

مدلسازی آشیان بوم‌شناختی افعی‌های کوهستانی تبار *Raddei* در ایران، قفقاز و شرق ترکیه

محسن احمدی^{۱*}، محمودرضا همای^۲، محمد کابلی^۳ و منصوره ملکیان^۴

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۵/۰۴؛ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۰۷/۲۳)

چکیده

افعی‌های کوهستانی جنس موتی‌ویپرا (*Montivipera*) به‌طور کلی، و گونه‌های تبار *Raddei* به‌طور خاص، نمونه‌های ویژه‌ای از بوم‌زادی جدید (Neo-endemism) در فلات ایران، آناتولی و قفقاز هستند. با توجه به چالش‌های پیش روی حفاظت از گونه‌های مذکور، تعیین زیستگاه‌های مطلوب آنها، به منظور اتخاذ رویکردهای حفاظتی مناسب، ضروری است. به این منظور آشیان بوم‌شناختی هر گونه بر اساس چهار الگوریتم مدل تعمیم یافته خطی، مدل تعمیم یافته ارتقایی، جنگل تصادفی و بیشینه بی‌نظمی مدلسازی و در قالب یک مدل اجماعی بررسی شد. همچنین، با استفاده از یک رویکرد تجزیه به مؤلفه‌های اصلی، جدایی آشیان بوم‌شناختی گونه‌ها مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که مدل پراکنش گونه‌ها با (Area Under the Curve, AUC) و (True Skills Statistics, TSS) بالاتر از ۰/۹ عملکرد پیش‌بینی بالایی دارند. گونه‌های تبار *Raddei* الگوهای متفاوتی از اشغال آشیان بوم‌شناختی را نشان داده و بیشترین تمایز در گرادبان متغیرهای تغییرات فصلی درجه حرارت، بارش سالانه و تنوع ناهمواری‌ها دیده شد. دو گونه افعی لطیفی و افعی کوه‌رنگی، با وجود فاصله جغرافیایی زیاد، بیشترین میزان مشابهت و هم‌پوشی آشیان بوم‌شناختی را نشان دادند. با توجه به پراکنش و انعطاف‌پذیری تکاملی محدود افعی‌های کوهستانی در مناطق کوهستانی البرز و زاگرس، طرح‌ریزی اقدامات مدیریتی جهت کاهش عوامل تهدید کننده بقای طولانی مدت این گونه‌ها امری ضروری است.

واژه‌های کلیدی: مدل‌سازی مطلوبیت زیستگاه، نگهداشت آشیان بوم‌شناختی، انعطاف‌پذیری تکاملی، طرح‌ریزی حفاظت

۱. استادیار دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه صنعتی اصفهان، اصفهان، ایران.

۲. استاد دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه صنعتی اصفهان، اصفهان، ایران.

۳. استاد گروه محیط زیست، دانشکده منابع طبیعی، دانشکده‌گان کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، تهران، ایران.

۴. دانشیار دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه صنعتی اصفهان، اصفهان، ایران.

*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mahmadi@iut.ac.ir

مقدمه

نرخ بالای از دست رفتن تنوع زیستی نیاز به درک عمیق‌تر الگوهای فعلی پراکنش گونه‌ها و نحوه شکل‌گیری و تکامل آن را بیش از پیش نمایان می‌سازد. فهم این مهم به ویژه در هنگام برنامه‌ریزی حفاظت از گونه‌ها و مطالعات بوم‌شناختی و تکاملی بسیار مهم است (۲۲ و ۳۲). در بسیاری از مطالعات به حداکثر رساندن تنوع تبارشناختی در حفاظت به عنوان یکی از اهداف اصلی طرح‌ریزی‌های حفاظتی مورد مباحثه قرار گرفته است (۱۰ و ۱۳). به این ترتیب لازم است منابع محدود حفاظتی بر گونه‌هایی که دارای تاریخچه تکاملی ویژه هستند متمرکز گردد. انقراض چنین گونه‌هایی به معنی نابودی بخش قابل توجهی از فهم ما از الگوهای شکل‌گیری حیات و روندهای گونه‌زایی است (۳۳).

