ciuda interesului crescut pentru acest fenomen, lipsesc sinteze cantitative care să integreze cunoștințele disponibile.

Scopul acestui studiu este să sintetizeze literatura actuală privind rolul melanismului la speciile de șerpi tereștri cu polimorfism cromatic și să răspundă la patru întrebări esențiale: i) cât de răspândit este melanismul în rândul acestor specii, ii) care variabile de mediu pot explica proporția de indivizi melanici în populații, iii) dacă proporția indivizilor melanici diferă între sexe și iv) dacă indivizii melanici au o talie superioară comparativ cu cei cu colorit standard.

2.2. Material și metode

Pentru realizarea căutării sistematice, am urmat ghidul PRISMA (Page *et al.*, 2021), utilizând bazele de date Google Academic și Web of Science, până la 30 iunie 2023. Din cele 16295 de rezultate (Google Academic) și 116 rezultate (Web of Science), după eliminarea duplicatelor și a articolelor nerelevante sau incomplete, au fost reținute 57 de articole pentru meta-analize.

Au fost incluse doar date privind indivizi adulți și studii care raportau media, deviația standard și mărimea eșantionului. În cazurile cu date separate pe sexe, s-au calculat mediile și deviațiile standard combinate. Valorile grafice au fost extrase cu WebPlotDigitizer (<https://automeris.io/WebPlotDigitizer/>), iar deviațiile standard lipsă au fost estimate cu funcția *impute_SD* din pachetul *`metagear`* (Lajeunesse, 2016).

În meta-analize au fost incluse doar speciile investigate în cel puțin două studii, iar în meta-regresii cele prezente în minimum patru. Meta-regresiile au utilizat doar studii cu o localizare geografică precisă (maxim 5 km), codificată pe o scară de la 1 (coordonate exacte) la 5 (localizare generală).

Pentru calculul mărimilor efectului, am utilizat *escalc* din pachetul *`metafor`* (Viechtbauer, 2010). Fiecare statistică sumară dintr-un studiu a fost tratată ca observație separată. În analizele frecvenței melanismului și ale raportului de probabilitate (*odds ratio*) au fost incluse doar seturi de date cu minimum 10 indivizi. Studiile fără indivizi melanici au fost excluse, întrucât scopul a fost estimarea proporției de melanism, nu simpla prezență/absență.

Frecvența melanismului a fost exprimată ca proporții logaritmice (log-odds), iar raportul între sexe, ca log odds ratio (lnOR). Diferențele în dimensiunea corporală au fost analizate cu log response ratio (lnRR), o măsură fără unitate care permite compararea între studii cu scale diferite. Valori lnRR pozitive indică o dimensiune corporală mai mare la indivizii melanici față de cei cu colorație standard.

Pe baza coordonatelor geografice, au fost extrase valorile a șapte variabile ecologice (tabelul 1) pentru meta-regresie. Pentru studiile cu locație precisă s-au folosit zone tampon de 1 km, iar pentru cele fără detalii spațiale — de 5 km. Distanța față de coastă a fost calculată în ArcGIS PRO, iar datele climatice și UV-B au fost preluate din baze de date globale (Beckmann *et al.*, 2014; Fick & Hijmans, 2017).

Verificarea multicolinearității a arătat că variabilele UV-B și latitudine sunt puternic corelate. Astfel, UV-B a fost eliminată, păstrând latitudinea pentru relevanța sa în testarea ipotezei melanismului termic. După această excludere, toate variabilele au avut valori VIF scăzute, indicând o multicolinearitate redusă între predictori.

Analizele statistice au fost efectuate în limbajul de programare statistică R (R Core Team, 2022), utilizând pachetul *`metafor`* (Viechtbauer, 2010) și estimatorul REML (*restricted maximum likelihood estimator*), cu test *t* și opțiunea *dfs="contain"* pentru estimări robuste

ale gradelor de libertate. Analizele au fost realizate în conformitate cu recomandările detaliate în Nakagawa et al. (2022, 2023b). Astfel am efectuat:

- O meta-analiză a proporțiilor, pentru a obține prevalența medie globală a melanismului la speciile de șerpi terestri polimorfi analizate;
- O meta-regresie, pentru a testa variabilele care ar putea explica variațiile în prevalența observată;
- O meta-regresie a rapoartelor de probabilitate (*odds ratios*) pentru a evalua dacă melanismul este mai probabil să apară la unul dintre sexe;
- Două meta-regresii ale ratei de răspuns (*ratio of means*): prima pentru a testa dacă indivizii melanici prezintă dimensiuni corporale mai mari comparativ cu cei cu colorit standard, iar a doua aplicată exclusiv asupra viperei comune (*Vipera berus*), pentru a investiga dacă indivizii melanici diferă în dimensiune față de cei cu zigzag.

2.3. Rezultate

În literatura de specialitate au fost identificate studii referitoare la 12 specii de șerpi cu polimorfism cromatic, în care una dintre formele de culoare implică melanism. Dintre acestea, pentru nouă specii au fost publicate și date privind frecvența formelor de colorit în populațiile studiate: *Elaphe quadrivirgata*, *Heterodon platirhinos*, *Hierophis viridiflavus*, *Natrix natrix*, *Natrix tessellata*, *Thamnophis sirtalis*, *Vipera aspis*, *Vipera berus* și *Vipera renardi*. Toate aceste specii (precum și populațiile studiate) sunt distribuite în emisfera nordică, majoritatea fiind localizate în zona temperată (peste 40° latitudine nordică), cu excepția speciei *E. quadrivirgata*, ale cărei populații studiate se află în zona subtropicală.

Proporția medie a melanismului în rândul speciilor analizate a fost de 31% (CI 95%: 9%-68%), fără a se înregistra diferențe interspecifice semnificative din punct de vedere statistic ($p = 0.06$) (Figura 2.1). Două dintre specii studiate, *Elaphe quadrivirgata* și *Natrix tessellata*, au prezentat intervale de confidență foarte largi, variind de la 0% la 100% în cazul *N. tessellata* și între 19% și 95% în cazul *E. quadrivirgata*. Analiza modelului care a inclus termenul de interceptare a indicat un grad extrem de ridicat de eterogenitate ($I^2 = 98.9\%$), sugerând existența unei variații neexplicate semnificative. Cu toate acestea, componentele varianței au evidențiat o eterogenitate moderată între studii ($I^2_{\text{studiu}} = 36.95\%$), o eterogenitate moderată în cadrul studiilor ($I^2_{\text{efect}} = 36.65\%$) și o eterogenitate redusă spre moderată a înrudirii filogenetice ($I^2_{\text{filogenie}} = 25.3\%$) (Tabelul 2.2).

Precipitațiile anuale (BIO 12) au fost identificate ca fiind cel mai important factor climatic asociat cu frecvența melanismului, având o importanță relativă de 66%. Astfel, odată cu creșterea cantității anuale de precipitații, probabilitatea ca șerpai să prezinte melanism a fost, în medie, de 4.5 ori mai mare (CI 95%: 1.7-11.7). Celelalte variabile climatice utilizate au avut un efect redus și nesemnificativ asupra prevalenței melanismului, intervalele lor de confidență suprapunându-se cu valoarea zero (Tabelul 2.3).

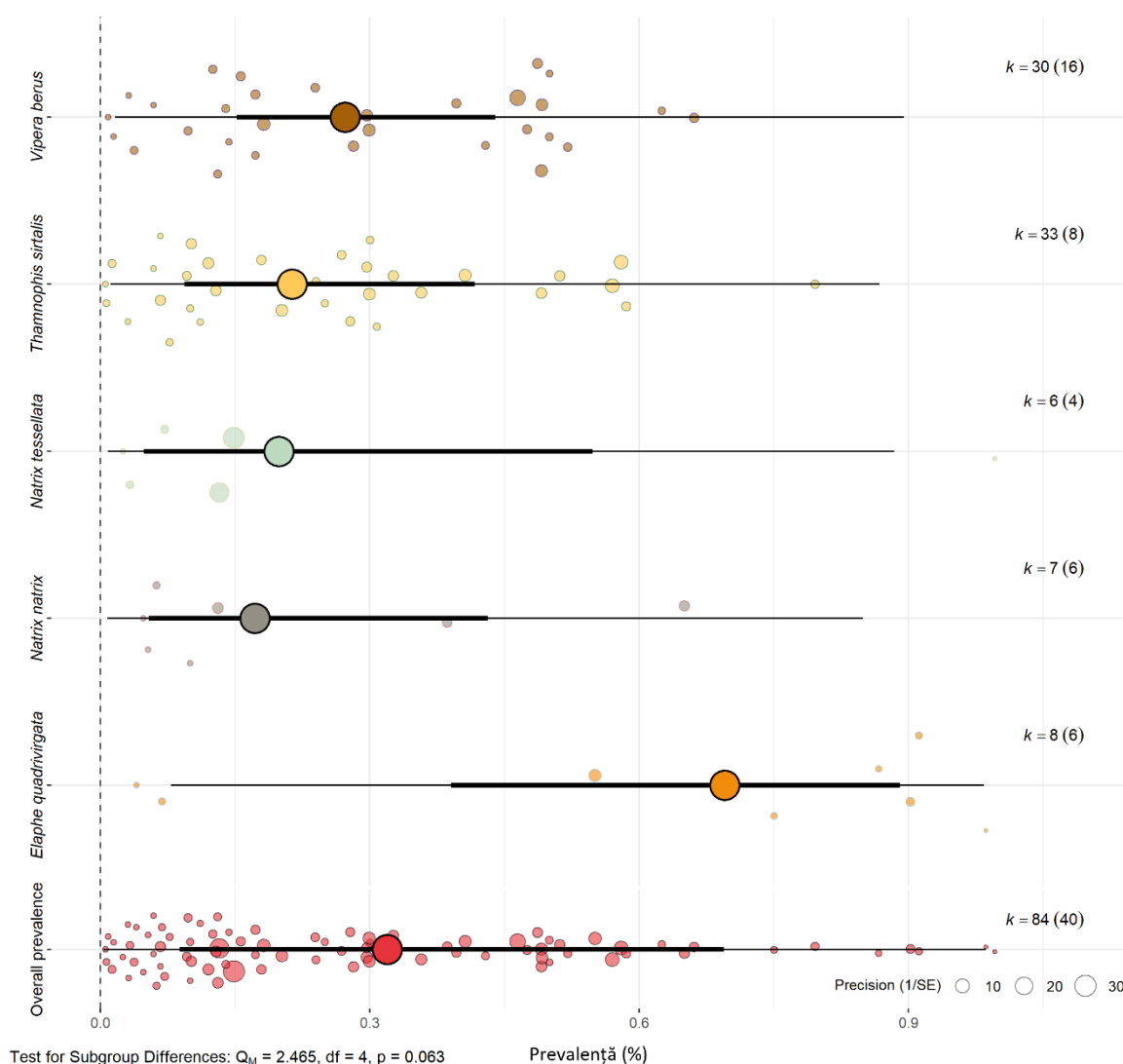


Figura 2.1. Graficul de tip orchard pentru speciile analizate și prevalența indivizilor melanici.

Raportul de șanse privind apariția melanismului între sexe a fost redus și nesemnificativ statistic, intervalele de confidență suprapunându-se cu zero (Tabelul 2.2). Nu au fost identificate diferențe semnificative ale raportul de șanse între specii [$F_{(df1=5, df2=15)} = 0.857$, $p = 0.531$], iar semnalul filogenetic a fost foarte scăzut ($I^2 < 0.001\%$). Analiza eterogenității a indicat o variabilitate ridicată a datelor, cu o eterogenitate nesemnificativă între studii

($I^2_{\text{studiu}} < 0.001\%$) și o variabilitate mare a estimărilor în cadrul studiilor ($I^2_{\text{efect}} < 75.2\%$) (Tabelul 2.2).

Tabelul 2.2. Rezultatele meta-analizelor împreună cu efectul global (β_0), numărul de mărimi ale efectului (k), intervalele de confidență și valorile varianței (I^2).

	Prevalența melanismului	Raportul de șanse pentru masculii sau femele melanice	Rata de răspuns medie (toate speciile)	Rata de răspuns medie (<i>V. berus</i>)
N_{specii}	5	5	3	1
N_{studii}	40	20	12	8
k	84	27	23	17
Estimate (β_0)	-0.757	-0.226	-0.098	0.036
SE	0.568	0.363	0.075	0.028
CI inferior	-2.335	-0.991	-1.046	-0.031
CI superior	0.820	0.539	0.850	0.104
$I^2_{\text{studiu}} (\%)$	36.95	<0.001	<0.001	13.25
$I^2_{\text{efect}} (\%)$	36.65	75.2	48.54	74.81
$I^2_{\text{filogenie}} (\%)$	25.30	<0.001	44.77	-
$I^2_{\text{total}} (\%)$	98.9	75.2	93.31	88.06

Tabelul 2.3. Estimările coeficienților transformați logaritmic ai meta-regresiei prevalenței melanismului la șerpi tereștri (valorile îngroșate sunt semnificativ statistice – $p < 0.05$).

Model complet							
Moderatori: BIO1, BIO12, Lat, Alt, Dist.coast, Loc.type							
Factori aleatorii: Studiu ID, Efect ID, filogenie							
	Estimate	SE	<i>t</i>	<i>p</i>	CI inferior	CI superior	Importanță relativă
Intercept	-0.714	0.414	1.72	0.084	-1.526	0.097	
BIO12	1.507	0.486	3.10	0.0019	0.554	2.46	0.66
Dist.coast	-0.056	0.078	0.71	0.475	-0.265	0.032	0.32
Loc.type:I	0.259	0.328	0.79	0.430	-0.094	1.081	0.35
Latitude	0.798	1.413	0.56	0.572	-0.795	5.260	0.23
Altitude	-0.026	0.079	0.34	0.735	-0.402	0.100	0.12
BIO1	-0.034	0.268	0.13	0.897	-2.754	1.226	0.03

Numărul de studii din care am putut extrage date privind dimensiunea corporală a fost relativ redus ($N = 13$), majoritatea ($N = 8$) implicând *Vipera berus*, iar restul ($N = 5$) fiind împărțite între alte trei specii (*Natrix natrix*, *Hierophis viridiflavus* și *Elaphe quadrivirgata*). Deoarece din cadrul studiului asupra *E. quadrivirgata* am putut extrage un singur efect, această specie a fost exclusă din analiză. Rezultatele au indicat că nu diferențe semnificative între indivizii melanici și cei cu colorit tipic în ceea ce privește dimensiunea corporală [$F_{(df1=5, df2=1)} = 3.580$, $p = 0.38$] (Tabelul 2.2). În medie, șerpii cu colorit tipic au avut o dimensiune corporală cu 9% mai mare decât cei melanici, însă intervalul de confidență a fost foarte larg, suprapunându-se cu zero (de la o diferență de 66% în favoarea coloritului tipic la 142% în favoarea celui melanic). Nivelurile de eterogenitate au fost ridicate ($I^2 = 93.31\%$), cu o eterogenitate nesemnificativă între studii ($I^2_{\text{studiu}} < 0.001\%$) și niveluri moderate de

varianță în cadrul studiilor ($I^2_{\text{efect}} = 48.54\%$) și în cazul înrudirii filogenetice ($I^2_{\text{filogenie}} = 44.77\%$) (Tabelul 2.2).

În meta-analiza efectuată exclusiv pe vipera comună (*V. berus*), am obținut cel mai mare număr de mărimi ale efectului ($k = 17$) provenite din opt lucrări. Și în cazul acestei specii nu au fost observate diferențe semnificative în dimensiunea corporală între viperele melanice și cele cu zigzag, deși cele melanice au avut în medie o dimensiune corporală cu 4% mai mare (neseemnificativ statistic). Și aici datele au prezentat o eterogenitate ridicată ($I^2 = 88.06\%$), cu o varianță scăzută între studii ($I^2_{\text{studiu}} = 13.25\%$) și o varianță ridicată în cadrul studiilor ($I^2_{\text{efect}} = 74.81\%$) (Tabelul 2.2).

2.4. Discuții

Un număr impresionant de studii au investigat rolul melanismului la speciile polimorfe de șerpi, însă există surprinzător de puține lucrări de sinteză care abordează acest subiect la reptile, în general (Clusella Trullas *et al.*, 2007; Olsson *et al.*, 2013), iar până în prezent nu a fost realizată nicio analiză cantitativă. Acest studiu reprezintă prima meta-analiză cantitativă a frecvenței melanismului la șerpi tereștri polimorfi și prima încercare de a evalua efectele variabilelor climatice asupra prevalenței acestui fenomen în cadrul mai multor specii și contexte geografice.

Examinarea literaturii de specialitate a arătat o concentrare a studiilor asupra unui număr restrâns de specii și asupra anumitor zone geografice din emisfera nordică. Cauza exactă a acestui dezechilibru este dificil de identificat. Deși există multiple studii privind melanismul la șerpii din emisfera sudică, acestea vizează exclusiv specii marine (Lorion *et al.*, 2008; Goiran *et al.*, 2017; Shine *et al.*, 2022). Posibile explicații pot include suprafața terestră relativ redusă a emisferei sudice și prezența limitată a unor zone reci, ceea ce poate duce la raritatea formei melanice la șerpii tereștri din această regiune. Numărul total de specii de șerpi polimorfi care prezintă forme melanice este încă necunoscut. Am obținut date pentru 12 specii, însă doar pentru șase dintre acestea informațiile disponibile au fost suficiente pentru o sinteză calitativă.

La majoritatea speciilor, exemplarele melanice au o frecvență variabilă de apariție, însă există și cazuri în care întreaga populație sau un procent covârșitor este alcătuit din șerpi melanici (Ostrovskikh, 1997; Zinenko *et al.*, 2010; Litvinov *et al.*, 2011; Kuriyama *et al.*, 2013). Deși unele mecanisme aleatorii au fost propuse drept cauze ale apariției și menținerii melanismului în populații (Lawson & King, 1996), frecvențele ridicate observate nu pot fi

explicate doar prin astfel de procese. Astfel, numeroase studii au investigat semnificația melanismului la șerpi, mai ales în contextul regulei lui Bogert (melanismul termic) (Hantak *et al.*, 2022; Barends & Scholtz, 2024; Jansen *et al.*, 2024; Storniolo *et al.*, 2025a, 2025b), dar au fost propuse și alte ipoteze, precum protecția împotriva radiațiilor ultraviolete, adaptarea la traiul pe coastă sau constrângerile impuse de viața insulară [vezi referințele din Clusella Trullas, van Wyk & Spotila (2007)].

Rezultatele obținute în acest studiu arată că frecvența medie a melanismului la speciile de șerpi tereștri polimorfi este de 31%, cu variații considerabile între 9% și 68%. Deși studii independente realizate pe *V. berus* (Forsman, 1995) și *T. sirtalis* (Lawson & King, 1996; Bittner & King, 2003) au concluzionat că proporțiile de exemplare melanice sunt menținute de procese selective, meta-analiza nu a identificat diferențe semnificative între specii. Acest rezultat sugerează că melanismul nu este rezultatul exclusiv al forțelor selective sau al celor neselective (derivă genetică aleatorie). În plus, aceleași forțe selective ar putea acționa asupra frecvenței melanismului la scară globală. Totuși, în cazul unor specii precum *E. quadrivirgata* și *N. tessellata*, există variații intra-specifice mari ale frecvenței melanismului, indicând interacțiuni complexe între procesele selective, deriva genetică și fluxul de gene (Bittner & King, 2003), posibil influențate de structura populațiilor și de factori locali. De asemenea, o posibilă cauză a variațiilor observate în cadrul acestui capitol poate fi și eșantionarea neuniformă.

Cel mai important rezultat al acestui studiu este identificarea unei influențe pozitive semnificative a precipitațiilor anuale asupra frecvenței melanismului la șerpii tereștri polimorfi. Astfel, melanismul la șerpi (cel puțin la speciile analizate aici) poate fi explicat prin regula lui Gloger (Delhey, 2017), contrar opiniei predominante care consideră că melanismul la reptile este în principal explicat de regula lui Bogert (Clusella Trullas *et al.*, 2007). Deși regula lui Gloger a fost formulată inițial luând în considerare atât umiditatea cât și temperatura, lucrări recente (Delhey, 2019), susțin că umiditatea este factorul determinant principal, posibil prin mecanisme precum camuflajul, protecția împotriva paraziților și pleiotropismul. Mai multe studii au evidențiat corelații pozitive între umiditatea ridicată și o frecvență crescută a melanismului la șerpi. De exemplu probabilitatea apariției indivizilor melanici a fost mai ridicată în zonele cu precipitații abundente în cazul speciei *Pantherophis obsoletus* (Hantak *et al.*, 2022), același tipar fiind observat și la *Hierophis viridiflavus* (Goldenberg *et al.*, 2024). De asemenea, Martínez-Freiría *et al.* (2009) au observat o relație pozitivă între numărul de marcaje dorsale la două specii de vipere (*Vipera aspis* și *V. latastei*)

și nivelurile precipitațiilor, numărul de marcaje fiind mai mare la indivizii din zonele nordice, caracterizate de niveluri ridicate de precipitații. Totuși, numeroase alte studii au arătat relații complexe între factorii climatici și prevalența melanismului, unele sugerând un rol important al temperaturii (Hantak *et al.*, 2022; Barends & Scholtz, 2024; Jansen *et al.*, 2024; Storniolo *et al.*, 2025a, 2025b). Astfel, rezultatele obținute în studiul de față trebuie interpretate cu prudență, reprezentând mai mult un tipar la scară largă determinat de numărul de specii, respectiv studiile disponibile cu date utilizabile.

Ipoteza melanismului termic susține că indivizii melanici sunt avantajați în fața celor cu colorit tipic, ceea ce ar duce la o frecvență mai mare a melanismului la femele, acestea atingând dimensiuni mai mari care le-ar permite o frecvență mai ridicată a reproducerii și mai mulți pui (Andrén & Nilson, 1981; Luiselli, 1992; Monney *et al.*, 1995). Pe de altă parte, o frecvență mai mare a melanismului în cazul masculilor ar duce la un succes reproductiv crescut datorat dimensiunilor corporale mai mari și condiției fizice superioare (Luiselli, 1993). Totuși, nu am găsit suport pentru niciuna dintre aceste afirmații, rezultatele fiind mai degrabă în concordanță cu alte studii, care arată că nu există diferențe semnificative între sexe în ceea ce privește frecvența melanismului (Forsman & Ås, 1987; King, 1988; Zuffi, 2008; Strugariu & Zamfirescu, 2011).

Melanismul nu a avut un efect semnificativ asupra dimensiunii corporale, similar cu alte lucrări publicate (Forsman & Ås, 1987; Gibson & Falls, 1988; King, 1988; Strugariu & Zamfirescu, 2011). Deși am realizat analize suplimentare doar pe *V. berus*, nici acestea nu au relevat diferențe semnificative. Cu toate acestea, concluziile privind relația dintre melanism și dimensiunea corporală trebuie interpretate cu prudență, având în vedere numărul redus de studii disponibile.

3. Polimorfismul cromatic la vipera comună (*Vipera berus*): tipare spațiale și nișe climatice

3.1. Introducere

Polimorfismul cromatic, caracterizat de coexistența mai multor forme de colorit într-o specie, este o temă centrală în studiile de ecologie și evoluție (Huxley, 1955; Gray & McKinnon, 2007). Acesta poate fi menținut în populații prin mecanisme precum selecția naturală și sexuală, deriva genetică și schimbul de gene (Gray & McKinnon, 2007). De multe ori, diferitele morfotipuri sunt asociate cu trăsături ecologice și comportamentale distincte, ceea ce permite speciilor polimorfe să exploateze o varietate de habitate și să fie mai rezistente la schimbările climatice (Forsman & Åberg, 2008; Ducatez *et al.*, 2017; Corl *et al.*, 2018).

Distribuția și frecvența morfotipurilor pot varia geografic, uneori urmând gradienti climatici, ceea ce sugerează adaptări la nișe ecologice diferite. Două reguli ecogeografice pot explica această variație: regula lui Gloger (Delhey, 2017) (morfotipuri mai închise în zone umede) și regula lui Bogert (Bogert, 1949) (melanism mai frecvent în regiuni reci, ca adaptare termică).

Studierea polimorfismului cromatic contribuie la înțelegerea proceselor evolutive și a speciației, însă analiza distribuției la scară largă a fost limitată de lipsa datelor. Această problemă a fost recent depășită datorită platformelor de tip citizen science, care oferă date georeferențiate utile pentru studii ecologice (Farquhar *et al.*, 2023).

Vipera berus, specie cu o distribuție largă și două forme de colorit (zigzag și melanic), este un model excelent pentru testarea variației geografice a polimorfismului. Studiile anterioare au documentat diferențe în frecvența, morfologia și ecologia acestor forme, însă au fost realizate pe arii restrânse (Andrén & Nilson, 1981; Monney *et al.*, 1995). Deși melanismul este asociat cu climat rece conform regulii lui Bogert (Jansen *et al.*, 2024), există și excepții, ceea ce sugerează influența unor factori locali și a adaptărilor complexe.

Ipoteza de studiu este că formele de colorit ale speciei *V. berus* (zigzag și melanic) prezintă o variație spațială nealeatorie pe întregul areal geografic, ocupând nișe climatice realizate distincte. Pentru a testa această ipoteză, am utilizat date de prezență ale fiecărei forme de colorit, obținute din baze de date „open-science”, pentru a determina contextul geografic al polimorfismului cromatic la *V. berus*. Mai exact, am testat segregarea geografică a formelor

de colorit și am evaluat echivalența și similaritatea nișelor climatice, în vederea evidențierii diferențelor dintre acestea și a identificării factorilor climatici asociați acestor diferențe.

3.2. Material și metode

Baza de date inițială a fost constituită din observațiile de *V. berus* disponibile în Global Biodiversity Information Facility (GBIF), care aveau cel puțin o fotografie atașată. Au fost descărcate 10602 observații până la sfârșitul lunii iulie 2022 (GBIF.org, 2022). Fiecare observație a fost clasificată ca melanică sau zigzag, iar cele cu fenotipuri aberante au fost eliminate. De asemenea, observațiile de indivizi non-adulți au fost excluse, iar observațiile duplicate și cele cu incertitudini geografice mari au fost eliminate. Pentru curățarea suplimentară a datelor, s-au folosit funcții din pachetele *CoordinateCleaner* (Zizka *et al.*, 2019) și *tidyverse* (Wickham *et al.*, 2019) disponibile pentru limbajul de programare R (R Core Team, 2022). Ulterior pachetul *spThin* (Aiello-Lammens *et al.*, 2015) a fost utilizat pentru a filtra geografic datele, păstrând observațiile la mai mult de 5 km distanță unele de altele, reducând astfel biasul colectării datelor și autocorelarea spațială. În final, baza de date conținea 1.512 observații, dintre care 1.142 (75,5%) erau de vipere zigzag și 370 (24,5%) de vipere melanice.

Am descărcat 38 de variabile de mediu din două baze de date climatice: Worldclim v.2 (Fick & Hijmans, 2017) și ENVironmental Raster for Ecological Modelling – ENVIREM (Title & Bemmels, 2018). Am aplicat metoda propusă de Petitpierre *et al.* (2017) pentru a selecta variabilele ecologic relevante pentru distribuția viperelor (Broennimann *et al.*, 2014). Apoi, am redus corelațiile între variabile pentru a preveni multicolaritatea, utilizând coeficientul de corelație Pearson și analiza componentelor principale (PCA) cu pachetul *ade4* (Dray & Dufour, 2007).

Variabilele de mediu utilizate în analizele statistice sunt: temperatura medie anuală – BIO 1 (°C), amplitudinea medie diurnă – BIO 2 (°C), izotermalitatea – BIO 3 (°C), precipitațiile anuale – BIO 12 (mm), precipitațiile sezoniere – BIO 15 (mm), evapotranspirația anuală potențială – PET (mm/an), indicii de ariditate Thornthwaite – Ar, radiația solară medie – SR (kJ/m²/zi).

3.2.1. Analiza tiparelor spațiale

Am realizat o analiză spațială exploratorie pentru a studia segregarea geografică a celor două forme de colorit ale viperelor, folosind metoda Point Pattern Process (PPP) propusă de Farquhar, Pili & Russell (2023). Observațiile celor două forme de colorit (zigzag și melanic)

au fost tratate ca puncte într-un spațiu bidimensional, iar zona de studiu a fost definită printr-o suprafață circulară de 200 km în jurul observațiilor. Aceasta a fost împărțită în pătrate de 5x5 km, iar caracterul aleatoric al distribuției observațiilor a fost testat folosind un test chi pătrat.

În final, am produs hărți ale intensității formelor de colorit, uniformizând observațiile cu un proces Gaussian pe o rază de 200 km. Hărțile au arătat segregarea geografică a celor două forme de colorit, iar testul Kolmogorov-Smirnov a fost utilizat pentru a confirma covariația distribuțiilor acestora.

Am analizat similaritățile și diferențele între nișele climatice realizate ale celor două forme de colorit utilizând atât metode univariate, cât și multivariate. În cadrul analizei univariate am calculat profilurile de densitate ale variabilelor de mediu. Densitățile au fost determinate prin funcții de tip „kernel” pe baza valorilor variabilelor de mediu la coordonatele geografice ale observațiilor din baza de date. În cadrul analizei multivariate am utilizat două metode, și anume, analiza COUE (Guisan *et al.*, 2014) (*centroid shift, overlap, unfilling, and expansion*; traducere proprie în limba română: deplasarea centroidului, suprapunere, neocupare, și expansiune) și analiza *n*-dimensional hypervolumes (Blonder *et al.*, 2014, 2018) (traducere proprie în limba română: hiperspațiu *n*-dimensional). De asemenea, am calculat gradul de suprapunere, echivalența și similaritatea nișelor.

3.3. Rezultate

Distribuțiile geografice ale viperelor melanice și ale celor cu zigzag se suprapun în mare parte din arealul geografic al speciei (Figura 3.1, 3.2). Cu excepția celor mai estice regiuni din areal, forma melanică poate fi întâlnită în întreg arealul, având o frecvență variată de apariție în populații (Figura 3.1, 3.2). Cele mai multe observații ale formei de colorit melanică sunt în zona Ucrainei, în sud-vestul Rusiei și în zona Alpilor (Figura 3.1, 3.2). Cu toate acestea, în Alpi, viperele cu zigzag prevalează în fața celor melanice. De altfel, viperele cu zigzag ocupă porțiuni vaste din vestul arealului de distribuție, fiind concentrate cu precădere pe zone întinse din Marea Britanie, Danemarca, Țările de Jos și Peninsula Scandinavă (Figura 3.1, 3.2).

Testul chi pătrat realizat în cadrul analizei PPP a arătat că cele două forme de colorit sunt grupate în spațiul geografic, având distribuții neomogene ($\chi^2 = 2056.2$, $df = 40$, $p < 0.001$) (Tabelul 3.1). Pe baza inspecției vizuale a panelurilor rezultate din testul pentru verificarea independenței și a caracterului aleatoric spațial complet, am respins ipoteza nulă (H_0), PPP

celor două forme de colorit având distribuții ne independente și identice. În plus, inspecția vizuală a hărților realizate a confirmat că cele două forme de colorit prezintă o segregare geografică semnificativă (Figura 3.2), lucru confirmat și de rezultatele testului Kolmogorov-Smirnov ($p < 0.001$) (Tabelul 3.1).

Tabelul 3.2. Rezultatele analizei tiparelor spațiale și a nișei climatice realizate pentru cele două forme de colorit. Indicii și rezultatele analizei COUE au fost calculați având ca referință nișa viperelor cu zigzag și evaluând nișa viperelor melanice la aceasta.