یک روش علمی برای پی بردن به اینکه چگونه گوناگونی بوم‌شناختی عامل محرک گونه‌زایی بوده است، استفاده از روش‌های مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی است (۳۲ و ۳۳). بر مبنای این رویکرد، آستانه‌های تحمل فیزیولوژیکی گونه‌ها را وادار می‌سازند به دامنه‌های بهینه‌ای از شرایط محیطی سازگار شوند؛ مفهومی که از آن به ابر حجمی چندبعدی با نام آشیان بوم‌شناختی تعبیر می‌گردد (۲۰). متعاقباً چنین فضایی از آشیان بوم‌شناختی گونه به صورت تصرف (یا همان پراکنش یا توزیع) در محدوده‌های خاص جغرافیایی که دربردارنده شرایط بوم‌شناختی بهینه برای گونه است، تبلور می‌یابد. به این ترتیب، هر گونه دامنه‌های ویژه‌ای از شرایط بوم‌شناختی را اشغال می‌کند که توسط آشیان بوم‌شناختی بنیادین (Fundamental niche) آن گونه تعیین شده و از طریق تصرف فضاهای جغرافیایی، تحت تأثیر روابط متقابلی مانند رقابت و طعمه‌خواری، به صورت آشیان بوم‌شناختی واقعی (Realize niche) در خواهد آمد (۱۴ و ۳۵). با استفاده از مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی علاوه بر ارزیابی پویایی آشیان بوم‌شناختی و بررسی پراکنش فعلی گونه‌ها، شناسایی مهمترین متغیرهایی که در خلال آنها گونه‌ها تکامل یافته‌اند نیز امکان پذیر است (۱۴ و ۱۸). از سوی دیگر،

ترکیب تحلیل‌های تبارشناختی با نتایج حاصل از مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی می‌تواند به درک کامل‌تری از روندهای گونه‌زایی و عوامل مؤثر بر آن در طی زمان منجر گردد (۲۵)، موضوعی که از آن به تکامل آشیان بوم‌شناختی تعبیر می‌گردد. ارزیابی و پیش‌بینی تهاجم زیستی (۹)، بررسی اثرات تغییر اقلیم (۲ و ۲۱ و ۴۳) و نیز الگوهای منتهی به گونه‌زایی و تنوع حیات (۱ و ۳ و ۴) از مهمترین کارکردهای مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی است.

جنبه دیگر تلفیق نتایج تحلیل‌های ژنتیکی با مطالعات مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی، شناخت مؤثرتر تمایز گونه‌ای و نیز امکان شناسایی گونه‌های پنهان (Cryptic species) است. گونه‌های پنهان سطوح آرایه‌شناختی هستند که به لحاظ ریختی شباهت زیادی داشته اما از لحاظ ژنتیک و الگوی انتخاب زیستگاه از هم متمایز هستند (۱۵ و ۲۳). عدم شناسایی درست گونه‌های پنهان (که به نحوی شامل واحدهای مهم تکاملی نیز هستند) منجر به برآورد کمتر از حد میزان تنوع زیستی یک منطقه می‌شود (۳۱). شناسایی درست گونه‌های پنهان به‌عنوان واحدهای مهم تکاملی به‌ویژه به دلیل وجود آرایه‌های تهدید شده در این گروه‌ها، در طرح‌ریزی اقدامات حفاظتی امری ضروری است (۱۰). مقایسه الگوی انتخاب زیستگاه و سازگاری گونه‌ها به گرادیان‌های بوم‌شناختی (با استفاده از مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی) و تلفیق نتایج آن با تمایزات ژنتیکی (به‌دست آمده از تحلیل‌های ژنتیکی) امکان تسهیل مقایسات تمایز گونه‌ای و شناسایی و تحدید (Species delimitation) درست گونه‌های نزدیک و پنهان را فراهم می‌آورد (۱ و ۳۱).

افعی‌های کوهستانی جنس *Montivipera* شامل دو تبار راده‌ای (Raddei) و گزانتینا (*Xanthina*) نمونه‌های مطالعاتی جالبی جهت بررسی تأثیر مؤلفه‌های محیطی (به‌ویژه اقلیم) بر محتوای ژنتیکی در خلال فرآیندهای گونه‌زایی به‌شمار می‌روند، چرا که این گونه‌ها از یک سو دارای وضعیت آرایه‌شناختی مبهم بوده و از سوی دیگر پراکنش جغرافیایی خاص و منحصر به فردی دارند. کل محدوده پراکنش جهانی گونه‌های این جنس