		Valoare	Unitate
PPP	Testul Chi-pătrat bilateral	*	p
	Testul Chi-pătrat unilateral (cluster)	*	p
	Testul Chi-pătrat unilateral (regular)	1	p
	Melanic vs zigzag KS test	*	p
	Zigzag vs melanic KS test	*	p
COUE	Stabilitate	99.34	%
	Neocupare	2.23	%
	Expansiune	0.66	%
	Schoener's D	0.69	Indice
	Hellinger's I	0.88	Indice
Hiperspațiul n -dimensional	Indicele de similaritate Jaccard	0.59	Indice
	Indicele de similaritate Sorensen	0.74	Indice
	Fracția unică a formei melanice	13.54	%
	Fracția unică a formei zigzag	34.55	%

* - reprezintă valori ale lui $p < 0.001$

Comparațiile condițiilor climatice disponibile și a celor utilizate de către cele două forme de colorit au arătat că profilul climatic al formei melanice este înglobat în condițiile climatice disponibile pentru forma cu zigzag. Cu toate acestea, deși au acces la condiții climatice similare, rezultatele indică faptul că viperele melanice preferă zone cu temperaturi medii anuale (BIO 1) mai scăzute, amplitudini medii diurne (BIO 2) mai mari, izotermalitate (BIO 3) mai scăzută, precum și zone mai aride (Ar), în comparație cu viperele cu zigzag.

În cadrul spațiului bidimensional definit de analiza PCA, nișa climatică a formei melanice este aproape un subset al nișei formei cu zigzag, suprapunerea celor două fiind aproape completă (Figura 3.3). Acest lucru este susținut și de rezultatele descompunerii nișelor: stabilitate (99.34%), neocupare redusă (2.23%) și practic o expansiune aproape inexistentă

(0.66%). În plus, centroidul nișei forme de colorit melanice s-a deplasat către un mediu mai arid cu precipitații anuale mai scăzute (Figura 3.3).

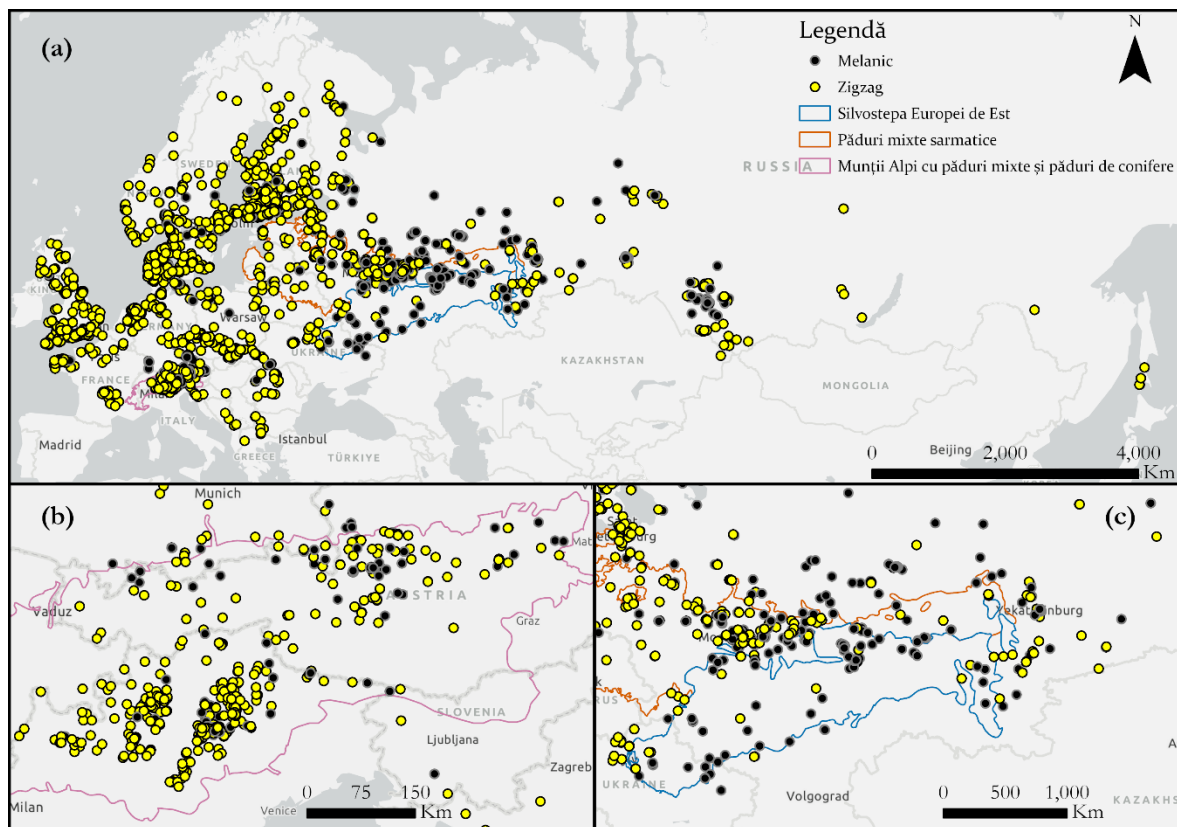


Figura 3.1 Distribuția formelor de colorit în cadrul arealului, împreună cu eco-regiunile în care densitatea melanismului este mai ridicată (a). Detaliu asupra Munților Alpi (b). Detaliu asupra regiunii Ucrainei și a sud-vestului Rusiei (c).

Nișele celor două forme de colorit prezintă un grad de suprapunere moderat spre ridicat ($D = 0.69$, $I = 0.88$). Conform testului de echivalență dintre valorile obținute pentru cei doi indici cu distribuțiile nule (estimate pe baza simulărilor descrise în cadrul metodelor), nișele climatice ale viperelor melanice și ale viperelor cu zigzag nu sunt echivalente ($D - p = 1$; $I - p = 0.988$). Cu toate acestea, nișele celor două forme de colorit sunt mai similare decât cele generate aleatoriu ($p < 0.05$) pentru toate cele trei metode de randomizare și pentru ambii indici (Tabelul 3.2). Astfel, deși nișele sunt distincte, acestea sunt mai asemănătoare decât s-ar aștepta în mod întâmplător.

Examinarea hiperspațiilor nișelor formelor melanice și cu zigzag în spațiul climatic multidimensional a relevat rezultate similare cu analiza COUE (Figura 3.4). Astfel, nișa climatică a viperelor melanice se suprapune parțial cu cea a viperelor cu zigzag (68.98%), iar gradul de similaritate este moderat spre ridicat, valoarea indicelui Jaccard fiind 0.61, iar cea a indicelui Sorensen 0.76. Frațiunile unice ale nișei forme melanice (13.54%) corespund zonelor mai aride cu temperaturi relativ constante în intervalele zi-noapte și cu niveluri mai

scăzute de precipitații, în timp ce fracțiunile unice ale nișei forme cu zigzag (34.55%) se regăsesc în regiuni mai umede și mai calde.

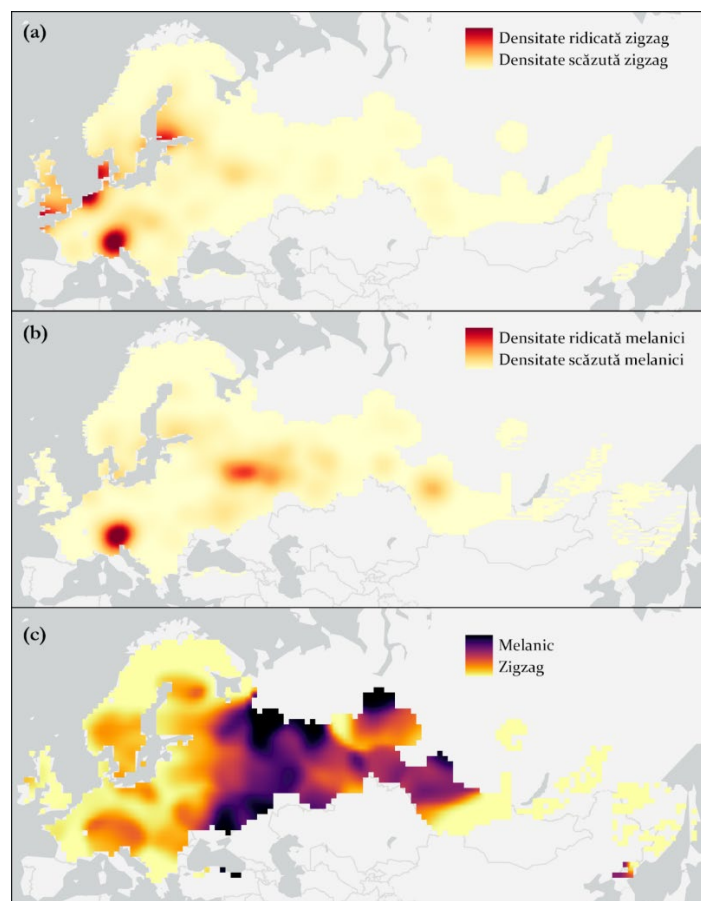


Figura 3.2. Rezultatele analizei tiparelor spațiale (PPP) privind distribuția formelor de colorit: (a) densitatea viperelor cu zigzag; (b) densitatea viperelor melanice; (c) intensitățile formelor de colorit în cadrul arealului geografic al speciei.

3.4. Discuții

În cazul multor specii cu polimorfism, distribuția geografică și frecvența fenotipurilor nu este documentată, chiar dacă polimorfismul are un rol important în procesul de speciație (McLean & Stuart-Fox, 2014). În cadrul acestui studiu, am utilizat observații din bazele de date „citizen-science” pentru a examina frecvența și modul de distribuire a celor două mari forme de colorit (melanic și zigzag) prezente la *Vipera berus* pe întreg arealul speciei. Rezultatele obținute indică faptul că viperele cu zigzag și cele melanice sunt simpatrice într-o bună parte din arealul geografic, dar prezintă o segregare geografică cu zone distincte în care una din cele două forme de colorit prevalează, conform analizei PPP. Cercetări anterioare au demonstrat influența majoră a climatului asupra variației coloritului la specii poichiloterme (McLean & Stuart-Fox, 2014; Moore *et al.*, 2019; Farquhar *et al.*, 2023;

Nicola *et al.*, 2024). Rezultatele analizelor univariate și multivariate (i.e., COUE și hiperspațiu n -dimensional) au arătat diferențe în nișele climatice realizate a celor două forme de colorit. Mai mult decât atât, testele de echivalență și similaritate a nișelor au indicat forma melanică și cea cu zigzag ocupă nișe climatice similare, dar distincte. Astfel, viperele melanice preferă zonele mai reci și mai aride, cu niveluri de precipitații mai scăzute și amplitudini medii diurne ale temperaturilor mai ridicate. Aceste rezultate sprijină ipoteza inițială, conform căreia cele două forme de colorit prezintă o distribuție geografică nealeatorie, fiind influențată de factori climatici. Aceste rezultate sunt în concordanță cu o suită de studii care au arătat influența directă a unor factori climatici, precum temperatura și precipitațiile, asupra variației coloristice la specii poichiloterme (McLean *et al.*, 2015; Pérez i de Lanuza *et al.*, 2018; Lattanzio & Buontempo, 2021; Hantak *et al.*, 2022; Farquhar *et al.*, 2023; Goldenberg *et al.*, 2024), și în special la specii de vipere (Broennimann *et al.*, 2014; Rajabizadeh *et al.*, 2015; Martínez-Freiría *et al.*, 2020; Jansen *et al.*, 2024; Nicola *et al.*, 2024). Procesele evolutive la scară locală pot oferi o explicație pentru variația formelor de colorit la *V. berus*. Astfel, fiecare populație este supusă la niveluri extrem de diferite ale unor factori esențiali pentru manifestarea unui anume tip de colorit, cum ar fi climatul, resursa trofică și prădători (McLean & Stuart-Fox, 2014; Friedman *et al.*, 2017; Jansen *et al.*, 2024). Dintre acești factori, climatul este, fără îndoială, cel mai important, deoarece poate influența direct structura de bază a unui ecosistem (Goldenberg *et al.*, 2024). De vreme ce formele de culoare sunt avantajate sub condițiile de viață care li se potrivesc cel mai bine, climatul acționează ca o forță selectivă primară care poate determina variația geografică a polimorfismului cromatic (Friedman *et al.*, 2017). Variațiile coloristice determinate de condițiile climatice locale pot reflecta răspunsuri adaptive ale populațiilor, evidențiind diferite strategii evolutive în cadrul unei specii (Goldenberg *et al.*, 2024).

Tabelul 3.3. Rezultatele testelor de echivalență și similaritate a nișelor climatice pentru cele două forme de colorit. Indicii Schoener și Hellinger sunt exprimați sub formă de valori p pentru a evidenția semnificația statistică.

Testele de echivalență și similaritate a nișelor	Schoener's D	Hellinger's I
Echivalență	1	0.988
Similaritate (melanic↔zigzag)	0.003	0.002
Similaritate (melanic←zigzag)	0.001	0.007
Similaritate (melanic→zigzag)	0.005	0.004

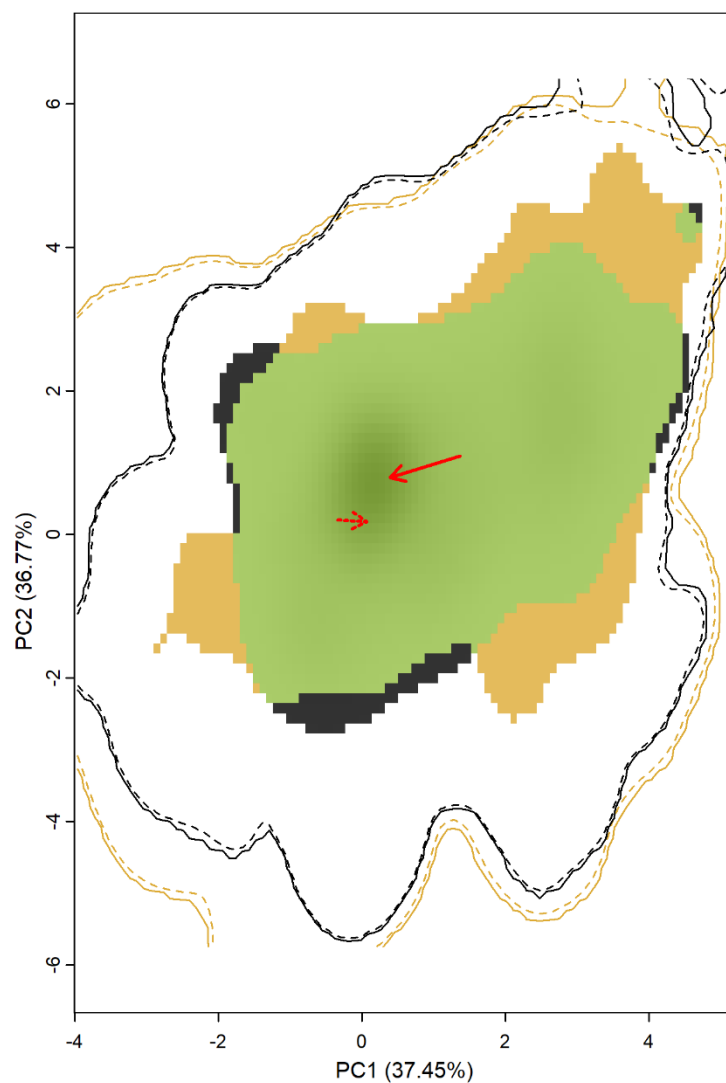


Figura 3.3. Analiza COUE a nișelor climatice realizate pentru forma melanică și cea cu zigzag. Suprafețele colorate reprezintă nișele climatice: negru – forma melanică, galben – forma cu zigzag, verde – intersecția celor două nișe climatice. Liniile neîntrerupte reprezintă întregul fundal climatic al formelor de colorit: negru – forma melanică, galben – forma cu zigzag. Liniile întrerupte reprezintă fundalul climatic al formelor de colorit calculat la a 95-a centilă: negru – forma melanică, galben – forma cu zigzag. Săgeata cu linie neîntreruptă arată diferența dintre centroidul nișei climatice a formei cu zigzag față de cea melanică, iar săgeata cu linie întreruptă arată diferența dintre fundalul climatic al formei cu zigzag față de fundalul formei melanice.

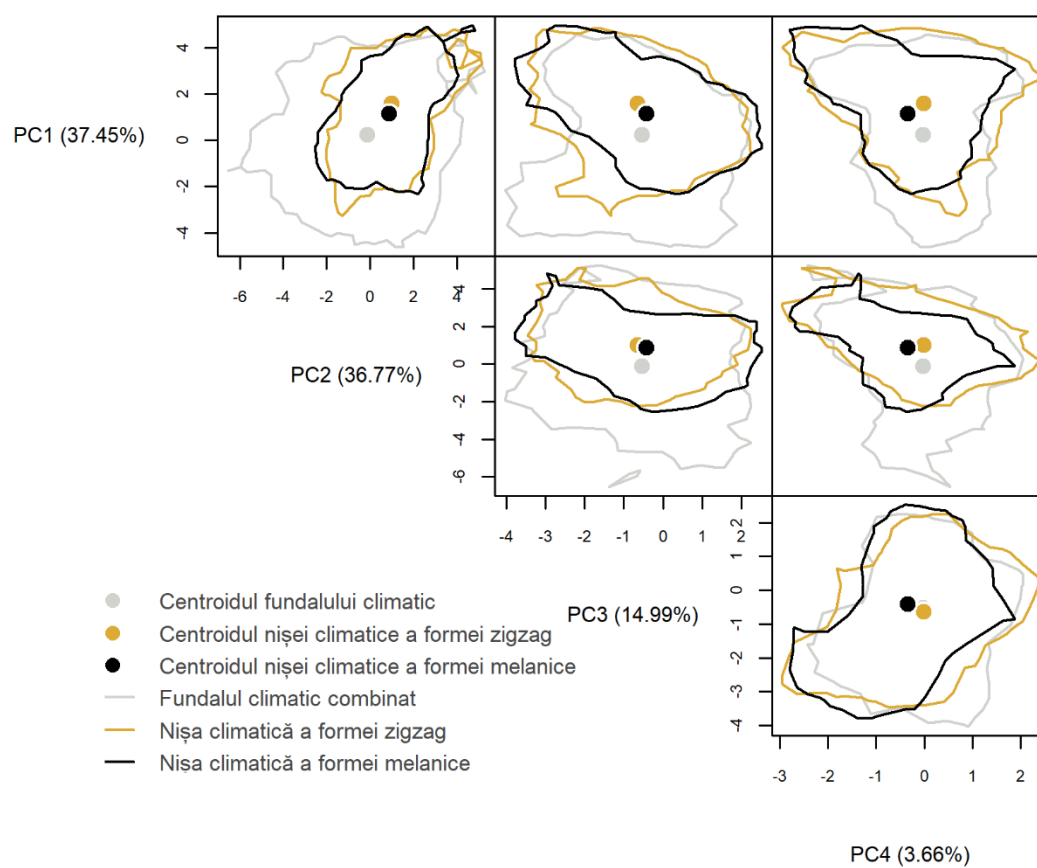


Figura 3.4. Analiza hiperspațiului n -dimensional al nișelor climatice realizate pentru formele cu zigzag și melanice ale viperei comune (*Vipera berus*).

4. A fi sau a nu fi melanic? Testarea ratei de prădare la vipera comună cu ajutorul modelelor de plastilină

4.1. Introducere

Coloritul animalelor are funcții esențiale, printre care protecția împotriva prădătorilor (Cott, 1940; Brodie III, 1993; Martínez-Freiría *et al.*, 2017). Coloritul protectiv se împarte în două mari categorii: colorația de avertizare reprezentată de aposematism (colori sau tipare contrastante care semnalează pericolul) și mimetism (copierea coloritului altor specii periculoase) (Cott, 1940; Endler & Mappes, 2017; Postema *et al.*, 2023), respectiv colorația criptică sau de camuflaj (care ajută animalul să se ascundă de prădători) (Cott, 1940; Endler, 1984; Sweet, 1985). În consecință, aceste două mari categorii de colorit protectiv au fost adesea considerate strategii evolutive de evitare a prădătorilor care se exclud reciproc (Tullberg *et al.*, 2005).

În cazul viperei comune (*Vipera berus*), zigzagul de pe spatele acesteia poate servi atât ca protecție criptică (camuflaj) (Andrén & Nilson, 1981) cât și ca aposematism (avertizare) (Wüster *et al.*, 2004), dar există cercetări care sugerează că funcția sa principală ar fi aposematică (Wüster *et al.*, 2004; Valkonen *et al.*, 2011). Viperele melanice, care au un colorit mai închis, sunt mai frecvente în regiunile reci și au unele avantaje, cum ar fi o rată de creștere mai mare și o activitate mai lungă, dar pot fi mai expuse prădării deoarece pierd funcția criptică și aposematică a zigzagului (Jansen *et al.*, 2024).

Populațiile de *Vipera berus* din România sunt polimorfe, având atât forme cu zigzag cât și forme melanice, iar în unele zone sudice există doar indivizi melanici. Această diversitate oferă oportunitatea de a studia impactul coloritului asupra predării și rolul selecției prădătorilor în menținerea frecvenței indivizilor melanici în populații.

În ultimii ani, experimentele cu modele de plastilină au devenit standardul pentru studiile asupra coloritului aposematic la șerpi (Madsen, 1987; Brodie III, 1993; Pfennig *et al.*, 2001), fiind intens utilizate și în studierea rolului zigzagului la viperele europene, inclusiv la *Vipera berus* (Wüster *et al.*, 2004; Niskanen & Mappes, 2005; Valkonen *et al.*, 2011; Martínez-Freiría *et al.*, 2017). Urmele lăsate de prădători pe modelele de plastilină pot fi utilizate pentru a identifica tipul prădătorului (mamifer sau pasăre), iar prin plasarea modelelor pe un fundal uniform se elimină posibilitatea unui efect criptic (Brodie III, 1993; Wüster *et al.*, 2004; Niskanen & Mappes, 2005). Așadar, am folosit o abordare similară,

realizând experimente cu modele de vipere realizate din plastilină pentru cele două forme de colorit (zigzag și melanic), cu scopul cuantificării atacurilor realizate de prădători asupra acestora. Obiectivul acestor experimente a fost de a testa următoarele ipoteze: i) frecvența ridicată a indivizilor melanici este menținută în populații printr-o presiune scăzută a prădătorilor asupra acestei forme de colorit; ii) zigzagul își menține funcția aposematică în zonele cu vipere exclusiv melanice; iii) în populațiile pur melanice, colorația melanică are un rol aposematic.

4.2. Material și metode

Am realizat experimente folosind modele din plastilină non-toxică (Fimo soft Staedler), care replicau dimensiunile unei vipere adulte, în două variante de colorit: melanic (negru) și cu zigzagul caracteristic (gri deschis). Modelele au fost amplasate în două zone de studiu atât pe substrat natural cât și pe carton alb pentru a elimina rolul criptic al zigzagului: Pădurea Bârnova (unde există populații polimorfe) și Gura Crivățului (cu populații melanice). Experimentele s-au desfășurat între 2022 și 2023, iar modelele au fost plasate aleatoriu pe transecte. Fiecare model a fost ancorat pentru a preveni dispariția, iar modelele au fost inspectate periodic pentru semne de atacuri. Atacurile au fost identificate pe baza urmelor lăsate de prădători (păsări, mamifere carnivore, rozătoare), iar datele au fost analizate folosind testul chi-pătrat pentru a evalua diferențele între formele de colorit și substrat.

4.3. Rezultate

După inspecția tuturor modelelor ($n = 596$), au fost cuantificate 58 de posibile atacuri (Figura 4.1), provenind de la păsări ($n = 31$) și mamifere carnivore ($n = 27$). Rata de prădare rezultată a fost de 9.73% în cazul cumulării atacurilor de la păsări și mamifere carnivore. Din cele 263 de modele amplasate în populația polimorfă din Iași, 12 au fost atacate de păsări (4.56%) și 6 de mamifere (2.28%), rezultând o rată de prădare cumulată de 6.84%. În cazul populației exclusiv melanice din Prahova, au fost înregistrate 19 atacuri de păsări (5.7%) și 21 de atacuri de mamifere (6.31%), dintr-un total de 333 de modele amplasate, rezultând o rată de prădare cumulată de 12.01%. Modelele amplasate în populația melanică din Prahova au avut o rată de prădare mai mare comparativ cu cele amplasate în Iași (z-test pentru proporții: $z = 2.114$, $p = 0.035$). Rata de prădare nu a diferit semnificativ între cele 4 experimente realizate, conform z-test pentru proporții ($z = 2.508$, p

= 0.098): 10.11% pentru Iași-octombrie 2022, 5.17% pentru Iași-mai 2023, 11.44% pentru Prahova-aprilie 2023, respectiv 12.88% pentru Prahova-octombrie 2023.



Figura 4.1. Exemple de atacuri observate asupra modelelor de plastilină. De la stânga la dreapta: urme de rozătoare, atac de mamifer carnivora, atac de pasăre de pradă.

Nu am observat diferențe semnificative între atacuri asupra tipului de fundal folosit (fundal alb sau substrat) ($\chi^2 = 0.401$, $df = 1$, $p = 0.526$) (Figura 4.6). De asemenea, nu am observat diferențe între model împreună cu tipul de fundal și atacuri ($\chi^2 = 1.83$, $df = 3$, $p = 0.608$) (Figura 4.6). Nu au existat diferențe semnificative între modele în ceea ce privește atacurile ($\chi^2 = 0.084$, $df = 1$, $p = 0.772$) atât în cadrul tuturor experimentelor, cât și în cadrul populațiilor analizate separat: Iași ($\chi^2 = 0.859$, $df = 1$, $p = 0.354$), respectiv Prahova ($\chi^2 = 1.29$, $df = 1$, $p = 0.257$).

În cazul atacurilor realizate de păsări, rata de prădare a fost de 5.2%. Modelele din Iași au înregistrat o rată de prădare de 4.56% ($n = 12$), iar cele din Prahova o rată de 5.71% ($n = 19$). Un z-test pentru proporții ($z = 0.624$, $p = 0.533$) a arătat că rata de prădare nu a fost diferită între cele două populații. Spre deosebire de atacurile cumulate, rata de prădare a diferit semnificativ între cele 4 experimente realizate în privința atacurilor realizate de păsări (z-test pentru proporții: $z = 2.985$, $p = 0.031$). Ambele populații au suferit o rată de prădare mai crescută în primăvară (Iași – 8.99%, Prahova – 7.46%) decât în toamnă (Iași – 2.3%, Prahova – 3.03%).

Nu am observat diferențe semnificative între atacurile păsărilor asupra tipului de fundal folosit (fundal alb sau substrat) ($\chi^2 = 0.016$, $df = 1$, $p = 0.899$). De asemenea, nu am

observat diferențe între model împreună cu tipul de fundal și atacurile păsărilor ($\chi^2 = 4.09$, $df = 3$, $p = 0.252$) (Figura 4.7). În cadrul experimentelor cumulate, păsările au atacat mai frecvent modelele melanice ($\chi^2 = 4$, $df = 1$, $p = 0.045$). Deși un număr mai mare de modele melanice ($n = 9$) a fost ținta atacurilor păsărilor comparativ cu modelele zigzag ($n = 3$) în cadrul experimentelor din Iași, diferența nu a fost semnificativă statistic ($\chi^2 = 3$, $df = 1$, $p = 0.083$). Același tipar se repetă și în cazul experimentelor din Prahova, unde modelele melanice au fost mai frecvent atacate ($n = 13$) în comparație cu cele cu zigzag ($n = 6$), diferența nefiind totuși semnificativă statistic ($\chi^2 = 1.29$, $df = 1$, $p = 0.256$).

În urma experimentului realizat în octombrie 2022 în Iași nu s-au observat diferențe semnificative între atacurile păsărilor asupra modelelor ($\chi^2 = 2.51$, $df = 1$, $p = 0.113$), nici asupra modelelor împreună cu tipul de fundal ($\chi^2 = 2.65$, $df = 3$, $p = 0.449$). În urma experimentului realizat în primăvara anului 2023 în Iași nu s-au observat diferențe semnificative între atacurile păsărilor asupra modelelor ($\chi^2 = 0.88$, $df = 1$, $p = 0.346$), nici asupra modelelor împreună cu tipul de fundal ($\chi^2 = 1.73$, $df = 3$, $p = 0.631$). De asemenea, nu am observat diferențe semnificative în urma experimentului realizat în primăvara anului 2023 în Prahova ($\chi^2 = 0.68$, $df = 1$, $p = 0.409$), nici asupra modelelor împreună cu tipul de fundal ($\chi^2 = 0.83$, $df = 3$, $p = 0.843$). Nici în urma experimentului realizat toamna în Prahova nu s-au observat diferențe semnificative între atacurile păsărilor asupra modelelor ($\chi^2 = 2.21$, $df = 1$, $p = 0.137$), aceeași situație fiind observată și în cazul modelelor împreună cu tipul de fundal ($\chi^2 = 2.29$, $df = 3$, $p = 0.514$).

4.4. Discuții

Rata de prădare a atacurilor cumulate, precum și rata atacurilor realizate exclusiv de păsări, sunt similare cu cele observate în alte studii (Wüster *et al.*, 2004; Valkonen *et al.*, 2011), dar există o excepție notabilă în sudul Spaniei, unde rata de prădare a fost mult mai mare, posibil din cauza unei densități mai mari de păsări răpitoare (Niskanen & Mappes, 2005). În zonele de studiu, modelele din Prahova au suferit o rată de prădare mai mare decât cele din Iași, datorită atacurilor mai frecvente ale mamiferelor, inclusiv un bursuc. Atacurile păsărilor au fost mai frecvente primăvara, când păsările prădătoare erau mai active.

Modelele melanice au fost atacate mai frecvent de păsări decât cele cu zigzag, ceea ce contrazice ipoteza conform căreia melanismul ar fi menținut printr-o presiune redusă a prădătorilor vizuali. Deși unele studii sugerează că zigzagul ar ajuta la evitarea prădătorilor datorită rolului criptic (Andrén & Nilson, 1981), rezultatele din acest studiu susțin ipoteza

că diferențele în numărul de atacuri dintre cele două forme de colorit sunt cauzate mai degrabă de evitarea zigzagului de către prădători (Wüster *et al.*, 2004; Valkonen *et al.*, 2011), susținută și de absența diferențelor semnificative în atacurile pe substrat contrastant față de substratul natural.

În populațiile exclusiv melanice, nu s-au înregistrat diferențe semnificative în frecvența atacurilor între cele două forme de colorit, ceea ce nu susține nici ipoteza că zigzagul își păstrează funcția aposematică, nici că forma melanică devine aposematică în aceste populații. Totuși, modelele melanice au fost atacate de păsări de două ori mai frecvent decât cele cu zigzag (13 față de 6 atacuri), sugerând că zigzagul își menține funcția aposematică în populațiile unde forma melanică nu mai este prezentă. Deși diferențele nu au fost semnificative în populația polimorfă, valoarea p a fost aproape de pragul de 0.05, indicând o posibilă tendință.

5. Diferențe în tiparele de activitate și dimensiunile corporale între formele de colorit ale unei populații polimorfe de *Natrix natrix*

5.1. Introducere

În ceea ce privește șerpii, melanismul este relativ frecvent și studiat în diferite specii, majoritatea cercetărilor fiind realizate pe specii vivipare (Sahlean *et al.*, 2024). În cazul șerpilor ovipari, melanismul pare să aibă un efect negativ asupra dimensiunilor corporale, dar acest fenomen nu este încă complet înțeles (Zuffi, 2008; Bury *et al.*, 2020). La *Natrix natrix*, o specie cu polimorfism cromatic pronunțat (Fritz & Ihlow, 2022), melanismul apare sporadic, iar în anumite zone, cum ar fi Rezervația Biosferei Delta Dunării, toate formele de colorit pot coexista într-o populație (Fănaru *et al.*, 2022). Deși melanismul pare să crească vulnerabilitatea indivizilor la prădători, acest fenotip persistă, indicând existența unor beneficii care compensează riscurile (Madsen, 1987).

Studiul a investigat o populație polimorfă de *Natrix natrix* din sud-estul României, cu scopul de a determina frecvența melanismului, preferințele formelor coloristice față de variabilele de mediu și efectele melanismului asupra dimensiunilor corporale ale indivizilor.

5.2. Material și metode

Investigațiile au avut loc în localitatea Sfântu Gheorghe, în cadrul Rezervației Biosferei Delta Dunării, o zonă caracterizată de nisipuri sărăturate și influențe sub-mediteraneene. Suprafața totală a zonei studiate depășește 100 ha, dar cercetările s-au concentrat pe aproximativ 20 ha, zonele umede și canalele fiind habitate preferate de *Natrix natrix*. S-au înregistrat variabile ecologice și biologice, incluzând date precum coordonatele geografice, nebulozitatea, sexul și vârsta indivizilor, forma de culoare, tipul de substrat și comportamentul exemplarelor. Datele ecologice au inclus temperatura la sol și umiditatea relativă, iar la exemplarele capturate, au fost măsurate lungimea corporală și masa.

Pentru analiza diferențelor între formele de colorit și variabilele ecologice și biologice, s-a aplicat testul chi-pătrat (χ^2). Preferințele formelor de colorit în raport cu mediul au fost analizate prin Analiza de Corespondență Multiplă (MCA). De asemenea, pentru evaluarea efectelor formelor de colorit și sexului asupra dimensiunii corporale și greutateii, au fost utilizate modele mixte liniare, iar variabila aleatorie a fost anul colectării datelor. Alte analize statistice au fost realizate cu ANOVA și testul Kruskal-Wallis pentru comparații suplimentare.

5.3. Rezultate

În total, au fost observate 148 de exemplare pe parcursul studiilor de teren. Dintre acestea, 16 au fost catalogate drept imature și au fost excluse din analize, restul de 132 fiind considerate adulte. În ceea ce privește formele de colorit ale indivizilor adulți, 81 au prezentat colorit clasic, 24 forma bilineata, iar 27 au fost melanici. Rezultatele testelor chi-pătrat nu au indicat diferențe semnificative între formele de colorit și variabilele de mediu analizate (Tabelul 5.1). Indiferent de forma de colorit, exemplarele au prezentat un comportament variat, majoritatea fiind observate în microhabitate caracterizate prin vegetație joasă, acoperire vegetală redusă, substrat nisipos, temperaturi medii, umiditate relativă ridicată și nebulozitate scăzută.

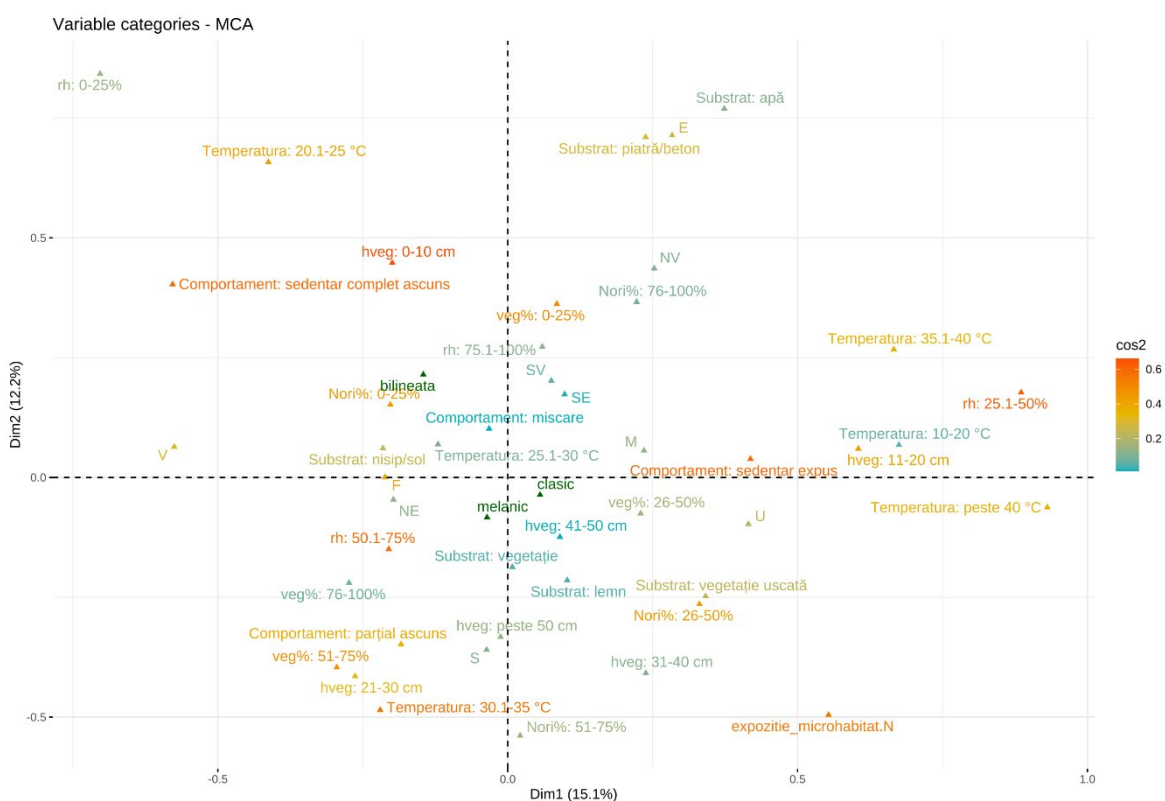


Figura 5.1. Asocierea dintre observațiile de *Natrix natrix* și variabilele studiate în spațiul descris de axele de corespondență principale ale Analizei de Corespondență Multiplă cu sexele grupate.

Rezultatele analizei de corespondență multiplă (MCA), realizată cu sexele grupate, confirmă concluziile testelor chi-pătrat. Cele trei forme de colorit sunt dispuse în apropierea valorilor zero ale axelor principale de corespondență, sugerând absența unor diferențe semnificative în ceea ce privește preferințele pentru variabilele de mediu analizate (Figura 5.1). Totuși, forma bilineata indică o ușoară preferință pentru habitate caracterizate prin vegetație joasă, temperaturi scăzute spre medii și o tendință de a fi complet ascunsă la momentul observării.

Rezultatele analizei MCA care a inclus și separarea pe sexe păstrează aceeași direcție generală, sugerând lipsa unor preferințe clare pentru anumite tipuri de microhabitate (Figura 5.2). Cu toate acestea, femelele formeii bilineata au fost observate preponderent în habitate cu vegetație joasă, acoperire vegetală redusă și temperaturi mici spre medii. În schimb, masculii cu colorit clasic au prezentat o anumită preferință pentru microhabitate cu vegetație ceva mai înaltă, temperaturi ridicate și umiditate relativă medie, fiind adesea observați complet expuși în aceste condiții.

Un număr total de 87 de șerpi de casă au fost capturați pe parcursul studiului. După filtrarea datelor conform criteriilor descrise în secțiunea Material și metode, au fost incluse în analiza regresiei liniare mixte 79 de observații pentru lungimea corporală (SVL) și 78 pentru greutatea corporală (BM), o observație fiind eliminată din cauze lipsei valorilor complete pentru măsurători. Valorile sunt prezentate ca medie $\pm$ deviație standard.

Lungimea medie a indivizilor cu colorit bilineata ($n = 13$) a fost de 658.46 ± 100.78 mm, cea a indivizilor cu colorit clasic ($n = 54$) de 631.69 ± 90.01 mm, iar cea a indivizilor melanici ($n = 11$) de 632.55 ± 104.13 mm. Atunci când sexele au fost grupate, diferențele nu au fost semnificative din punct de vedere statistic ($F_{(2,74.73)} = 0.09$, $p = 0.918$).

Tabelul 5.1. Rezultatelor testelor chi-pătrat realizate între formele de colorit și variabilele înregistrate.

Categorie	χ^2	Df	<i>n</i>	<i>p</i>
Comportament	3.76	6	132	0.709
Expoziție microhabitat	14.5	14	132	0.413
Înălțime vegetație	12	10	132	0.286
Grad de acoperire cu vegetație	5.85	6	132	0.44
Substrat	5.42	10	132	0.861
Temperatură la nivelul solului	15.37	10	131	0.119
Umiditate relativă	7.95	6	131	0.242
Nebulozitate	10.85	6	132	0.093

În cazul masculilor, exemplarul bilineata cel mai lung a măsurat 620 mm, cel cu colorit clasic 653 mm, iar cel melanic 600 mm. Totuși, diferențele între cele trei grupuri nu au fost semnificative conform testului Kruskal-Wallis ($H_{(2)} = 0.51$, $p = 0.774$). În cazul femelelor, exemplarul bilineata cel mai lung a avut 820 mm, cel cu colorit clasic 885 mm, iar cel melanic 780 mm. Nici în acest caz nu s-au înregistrat diferențe semnificative statistic între grupuri, conform testului ANOVA ($F_{(2,9.7)} = 1.19$, $p = 0.344$).

În cazul greutatei corporale (BM), modelul liniar mixt evidențiat un efect semnificativ al sexului ($F_{(1,63.27)} = 85.32, p < 0.05$) asupra BM, în timp ce forma de colorit ($F_{(2,71.38)} = 0.91, p = 0.91$) și interacțiunea dintre aceasta și sex ($F_{(2,71.3)} = 0.21, p = 0.81$) nu au prezentat efecte semnificative statistice. Femelele au fost, în medie, cu aproximativ 120% mai grele decât masculii, indiferent de forma de colorit (Figura 5.4).

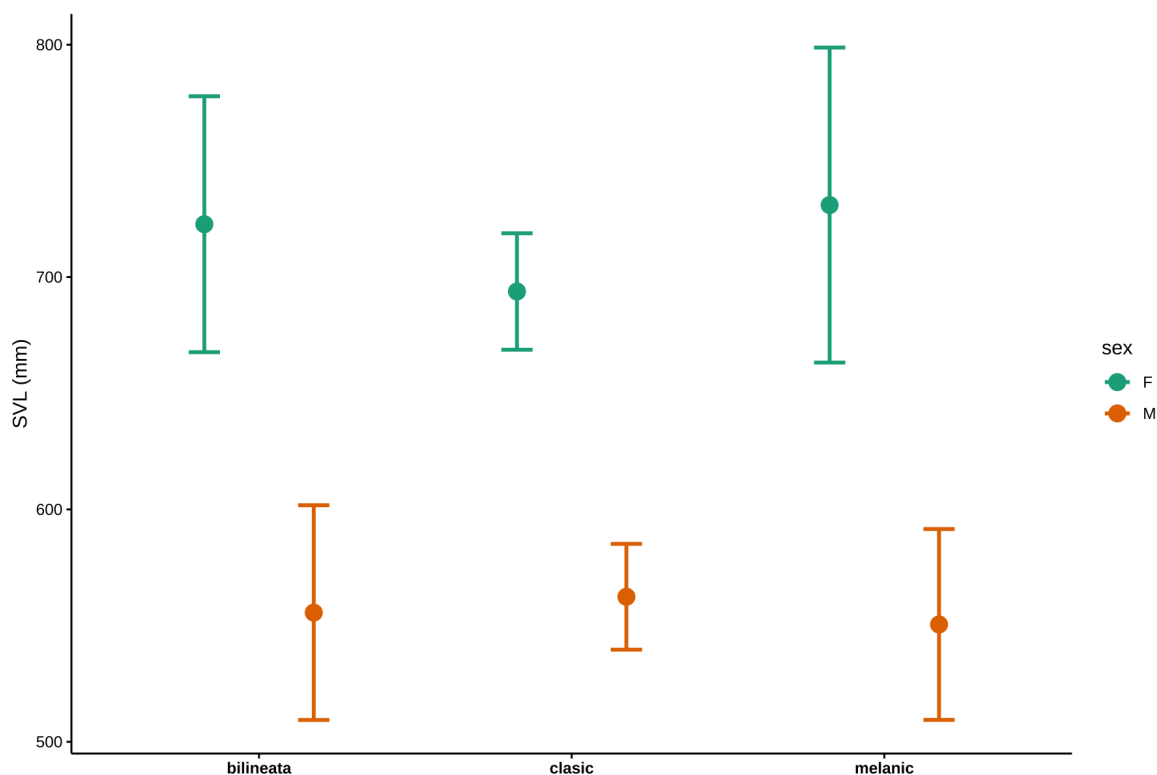


Figura 5.3. Efectul coloritului în funcție de sex asupra lungimii corpului (SVL) la șarpele de casă (*Natrix natrix*) (media $\pm$ deviația standard).

5.4. Discuții

Rezultatele studiului sugerează că formele de colorit ale *Natrix natrix* nu influențează semnificativ selecția habitatului, majoritatea indivizilor fiind observați în microhabitate cu vegetație scăzută, temperaturi medii și umiditate ridicată. Aceasta indică faptul că melanismul nu pare să aducă un avantaj ecologic în cadrul acestei populații. În ciuda asocierii evolutive a melanismului cu avantaje termoreglatoare în condiții reci (Bogert, 1949; Clusella Trullas *et al.*, 2007), condițiile din Delta Dunării (climat cald și umed) pot anula aceste beneficii. Mai degrabă, prezența melanismului ar putea fi legată de regula lui Gloger, care sugerează că formele închise la culoare sunt mai frecvente în zonele cu climat cald și umed (Delhey, 2017), un aspect confirmat și pentru șerpii din emisfera nordică (Sahlean *et al.*, 2024).

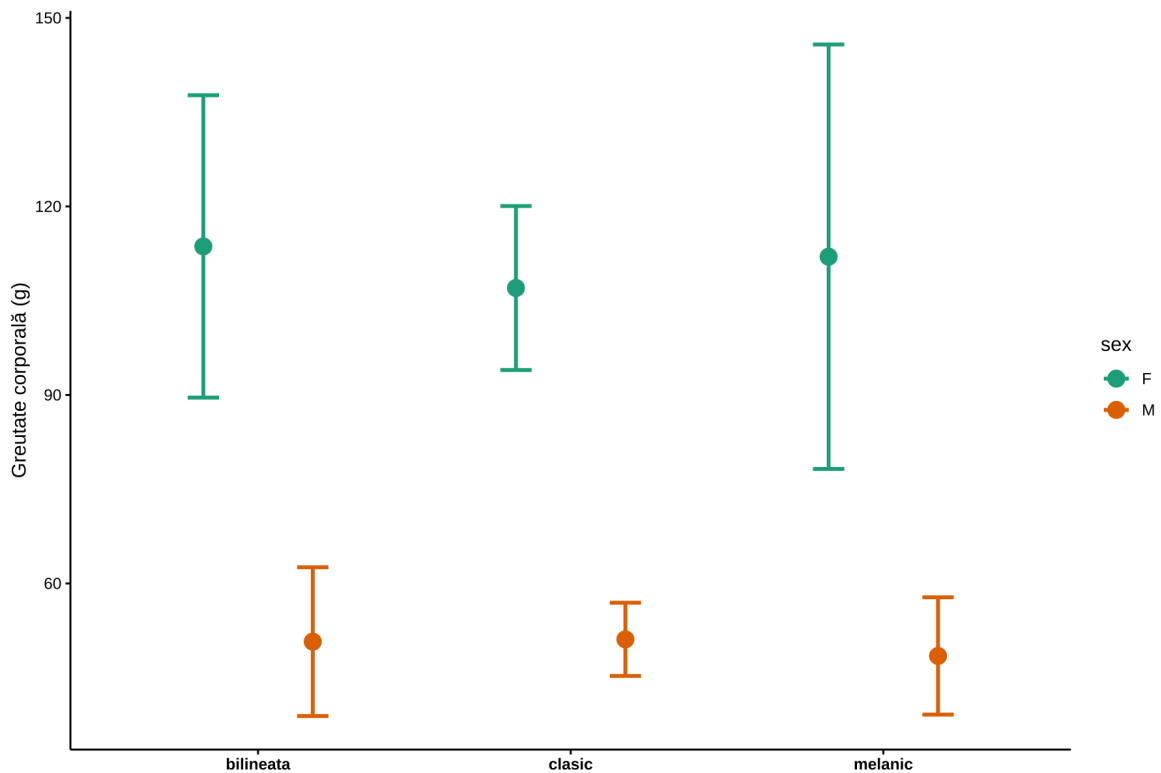


Figura 5.4. Efectul coloritului în funcție de sex asupra greutatei corporale (BM) la șarpele de casă (*Natrix natrix*) (media $\pm$ deviația standard).

Melanismul poate aduce și beneficii în medii calde și umede, protejând împotriva radiațiilor UV (Dubey & Roulin, 2014) sau ajutând la rezistența la infecții bacteriene (Mackintosh, 2001; Baeckens & Damme, 2018). De asemenea, studiile din Turcia și Italia au arătat că indivizii melanici preferă zonele cu umiditate ridicată și adesea sunt mai aproape de habitatele acvatice (Yenmiş *et al.*, 2022; Goldenberg *et al.*, 2024).

În ceea ce privește dimensiunile corpului, nu s-au observat diferențe semnificative între formele de colorit, cu toate că indivizii cu colorit clasic au fost mai mari decât cei melanici. Aceasta contrazice ipoteza conform căreia melanismul ar favoriza o termoreglare mai eficientă și dimensiuni mai mari (Andrén & Nilson, 1981; Clusella Trullas *et al.*, 2007). În schimb, un factor important care influențează dimensiunea corporală este sexul: femelele sunt considerabil mai mari decât masculii (Speybroeck *et al.*, 2016; Geniez, 2018), ceea ce poate fi legat de capacitatea lor reproductivă crescută.

Deși indivizii melanici nu sunt mai mari, persistența acestei trăsături sugerează existența unor beneficii în alte privințe, cum ar fi protecția împotriva radiațiilor UV sau infecțiilor (Baeckens & Damme, 2018; Goldenberg *et al.*, 2024). Studiile viitoare ar trebui să exploreze

mai detaliat impactul prădătorismului și să includă analize ale unei game largi de trăsături biologice pentru a înțelege mai bine rolul mecanismului în populațiile de *Natrix natrix*.

6. Efectele coloritului asupra succesului reproductiv la *Natrix natrix*

6.1. Introducere

Polimorfismul cromatic, întâlnit la aproximativ 20-30% dintre speciile de șerpi (Pizzatto & Dubey, 2012; Davis Rabosky *et al.*, 2016b), poate conferi avantaje evolutive, permițând speciilor să ocupe nișe ecologice diverse (Forsman & Åberg, 2008). Unele specii polimorfe, precum *Vipera berus*, prezintă forme melanice, dar rolul și factorii care determină melanismul sunt încă subiecte de dezbatere (Jansen *et al.*, 2024; Sahlean *et al.*, 2024). Melanismul poate oferi avantaje în termoreglare, permițând șerpilor activități extinse, creștere rapidă și dimensiuni corporale mari, ceea ce poate duce la un succes reproductiv mai mare (Luiselli, 1992; Clusella Trullas *et al.*, 2007). Totuși, acest avantaj nu este universal valabil, iar studiile pe alte specii, precum *Elaphe quadrivirgata* și *Thamnophis sirtalis*, nu au găsit aceleași relații (Gibson & Falls, 1988; King, 1988; Tanaka, 2009; Tanaka & Mori, 2010).

La *Natrix natrix*, o specie polimorfă cu o distribuție vastă, au fost identificate trei forme de colorit: clasică, bilineată și melanică (Geniez, 2018). Deși polimorfismul cromatic la această specie a fost puțin studiat, cercetările existente au analizat dimensiunile corporale și frecvența formelor melanice în funcție de sex (Bury *et al.*, 2020; Fănarău *et al.*, 2022; Yenmiş *et al.*, 2022). Până acum, nu s-au investigat efectele formelor de colorit asupra succesului reproductiv. În acest context, scopul cercetării tale este de a examina diferențele în succesul reproductiv între cele trei forme de colorit la o populație din Delta Dunării.

6.2. Material și metode

Investigațiile au avut loc în zona de studiu din Sfântu Gheorghe, Tulcea, unde femelele de *Natrix natrix* au fost capturate în lunile iunie din 2023 și 2024. Acestea au fost verificate pentru starea reproductivă și, cele gestante, au fost transportate în laborator, unde au fost menținute în captivitate până la depunerea ouălor. În laborator, femelele au avut condiții adecvate pentru depunerea ouălor, iar fiecare ou a fost cântărit și introdus într-un incubator pentru un studiu separat. După depunerea ouălor, femelele au fost eliberate în locațiile de captură.

Pentru a compara formele de colorit în ceea ce privește numărul și greutatea ouălor depuse, au fost efectuate ANOVA unifactoriale. De asemenea, pentru a evalua relația dintre lungimea

femelelor, forma de colorit și numărul și greutatea ouălor, au fost aplicate teste de corelație Pearson și analize ale covarianței (ANCOVA).

6.3. Rezultate

În cei doi ani de studiu, au fost capturate 28 de femele gestante de *Natrix natrix*, dintre care 15 în 2023 și 13 în 2024. Dintre acestea, 16 prezentau colorit clasic, 7 colorit bilineata, iar 5 erau melanice. În total, femelele au depus 410 ouă. Depunerea ouălor a avut loc în ambele sezoane de reproducere, de la sfârșitul lunii iunie până la începutul lunii august, cu majoritatea pontelor înregistrate în luna iulie. Deși numărul redus de femele bilineata și melanice nu permite o analiză statistică robustă a perioadei de depunere, este notabil faptul că în ambii ani, primele ponte au fost depuse de către femele melanice.

Femele cu colorit clasic au depus în medie 14.81 ± 4.15 ouă, cea mai prolifică dintre ele depunând 22 de ouă. Femelele cu colorit bilineata au depus în medie 15 ± 2.89 ouă, iar cele melanice 13.6 ± 3.58 ouă. O ANOVA parametrică a indicat că nu există diferențe semnificative între formele de colorit în ceea ce privește numărul de ouă depuse ($F_{(2,25)} = 0.24, p = 0.791$).

În ceea ce privește greutatea pontelor, o pontă aparținând unei femele melanice a fost exclusă din analiză, deoarece jumătate dintre ouăle depuse erau neviabile. După excludere, femelele cu colorit clasic au avut o greutate medie a pontei de 64.47 ± 19.68 g, cele bilineata 74.06 ± 11.98 g, iar cele melanice 64.04 ± 17.08 g. Testul ANOVA nu a evidențiat diferențe semnificative între formele de colorit nici în ceea ce privește greutatea pontelor ($F_{(2,8,28)} = 1.13, p = 0.369$).

Numărul de ouă depuse a prezentat o corelație pozitivă semnificativă cu lungimea femelelor atunci când toate formele de colorit au fost analizate împreună ($r = 0.64$, ANOVA: media pătratelor = 149.77, $F_{(1,25)} = 17.75, p < 0.001$). Analizele separate pe fiecare formă de colorit au relevat o corelație puternică și semnificativă între lungime și numărul de ouă depuse doar la femelele cu colorit clasic ($r = 0.85$, ANOVA: media pătratelor = 182.63, $F_{(1,13)} = 33.58, p < 0.001$). Pentru femelele bilineata, nu a fost identificată o corelație semnificativă între aceste variabile ($r = 0.66$, ANOVA: media pătratelor = 22.04, $F_{(1,5)} = 3.94, p = 0.104$), iar în cazul femelelor melanice, corelația a fost slabă și nesemnificativă ($r = 0.52$, ANOVA: media pătratelor = 13.82, $F_{(1,3)} = 1.11, p = 0.370$). Analiza covarianței (ANCOVA) a evidențiat o interacțiune semnificativă între lungimea corpului și forma de colorit ($p = 0.042$), indicând că femele cu colorit clasic prezintă o creștere mai pronunțată a mărimii pontei odată cu

lungimea corpului, comparativ cu cele bilineata. Nu s-au identificat diferențe semnificative între pantele regresiiilor pentru femelele melanice și cele bilineata ($p = 867$), sugerând o relație similară între lungimea corporală și numărul de ouă depuse la aceste două forme de colorit.

Greutatea pontelor a prezentat o corelație pozitivă semnificativă cu lungimea corporală a femelelor atunci când toate formele de colorit au fost analizate împreună ($r = 0.71$, ANOVA: media pătratelor = 163.06, $F_{(1,24)} = 22.23$, $p < 0.001$). Analizele separate pentru fiecare formă de colorit au indicat o corelație puternică și semnificativă doar în cazul femelelor cu colorit clasic ($r = 0.78$, ANOVA: media pătratelor = 3490.2, $F_{(1,13)} = 20.43$, $p < 0.001$) (Figura 6.8). La femelele bilineata, corelația între lungime și greutatea pontei a fost slabă și nesemnificativă ($r = 0.5$, ANOVA: media pătratelor = 217.17, $F_{(1,5)} = 1.69$, $p = 0.251$), iar în cazul femelelor melanice, deși valoarea coeficientului de corelație a fost ridicată, aceasta nu a fost semnificativă ($r = 0.88$, ANOVA: media pătratelor = 690.99, $F_{(1,2)} = 7.49$, $p = 0.112$). Analiza ANCOVA a evidențiat o interacțiune semnificativă între SVL și forma de colorit ($p = 0.032$), sugerând că femelele cu colorit clasic manifestă o creștere mai accentuată a greutatei pontei odată cu lungimea corpului, comparativ cu cele bilineata. Nu s-au identificat diferențe semnificative între pantele regresiiilor pentru femelele melanice și cele bilineata ($p = 0.447$), ceea ce sugerează o relație similară între aceste variabile în cazul acestor două forme de colorit.

6.4. Discuții

Studiul asupra caracteristicilor reproductive ale formelor de colorit ale șarpelui de casă (*Natrix natrix*) a arătat că fenotipul coloristic nu influențează semnificativ numărul de ouă depuse sau greutatea pontelor, similar cu alte specii ovipare, precum *Elaphe quadrivirgata* (Tanaka & Mori, 2010). Totuși, femelele melanice au depus, în medie, cele mai puține ouă, iar greutatea pontelor a fost mai mică, comparativ cu femelele cu colorit clasic. Femelele bilineata au depus un număr similar de ouă față de cele clasice, dar greutatea pontelor a fost mai mare.

Lungimea corpului a influențat semnificativ caracteristicile reproductive, dar doar la femelele cu colorit clasic, unde o talie mai mare a fost asociată cu un succes reproductiv crescut. Deși în Delta Dunării nu s-au observat diferențe de lungime între formele de colorit, în Polonia, femelele melanice sunt mai mici și melanismul este mai frecvent în rândul masculilor (Bury *et al.*, 2020), sugerând că melanismul ar fi mai avantajos pentru masculi.

Dimensiunile mari ale femelelor sunt asociate cu un succes reproductiv crescut, dar și cu un risc mai mare de prădare (Madsen, 1987). Melanismul ar putea oferi un avantaj termoreglator pentru o dezvoltare rapidă, dar pierderea coloritului aposematic ar putea crește riscul de prădare, explicând frecvența scăzută a femelelor melanice de mari dimensiuni în populație (Andrén & Nilson, 1981; Madsen, 1987).

7. Activitatea nocturnă la *Natrix natrix*: variație geografică, variabile climatice și diferențe între formele de colorit

7.1. Introducere

Tiparele de activitate ale animalelor sunt specifice speciei și se împart în diurne, crepusculare și nocturne (Abom *et al.*, 2012). Activitatea nocturnă este larg răspândită și influențată de factori precum competiția, prădarea și temperatura, în special la poichiloterme (Levy *et al.*, 2019). La amfibieni, activitatea nocturnă este favorizată de umiditate, în timp ce la reptile este reglată mai ales de temperatură (Vitt & Caldwell, 2014).

Șerpii prezintă o varietate de tipare de activitate, determinate de nevoia de termoreglare și de condițiile de mediu (Seigel *et al.*, 1987). În zonele aride sau tropicale, activitatea nocturnă ajută la evitarea căldurii și conservarea apei (Signore *et al.*, 2022). Unele specii își modifică tiparul de activitate în funcție de sezon (Abom *et al.*, 2012).

În Europa, majoritatea șerpilor sunt diurni, cu excepția câtorva specii nocturne (ex: *Eryx jaculus*, *Telescopus fallax*) (Geniez, 2018). Totuși, la unele specii de *Natrix* (ex: *N. maura*, *N. tessellata*) s-a observat activitate nocturnă (Scali *et al.*, 2001). *Natrix natrix* sensu lato, anterior considerată o singură specie, este acum împărțită în trei specii, studiul actual vizând *N. natrix* sensu stricto. Această specie prezintă dimorfism sexual (femelele mai mari), dietă predominantă de amfibieni și o largă distribuție geografică (Geniez, 2018). De asemenea, manifestă polimorfism cromatic (forma clasică, bilineată și melanică), cu posibile implicații în termoreglare și activitate (Geniez, 2018; Bury *et al.*, 2020). Cercetările privind relația dintre colorit și comportament sunt însă limitate. Bazele de date de tip „citizen-science” s-au dovedit utile pentru studierea distribuției și comportamentelor speciilor (Fritz & Ihlow, 2022; Jansen *et al.*, 2024). Deși *N. natrix* este considerată atât diurnă, cât și nocturnă, dovezile privind activitatea nocturnă sunt puține și neconcludente (Speybroeck *et al.*, 2016).

Scopul acestui studiu este să documenteze activitatea crepusculară și nocturnă a *N. natrix* pe întregul areal, folosind date din „citizen-science” și observații proprii. Se urmărește: 1) frecvența activității nocturne, 2) variațiile geografice, 3) influența temperaturii și a iluminării lunii și 4) diferențele dintre formele de colorit privind activitatea nocturnă. Ipotezele includ asocierea iluminării lunii cu vârsta, temperaturi mai ridicate pentru activitatea nocturnă decât crepusculară, și o activitate nocturnă mai frecventă a formei bilineată la temperaturi mai mari.

7.2. Material și metode

Pentru a analiza activitatea nocturnă a speciei *Natrix natrix*, am descărcat observații georeferențiate din iNaturalist și Observation.org folosind pachetul `rinat` (Barve & Hart, 2023) și am calculat orele de apus și răsărit cu `suncalc` (Thieurmél & Elmarhraoui, 2022). Observațiile au fost clasificate ca crepusculare sau nocturne conform protocolului propus de Dyugmedzhiev *et al.* (2020) și validate manual și prin consensul a trei observatori independenți. Am inclus și date personale colectate în teren (2010–2023). Fiecărei observații i-au fost asociate informații privind coloritul, vârsta, numărul de indivizi, habitatul, iluminarea lunii și temperatura medie zilnică (T24h), obținută de la Open-Meteo.com. Analizele statistice (ANOVA, Kruskal–Wallis, Mann–Whitney U, chi-pătrat) au fost realizate în R (R Core Team, 2022).

7.3. Rezultate

Din platforma iNaturalist, au fost extrase 9745 de observații ale speciei *N. natrix*, dintre care 93 au corespuns criteriilor de activitate crepusculară sau nocturnă. Prin includerea observațiilor personale ($n = 22$) și a celor provenite de pe platforma Observation.org ($n = 12$), numărul total al observațiilor cu activitate nocturnă a ajuns la 127: dintre acestea, 33 (25.98%) au fost clasificate ca activitate crepusculară și 94 (74.02%) ca activitate nocturnă. Numărul total de indivizi observați fost ușor mai mare – 34 de șerpi crepusculari și 99 nocturni – deoarece unele observații includeau mai mulți indivizi. Majoritatea șerpilor de casă activi pe timpul nopții înregistrați pe iNaturalist au fost observați după anul 2019 (71.43%), în paralele cu creșterea popularității platformei. Cea mai veche observație nocturnă datează din 5 august 1992, iar începând cu anul 2010 a fost înregistrată cel puțin o observație anual, cu excepția anului 2013, când nu au existat înregistrări de activitate nocturnă.

Activitatea nocturnă a fost documentată între 12 martie și 5 noiembrie, cele mai multe observații fiind realizate în intervalul mai-august. Din cele 127 de observații, 91 corespund formei clasice de colorit, 31 formei dungate (bilineata), patru formei melanice, iar la un individ nu s-a putut determina forma de colorit din cauza calității reduse a imaginii. Au fost identificați 88 de adulți și 35 de indivizi imaturi cu activitate crepusculară sau nocturnă, iar pentru zece șerpi nu s-a putut stabili clasa de vârstă. Referitor la tipul de habitat, 72.93% dintre indivizi au fost observați în habitate terestre, 21.93% în habitate acvatice, iar pentru opt indivizi nu s-a putut determina tipul de habitat pe baza imaginilor disponibile.

T_{24h} la care șerpii au fost activi a fost de 20.01 ± 0.48 °C (interval: 4.7-31 °C; $n = 127$) pentru toate observațiile crepusculare și nocturne cumulate. Analizate separat, T_{24h} a fost de 19.75 ± 0.96 °C (4.7-24.7 °C; $n = 33$) pentru exemplarele crepusculare și de 20.1 ± 0.56 °C (9.2-31 °C; $n = 94$) pentru cele nocturne. Testul U Mann-Whitney nu a indicat diferențe semnificative între valorile T_{24h} asociate activității crepusculare ($Mdn = 20.1$) și celei nocturne ($Mdn = 19.9$) ($U = 1552.5$, $n_1 = 33$, $n_2 = 94$, $z = 0.005$, $p = 0.996$). În funcție de forma de colorit, T_{24h} a fost de 19.18 ± 0.58 °C (4.7-30.7 °C; $n = 91$) pentru indivizii cu colorit clasic, 21.6 ± 1.92 °C (17.4-26 °C; $n = 4$) pentru indivizii melanici și 22.19 ± 0.83 °C (10.9-31 °C; $n = 31$) pentru indivizii bilineate. ANOVA unidirecțională a indicat o diferență semnificativă statistic între formele de colorit în ceea ce privește T_{24h} ($F_{(2,123)} = 3.94$, $p = 0.022$) (Figura 7.5). Analizele post-hoc au arătat că indivizii bilineati sunt activi la T_{24h} semnificativ mai ridicate comparativ cu indivizii de tip clasic ($p = 0.021$) (Figura 7.5). Totuși, atunci când analiza a fost restricționată geografic (intervalul latitudinal 43°-47°), testul Kruskal-Wallis nu a indicat diferențe semnificative între formele de colorit în privința T_{24h} ($H_{(2)} = 0.13$, $p = 0.94$).

Testul chi-pătrat de independență nu a evidențiat o asociere semnificativă între prezența lunii pe cer și clasa de vârstă χ^2 (1, $n = 112$) = 0.198, $p = 0.656$, și nici între tipul de activitate nocturnă (crepusculară vs. nocturnă) și prezența lunii χ^2 (1, $n = 119$) = 0.0006, $p = 0.981$. De asemenea testul U Mann-Whitney aplicat doar observațiilor în care luna era prezentă ($n = 56$) nu a evidențiat diferențe semnificative în gradul de iluminare între observațiile crepusculare ($Mdn = 0.45$) și cele nocturne ($Mdn = 0.7$) ($U = 252$, $n_1 = 15$, $n_2 = 41$, $z = 1.018$, $p = 0.309$).

7.4. Discuții

Deși *Natrix natrix* este considerată o specie diurnă, mai multe studii au raportat activitate crepusculară și nocturnă la membri ai subfamiliei Natricinae (Scali *et al.*, 2001; Mebert *et al.*, 2011). În acest studiu, aducem dovezi suplimentare privind activitatea nocturnă a șarpelui de casă, bazate pe observații din întreaga perioadă activă (mai–august), inclusiv în timpul sezonului de reproducere. Activitatea nocturnă a fost înregistrată într-un interval larg de temperaturi (4.7–31 °C), fără diferențe semnificative între activitatea crepusculară și nocturnă. Indivizii cu colorit dungi (bilineate) au fost mai frecvent observați după zile mai calde, dar această diferență dispare în zonele unde fenotipurile coexistă. Faza lunii nu a influențat semnificativ activitatea observată. Numărul observațiilor crepusculare și nocturne a crescut din 2020, reflectând utilizarea tot mai largă a platformelor de tip „citizen-science”,

care se dovedesc valoroase în studiul comportamentului și distribuției speciilor criptice precum *N. natrix* (Fritz & Ihlow, 2022; Jablonski *et al.*, 2023).

Concluzii generale

Această lucrare a tratat diverse aspecte ale polimorfismului cromatic la șerpi, în special aspecte legate de melanism și a avut următoarele rezultate:

1. Prevalența melanismului la speciile de șerpi tereștri polimorfi este de aproximativ 31%. Contrar ipotezelor clasice, melanismul urmează mai degrabă regula lui Gloger, fiind mai frecvent în regiuni umede, și nu regula lui Bogert (la speciile analizate). Nu au fost identificate dovezi care să susțină o frecvență diferențiată între sexe sau o asociere între melanism și dimensiuni corporale mai mari.
2. În cazul viperei comune (*Vipera berus*), melanismul respectă regula lui Bogert, fiind mai frecvent în zone reci și aride, unde ar putea conferi avantaje în privința termoreglării. Forma melanică ocupă o nișă climatică mai restrânsă, adaptată la condiții locale extreme, comparativ cu forma de colorit cu zigzag. Deși cele două forme coexistă în multe regiuni (simpatrie), nișele lor climatice sunt doar parțial similare, nu echivalente.
3. Presiunea selectivă exercitată de prădători, testată în două populații de *Vipera berus* (una polimorfă și una exclusiv melanică), a indicat o ușoară predispoziție a indivizilor melanici de a fi atacați, însă diferențele nu au fost mari. Astfel, selecția negativă din partea prădătorilor nu explică pe deplin menținerea frecvenței ridicate a melanismului. Zigzagul are o funcție aposematică dovedită, reducând probabilitatea atacurilor din partea prădătorilor vizuali, însă eficiența acestuia poate varia în funcție de contextul populațional.
4. În populația polimorfă de *Natrix natrix* de la Sfântu Gheorghe, cele trei forme de colorit (clasică, bilineată și melanică) nu au prezentat preferințe clare pentru tipuri de habitat specifice, diferențele în funcție de variabilele de mediu fiind minime. De asemenea, nu au fost identificate diferențe semnificative ale dimensiunilor corporale, infirmând ipoteza conform căreia indivizii melanici ar fi mai mari. Această lipsă de diferențiere poate fi asociată cu presiunea crescută a prădătorilor, care ar limita creșterea indivizilor melanici.
5. Succesul reproductiv la femelele de *Natrix natrix* nu a fost influențat de forma de colorit. Nici numărul, nici greutatea ouălor nu au prezentat variații semnificative între formele de colorit. Totuși, lungimea corpului a fost corelată pozitiv cu succesul reproductiv, în special în cazul femelelor cu colorit clasic, susținând ideea că indivizii

mai mari au un potențial reproductiv mai mare. Rezultatele confirmă, de asemenea, lipsa unui avantaj în privința taliei al formei melanice.

6. Studiul dedicat activității nocturne la *Natrix natrix* a demonstrat că specia este mai activă noaptea decât se credea anterior, cu observații din întregul areal. Forma bilineata a fost mai activă în timpul nopții după zile cu temperaturi ridicate, mai ales în sudul distribuției, însă în zonele de simpatrie nu au fost identificate diferențe notabile între formele de colorit.
7. Două dintre studiile prezentate în această teză nu ar fi fost posibile fără contribuțiile esențiale ale pasionaților de natură care au încărcat observațiile lor în baze de date de tip „open-science”, precum iNaturalist sau Observation.org. Aceste contribuții demonstrează încă o dată valoarea inestimabilă a științei cetățenești (*citizen-science*) în studiile ecologice și evolutive, în special prin furnizarea de informații despre comportamente noi ale speciilor și variațiile fenotipice, datorită acoperirii geografice extinse pe care aceste platforme o oferă. Astfel, rolul colaborării dintre comunitatea științifică și publicul larg în avansarea cunoștințelor despre lumea naturală devine din ce în ce mai evident.

Bibliografie selectivă

- Abom, R., Bell, K., Hodgson, L. & Schwarzkopf, L. (2012) Moving Day and Night: Highly Labile Diel Activity Patterns in a Tropical Snake. *Biotropica*, 44, 554–559.
- Adams, W.J., Graf, E.W. & Anderson, M. (2019) Disruptive coloration and binocular disparity: breaking camouflage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20182045.
- Aiello-Lammens, M.E., Boria, R.A., Radosavljevic, A., Vilela, B. & Anderson, R.P. (2015) spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38, 541–545.
- Andrén, C. & Nilson, G. (1981) Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15, 235–246.
- Asztalos, M., Ayaz, D., Bayrakçı, Y., Afsar, M., Tok, C.V., Kindler, C., *et al.* (2021) It takes two to tango – Phylogeography, taxonomy and hybridization in grass snakes and dice snakes (Serpentes: Natricidae: *Natrix natrix*, *N. tessellata*). *Vertebrate Zoology*, 71, 813–834.
- automeris.io: Computer vision assisted data extraction from charts using WebPlotDigitizer [WWW Document]. (2025) . URL <https://automeris.io/> [accessed on .
- Baeckens, S. & Damme, R.V. (2018) Immunocompetence and parasite infestation in a melanistic and normally-coloured population of the lacertid lizard, *Podarcis siculus*. *Amphibia-Reptilia*, 39, 471–478.
- Barends, J.M. & Scholtz, K.J. (2024) Testing the thermal melanism hypothesis for Cape Cobras (*Naja nivea*) using community science photographic data. *African Journal of Herpetology*, 73, 118–125.
- Barve, V. & Hart, E. (2023) rinat: Access “iNaturalist” Data Through APIs.
- Beckmann, M., Václavík, T., Manceur, A.M., Šprtová, L., Wehrden, H. von, Welk, E., *et al.* (2014) glUV: a global UV-B radiation data set for macroecological studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 372–383.

- Bittner, T.D. & King, R.B. (2003) Gene flow and melanism in garter snakes revisited: a comparison of molecular markers and island vs. coalescent models. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79, 389–399.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C. & Enquist, B.J. (2014) The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 595–609.
- Blonder, B., Morrow, C.B., Maitner, B., Harris, D.J., Lamanna, C., Violle, C., *et al.* (2018) New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 305–319.
- Blosat, B. & Böhme, W. (1997) Melanism in a population of *Natrix natrix* in Cyprus. In *Abstracts of the Third World Congress of Herpetology*. Presented at the Abstracts of the Third World Congress of Herpetology, Prag, Prague.
- Bogert, C.M. (1949) Thermoregulation in Reptiles, A Factor in Evolution. *Evolution*, 3, 195–211.
- Bond, A.B. (2007) The Evolution of Color Polymorphism: Crypticity, Searching Images, and Apostatic Selection. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 489–514.
- Brodie III, E.D. (1993) Differential Avoidance of Coral Snake Banded Patterns by Free-Ranging Avian Predators in Costa Rica. *Evolution*, 47, 227–235.
- Broennimann, O., Ursenbacher, S., Meyer, A., Golay, P., Monney, J.-C., Schmocker, H., *et al.* (2014) Influence of climate on the presence of colour polymorphism in two montane reptile species. *Biology Letters*, 10, 20140638.
- Bury, S., Mazgajski, T.D., Najbar, B., Zając, B. & Kurek, K. (2020) Melanism, body size, and sex ratio in snakes—new data on the grass snake (*Natrix natrix*) and synthesis. *Science of Nature*, 107, 1–7.
- Capula, M. & Luiselli, L. (1994) The black females bear more often. *Acta Ecologica*, 5, 207–214.
- Castella, B., Golay, J., Monney, J.C., Golay, P., Mebert, K. & Dubey, S. (2013) Melanism, body condition and elevational distribution in the asp viper. *Journal of Zoology*, 290, 273–280.

- Clusella Trullas, S., Wyk, J.H. van & Spotila, J.R. (2007) Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32, 235–245.
- Corl, A., Bi, K., Luke, C., Challa, A.S., Stern, A.J., Sinervo, B., *et al.* (2018) The Genetic Basis of Adaptation following Plastic Changes in Coloration in a Novel Environment. *Current Biology*, 28, 2970-2977.e7.
- Cott, H.B. (1940) *Adaptive coloration in animals*. Methuen & Co. Ltd., London, UK.
- Cox, C.L. & Davis Rabosky, A. (2023) The integrative biology of snake coloration. In *Snakes: Morphology, Function, and Ecology*. Nova, pp. 179–216.
- Cuthill, I.C., Allen, W.L., Arbuckle, K., Caspers, B., Chaplin, G., Hauber, M.E., *et al.* (2017) The biology of color. *Science*, 357, eaan0221.
- Davenport, J. & Dellinger, T. (1995) Melanism and foraging behaviour in an intertidal population of the Madeiran lizard *Podarcis* (=Lacerta) *dugesii* (MilneEdwards, 1829). *Herpetological Journal*, 5, 200–203.
- Davis Rabosky, A.R., Cox, C.L. & Rabosky, D.L. (2016a) Unlinked Mendelian inheritance of red and black pigmentation in snakes: implications for Batesian mimicry. *Evolution*, 70, 944–953.
- Davis Rabosky, A.R., Cox, C.L., Rabosky, D.L., Title, P.O., Holmes, I.A., Feldman, A., *et al.* (2016b) Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nature Communications*, 7, 11484.
- Delhey, K. (2017) Gloger’s rule. *Current Biology*, 27, R689–R691.
- Delhey, K. (2019) A review of Gloger’s rule, an ecogeographical rule of colour: definitions, interpretations and evidence. *Biological Reviews*, 94, 1294–1316.
- Delhey, K., Smith, J. & Peters, A. (2013) Colour-variable birds have broader ranges, wider niches and are less likely to be threatened. *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 1559–1568.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–20.
- Dubey, S. & Roulin, A. (2014) Evolutionary and biomedical consequences of internal melanins. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 27, 327–338.

- Ducatez, S., Giraudeau, M., Thébaud, C. & Jacquin, L. (2017) Colour polymorphism is associated with lower extinction risk in birds. *Global Change Biology*, 23, 3030–3039.
- Ducrest, A.-L., Ursenbacher, S., Golay, P., Monney, J.-C., Mebert, K., Roulin, A., *et al.* (2014) Pro-opiomelanocortin gene and melanin-based colour polymorphism in a reptile. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111, 160–168.
- Dyugmedzhiev, A., Andonov, K., Popgeorgiev, G., Naumov, B. & Kornilev, Y.V. (2020) Crepuscular and nocturnal activity of the Nose-horned viper, *Vipera ammodytes* (Linnaeus, 1758) is more common than previously reported. *Herpetozoa*, 33, 165–169.
- Endler, J.A. (1984) Progressive background in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 22, 187–231.
- Endler, J.A. & Mappes, J. (2017) The current and future state of animal coloration research. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160352.
- Fănar, G., Telea, A.E., Gherghel, I. & Melenciuc, R. (2022) Melanism in the grass snake *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) from the Danube Delta Biosphere Reserve, Romania. *Herpetozoa*, 35, 257–263.
- Farquhar, J.E., Pili, A. & Russell, W. (2023) Using crowdsourced photographic records to explore geographical variation in colour polymorphism. *Journal of Biogeography*, 50, 1409–1421.
- Fick, S.E. & Hijmans, R.J. (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Forsman, A. (1995) Opposing fitness consequences of colour pattern in male and female snakes. *Journal of Evolutionary Biology*, 8, 53–70.
- Forsman, A. & Åberg, V. (2008) Associations of Variable Coloration with Niche Breadth and Conservation Status Among Australian Reptiles. *Ecology*, 89, 1201–1207.
- Forsman, A., Ahnesjö, J., Caesar, S. & Karlsson, M. (2008) A Model of Ecological and Evolutionary Consequences of Color Polymorphism. *Ecology*, 89, 34–40.
- Forsman, A. & Ås, S. (1987) Maintenance of Colour Polymorphism in Adder, *Vipera berus*, Populations: A Test of a Popular Hypothesis. *Oikos*, 50, 13–16.

- Friedman, D., Magnani, J., Paranjpe, D. & Sinervo, B. (2017) Evolutionary games, climate and the generation of diversity. *PLOS ONE*, 12, e0184052.
- Fritz, U. & Ihlow, F. (2022) Citizen Science, taxonomy and grass snakes: iNaturalist helps to clarify variation of coloration and pattern in *Natrix natrix* subspecies. *Vertebrate Zoology*, 72, 533–549.
- Fuhn, I.E. & Vancea, Ș. (1961) *Fauna Republicii Populare România. Reptilia (Țestoase, Șopârle, Șerpi)*. Editura Academiei R.P.R., București.
- GBIF.Org User. (2022) Occurrence Download.
- Geniez, P. (2018) *Snakes of Europe, North Africa and the Middle East: a photographic guide*. Princeton University Press.
- Gibson, A.R. & Falls, J.B. (1979) Thermal Biology of the Common Garter Snake *Thamnophis sirtalis* (L.). II. The Effects of Melanism. *Oecologia*, 43, 99–109.
- Gibson, A.R. & Falls, J.B. (1988) Melanism in the Common Garter Snake: A Lake Erie Phenomenon. In *The biogeography of the island region of western Lake Erie*. Ohio State University Press, Columbus, Ohio, pp. 233–245.
- Goiran, C., Bustamante, P. & Shine, R. (2017) Industrial Melanism in the Seasnake *Emydocephalus annulatus*. *Current Biology*, 27, 2510–2513.e2.
- Goldenberg, J., Bisschop, K., Bruni, G., Di Nicola, M.R., Banfi, F. & Faraone, F.P. (2024) Melanin-based color variation in response to changing climates in snakes. *Ecology and Evolution*, 14, e11627.
- Gray, S.M. & McKinnon, J.S. (2007) Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 71–79.
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C. & Kueffer, C. (2014) Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 260–269.
- Hantak, M.M., Guralnick, R.P., Cameron, A.C., Griffing, A.H., Harrington, S.M., Weinell, J.L., *et al.* (2022) Colour scales with climate in North American ratsnakes: a test of the thermal melanism hypothesis using community science images. *Biology Letters*, 18, 20220403.

- Huxley, J. (1955) Morphism and evolution. *Heredity*, 9, 1–52.
- Jablonski, D., Tzoras, E., Panagiotopoulos, A., Asztalos, M. & Fritz, U. (2023) Genotyping the phenotypic diversity in Aegean *Natrix natrix moreotica* (Bedriaga, 1882) (Reptilia, Serpentes, Natricidae). *ZooKeys*, 1169, 87–94.
- Jansen, N., Pruijn, N. & Mayer, M. (2024) Citizen Observations Shed New Light on Geographic Variation in Colour Polymorphism of a Widespread Reptile. *Journal of Biogeography*, n/a.
- Kettlewell, B. (1973) Evolution of melanism: The study of a recurring necessity.
- King, R.B. (1988) Polymorphic Populations of the Garter Snake *Thamnophis sirtalis* near Lake Erie. *Herpetologica*, 44, 451–458.
- King, R.B. (1993) Color-pattern variation in Lake Erie water snakes: Prediction and measurement of natural selection. *Evolution*, 47, 1819–1833.
- King, R.B. (2003) Mendelian Inheritance of Melanism in the Garter Snake *Thamnophis sirtalis*. *Herpetologica*, 59, 484–489.
- Kuriyama, T., Misawa, H., Miyaji, K., Sugimoto, M. & Hasegawa, M. (2013) Pigment cell mechanisms underlying dorsal color-pattern polymorphism in the japanese four-lined snake. *Journal of Morphology*, 274, 1353–1364.
- Lajeunesse, M.J. (2016) Facilitating systematic reviews, data extraction and meta-analysis with the metagear package for r. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 323–330.
- Lattanzio, M.S. & Buontempo, M.J. (2021) Ecogeographic Divergence Linked to Dorsal Coloration in Eastern Hog-Nosed Snakes (*Heterodon platirhinos*). *Herpetologica*, 77, 134–145.
- Lawson, R. & King, R.B. (1996) Gene flow and melanism in Lake Erie garter snake populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59, 1–19.
- Levy, O., Dayan, T., Porter, W.P. & Kronfeld-Schor, N. (2019) Time and ecological resilience: can diurnal animals compensate for climate change by shifting to nocturnal activity? *Ecological Monographs*, 89, e01334.
- Litvinov, N., Bakiev, A. & Mebert, K. (2011) Thermobiology and microclimate of the dice snake at its northern range limit in Russia. *Mertensiella*, 18, 330–336.

- Lorion, S., Bonnet, X., Brischoux, F. & De Crignis, M. (2008) Is melanism adaptive in sea kraits? *Amphibia-Reptilia*, 29, 1–5.
- Luiselli, L. (1992) Reproductive Success in Melanistic Adders: A New Hypothesis and Some Considerations on Andrén and Nilson's (1981) Suggestions. *Oikos*, 64, 601–604.
- Luiselli, L. (1993) The ecological role of color polymorphism in male adders, *Vipera berus*: testing the hypotheses. *Revue d'Écologie*, 48, 49–56.
- Mackintosh, J.A. (2001) The Antimicrobial Properties of Melanocytes, Melanosomes and Melanin and the Evolution of Black Skin. *Journal of Theoretical Biology*, 211, 101–113.
- Madsen, T. (1987) Are Juvenile Grass Snakes, *Natrix natrix*, Aposematically Coloured? *Oikos*, 48, 265–267.
- Madsen, T. & Stille, B. (1988) The Effect of Size Dependent Mortality on Colour Morphs in Male Adders, *Vipera berus*. *Oikos*, 52, 73–78.
- Martínez-Freiría, F., Pérez i de Lanuza, G., Pimenta, A.A., Pinto, T. & Santos, X. (2017) Aposematism and crypsis are not enough to explain dorsal polymorphism in the Iberian adder. *Acta Oecologica*, 85, 165–173.
- Martínez-Freiría, F., Santos, X., Pleguezuelos, J.M., Lizana, M. & Brito, J.C. (2009) Geographical patterns of morphological variation and environmental correlates in contact zones: a multi-scale approach using two Mediterranean vipers (Serpentes). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47, 357–367.
- Martínez-Freiría, F., Toyama, K.S., Freitas, I. & Kaliontzopoulou, A. (2020) Thermal melanism explains macroevolutionary variation of dorsal pigmentation in Eurasian vipers. *Scientific Reports* 2020 10:1, 10, 1–10.
- Mckinnon, J.S. & Pierotti, M.E.R. (2010) Colour polymorphism and correlated characters: genetic mechanisms and evolution. *Molecular Ecology*, 19, 5101–5125.
- McLean, C.A. & Stuart-Fox, D. (2014) Geographic variation in animal colour polymorphisms and its role in speciation. *Biological Reviews*, 89, 860–873.
- McLean, C.A., Stuart-Fox, D. & Moussalli, A. (2015) Environment, but not genetic divergence, influences geographic variation in colour morph frequencies in a lizard. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 156.

- Mebert, K., Trapp, B., Kreiner, G., Billing, H., Speybroeck, J. & Henggeler, M. (2011) Nocturnal activity in *Natrix tessellata*, a neglected aspect of its behavioral repertoire. *Mertensiella*, 18, 234–236.
- Monney, J.-C., Luiselli, L. & Capula, M. (1995) Correlates of melanism in a population of adders (*Vipera berus*) from the Swiss Alps and comparisons with other alpine populations. *Amphibia-Reptilia*, 16, 323–330.
- Moore, M.P., Lis, C., Gherghel, I. & Martin, R.A. (2019) Temperature shapes the costs, benefits and geographic diversification of sexual coloration in a dragonfly. *Ecology Letters*, 22, 437–446.
- Muri, D., Schuerch, J., Trim, N., Golay, J., Baillifard, A., El Taher, A., *et al.* (2015) Thermoregulation and microhabitat choice in the polymorphic asp viper (*Vipera aspis*). *Journal of Thermal Biology*, 53, 107–112.
- Nakagawa, S., Lagisz, M., Jennions, M.D., Koricheva, J., Noble, D.W.A., Parker, T.H., *et al.* (2022) Methods for testing publication bias in ecological and evolutionary meta-analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 13, 4–21.
- Nakagawa, S., Yang, Y., Macartney, E.L., Spake, R. & Lagisz, M. (2023) Quantitative evidence synthesis: a practical guide on meta-analysis, meta-regression, and publication bias tests for environmental sciences. *Environmental Evidence*, 12, 8.
- Nicola, M.R.D., Faraone, F.P., Pozzi, A.V., Borgianni, N., Laddaga, L., Dorne, J.-L.M.C., *et al.* (2024) The tale of the black viper: distribution and bioclimatic niche modelling of melanistic *Vipera aspis* in Italy. *Acta Herpetologica*, 19, 13–27.
- Niskanen, M. & Mappes, J. (2005) Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology*, 74, 1091–1101.
- Olsson, M., Stuart-Fox, D. & Ballen, C. (2013) Genetics and evolution of colour patterns in reptiles. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, Genetic basis and evolutionary causes of colour variation in vertebrates, 24, 529–541.
- Ostrovskikh, S.V. (1997) Different Forms of Melanism and Its Development with Age in the Populations of Steppe Viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861). *Russian Journal of Herpetology*, 4, 186–191.

- Page, M.J., McKenzie, J.E., Bossuyt, P.M., Boutron, I., Hoffmann, T.C., Mulrow, C.D., *et al.* (2021) The PRISMA 2020 statement: an updated guideline for reporting systematic reviews. *BMJ*, 372, n71.
- Pérez i de Lanuza, G., Sillero, N. & Carretero, M.Á. (2018) Climate suggests environment-dependent selection on lizard colour morphs. *Journal of Biogeography*, 45, 2791–2802.
- Petitpierre, B., Broennimann, O., Kueffer, C., Daehler, C. & Guisan, A. (2017) Selecting predictors to maximize the transferability of species distribution models: lessons from cross-continental plant invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 275–287.
- Pfennig, D.W., Harcombe, W.R. & Pfennig, K.S. (2001) Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, 410, 323–323.
- Pizzatto, L. & Dubey, S. (2012) Colour-polymorphic snake species are older. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107, 210–218.
- Postema, E.G., Lippey, M.K. & Armstrong-Ingram, T. (2023) Color under pressure: how multiple factors shape defensive coloration. *Behavioral Ecology*, 34, 1–13.
- Pough, F.H., Kwiecinski, G. & Bemis, W. (1978) Melanin deposits associated with the venom glands of snakes. *Journal of Morphology*, 155, 63–71.
- Protas, M.E. & Patel, N.H. (2008) Evolution of Coloration Patterns. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 24, 425–446.
- R Core Team. (2022) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rajabizadeh, M., Adriaens, D., Kaboli, M., Sarafriz, J. & Ahmadi, M. (2015) Dorsal colour pattern variation in Eurasian mountain vipers (genus *Montivipera*): A trade-off between thermoregulation and crypsis. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 257, 1–9.
- Roulin, A. (2004) The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 79, 815–848.
- Saenko, S.V., Lamichhaney, S., Barrio, A.M., Rafati, N., Andersson, L. & Milinkovitch, M.C. (2015) Amelanism in the corn snake is associated with the insertion of an LTR-retrotransposon in the OCA2 gene. *Scientific reports*, 5, 17118.

- Sahlean, T.C., Martin, R.A., Spaseni, P., Gherghel, I. & Strugariu, A. (2024) Melanism in Polymorphic Terrestrial Snakes: A Meta-Analysis and Systematic Review. *Journal of Biogeography*.
- Sahlean, T.C., Strugariu, A. & Gherghel, I. (2023) *Amfibienii si reptilele din Romania - Ghid Foto*. LETRAS.
- Scali, S., Dimitolo, G. & Montonati, S. (2001) Attività notturna comparata di *Natrix maura* e *Natrix tessellata*. *Pianura*, 13, 287–290.
- Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. (1987) *Snakes: ecology and evolutionary biology*. Macmillan New York.
- Shawkey, M.D. & D’Alba, L. (2017) Interactions between colour-producing mechanisms and their effects on the integumentary colour palette. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160536.
- Shine, R., Ambariyanto, Harlow, P.S., & Mumpuni. (1998) Ecological divergence among sympatric colour morphs in blood pythons, *Python brongersmai*. *Oecologia*, 116, 113–119.
- Shine, R., Brown, G.P. & Goiran, C. (2022) Frequency-dependent Batesian mimicry maintains colour polymorphism in a sea snake population. *Scientific Reports*, 12, 4680.
- Shine, R., Shine, T. & Shine, B. (2003) Intraspecific habitat partitioning by the sea snake *Emydocephalus annulatus* (Serpentes, Hydrophiidae): the effects of sex, body size, and colour pattern. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 1–10.
- Signore, E., Clark, R.W. & Schraft, H.A. (2022) Temperature-based ambush site selection in sidewinder rattlesnakes (*Crotalus cerastes*). *The Southwestern Naturalist*, 65, 282–287.
- Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B. & Van Der Voort, J. (2016) *Field guide to the amphibians and reptiles of Britain and Europe*. Bloomsbury publishing.
- Storniolo, F., Mangiacotti, M., Scali, S., Zuffi, M. a. L. & Sacchi, R. (2025a) A comparative phylogenetic approach for the evolution of melanism in elapid snakes supports the Bogert’s rule. *Journal of Zoology*, n/a.
- Storniolo, F., Mangiacotti, M., Zuffi, M.A., Scali, S. & Sacchi, R. (2025b) Evolutionary History and Climatic Correlates of Hypermelanism in Viperidae. *Ecology and Evolution*, 15, e71305.

- Strugariu, A. & Zamfirescu, Ș.R. (2011) Population characteristics of the adder (*Vipera berus* *berus*) in the Northern Romanian Carpathians with emphasis on colour polymorphism: Is melanism always adaptive in vipers? *Animal Biology*, 61, 457–468.
- Sweet, S.S. (1985) Geographic variation, convergent crypsis and mimicry in gopher snakes (*Pituophis melanoleucus*) and western rattlesnakes (*Crotalus viridis*). *Journal of Herpetology*, 19, 55–67.
- Tanaka, K. (2009) Does the thermal advantage of melanism produce size differences in color-dimorphic snakes? *Zoological science*, 26, 698–703.
- Tanaka, K. & Mori, A. (2010) Reproductive characteristics of *Elaphe quadrivirgata* (Serpentes: Colubridae) from ecologically dissimilar main island and island populations. *Journal of Natural History*, 45, 211–226.
- Thieurmél, B. & Elmarhraoui, A. (2022) suncalc: Compute Sun Position, Sunlight Phases, Moon Position and Lunar Phase.
- Title, P.O. & Bemmels, J.B. (2018) ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography*, 41, 291–307.
- True, J.R. (2003) Insect melanism: The molecules matter. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 640–647.
- Tullberg, B.S., Merilaita, S. & Wiklund, C. (2005) Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1315–1321.
- Valkonen, J., Niskanen, M., Björklund, M. & Mappes, J. (2011) Disruption or aposematism? Significance of dorsal zigzag pattern of European vipers. *Evolutionary Ecology*, 25, 1047–1063.
- Valkonen, J.K., Vakkila, A., Pesari, S., Tuominen, L. & Mappes, J. (2020) Protective coloration of European vipers throughout the predation sequence. *Animal Behaviour*, 164, 99–104.
- Viechtbauer, W. (2010) Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. *Journal of Statistical Software*, 36, 1–48.

- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (2014) Chapter 7 - Thermoregulation, Performance, and Energetics. In *Herpetology (Fourth Edition)* (ed. by Vitt, L.J. & Caldwell, J.P.). Academic Press, San Diego, pp. 203–227.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., *et al.* (2019) Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4, 1686.
- Wüster, W., Allum, C.S.E., Bjargardóttir, I.B., Bailey, K.L., Dawson, K.J., Guenioui, J., *et al.* (2004) Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 2495–2499.
- Yenmiş, M., Bayrakçı, Y. & Ayaz, D. (2022) Skin structure, coloration, and habitat utilization in typical and melanistic morphs of the grass snake (*Natrix natrix*). *The Science of Nature*, 109, 22.
- Zinenko, O., Țurcanu, V. & Strugariu, A. (2010) Distribution and morphological variation of *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 in Western Ukraine, The Republic of Moldova and Romania. *Amphibia-Reptilia*, 31, 51–67.
- Zizka, A., Silvestro, D., Andermann, T., Azevedo, J., Duarte Ritter, C., Edler, D., *et al.* (2019) CoordinateCleaner: Standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 744–751.
- Zuffi, M.A.L. (2008) Colour pattern variation in populations of the European Whip snake, *Hierophis viridiflavus*: does geography explain everything? *Amphibia-Reptilia*, 29, 229–233.