فقط شامل مناطق کوهستانی و نیز نواحی ساحلی فلات آناتولی در ترکیه، سیستم کوهستانی شمال و غرب فلات ایران، و بخش‌های جنوبی قفقاز کوچک در ارمنستان به صورت جمعیت‌های لکه‌ای و منزوی است (۳۶). در این جنس، تبار راده‌ای شامل چهار گونه خوهری شامل افعی راده‌ای (*M. raddei*)، افعی زنجان (*M. albicornuta*)، افعی لطیفی (*M. latifii*) و افعی کوه‌رنگی (*M. kuhrangica*) است که جمعیت‌های لکه‌ای و یزوله آنها در مناطق کوهستانی البرز و زاگرس، جنوب قفقاز و شمال‌شرق ترکیه انتشار یافته‌اند. با وجود انجام پژوهش‌های مرتبط با ریخت‌شناسی و ژنتیک (۳۶ و ۳۷ و ۲۸) کماکان اختلاف نظرهای زیادی میان زیست‌شناسان و آرایه‌شناسان در تعیین جایگاه تبارشناختی این گونه‌ها وجود داشته (۳۷) و از سوی دیگر اطلاعات از محدوده پراکنش آنها محدود و ناکافی بوده و نیز الگوی انتخاب زیستگاه این گونه‌ها کمتر مورد بررسی قرار گرفته است.

با توجه به اهمیت گونه‌های افعی کوهستانی جنس موتی - ویرا به عنوان یکی از مهمترین مظاهر اندمیزم گونه‌ای در اکوسیستم‌های شرق مدیترانه، تمایزات آرایه‌شناختی پیچیده و نیز به دلیل وضعیت حفاظتی تهدید شده، شناسایی زیستگاه‌های مطلوب برای حضور این گونه‌ها امری ضروری است. یکی از مفروضات اساسی در مدلسازی و بررسی پراکنش افعی‌های کوهستانی وجود مشابهت و هم‌پوشی آشیان بوم‌شناختی آنهاست. به این ترتیب پژوهش حاضر جهت بررسی چنین فرضیه‌ای و با هدف (۱) شناسایی و نقشه‌سازی زیستگاه‌های مطلوب و (۲) شناسایی مهمترین عوامل مؤثر بر الگوی پراکنش، (۳) مقایسه و ارزیابی تمایز آشیان بوم‌شناختی چهار گونه افعی کوهستانی تبار راده‌ای در ایران، جنوب قفقاز و شمال‌شرق ترکیه به انجام رسیده است.

مواد و روش‌ها

جمع‌آوری و پیش‌پردازش اطلاعات حضور

در تحقیق حاضر، از کامل‌ترین مجموعه داده پراکنش افعی‌های

کوهستانی در سراسر مناطق کوهستانی ایران، شرق ترکیه و ارمنستان جمع‌آوری شده در طی سال‌های ۱۳۹۰ تا ۱۳۹۵ استفاده شده است. نقاط حضور از منابع مختلفی شامل تحقیقات میدانی مستقیم، اطلاعات محققان دیگر و نیز بررسی منابع علمی موجود شامل تسهیلات جهانی اطلاعات تنوع زیستی و سایت HerpNet جمع‌آوری گردید. در مجموع تعداد ۱۶ نقطه حضور برای افعی لطیفی، ۳۵ نقطه حضور برای افعی راده‌ای، ۳۵ نقطه حضور برای افعی زنجان و ۱۲ نقطه حضور برای افعی کوه‌رنگی بدست آمد. به دلیل قابلیت انتشار بسیار محدود و نیز الگوی پراکنش جغرافیایی خاص، محدوده پراکنش اغلب گونه‌ها بسیار محدود بوده و نقاط حضور گزارش شده از آنها بسیار اندک است. تمام نقاط حضور بر اساس نقشه محدوده پراکنش اتحادیه جهانی حفاظت از طبیعت مورد ارزیابی قرار گرفت و نقاط پرت خارج از محدوده محتمل حضور گونه‌ها حذف شدند. جهت کاهش اثرات منفی خودهمبستگی مکانی پیشنهاد شده است با استفاده از روش فیلتر مکانی از تراکم نقاط حضور در مناطقی که به صورت کپه‌ای پراکنش یافته‌اند کاسته شود (۲۴). در پژوهش حاضر و با استفاده از پکیج آماری sp (۸) در نرم‌افزار R نقاط تکراری در یک بافر پنج کیلومتری پیرامون نقاط حضور (۲) حذف گردید. این محدوده پنج کیلومتری به‌گونه‌ای لحاظ شد که از یک سو از میزان کپه‌ای و تکراری بودن نقاط کاسته شده و از سوی دیگر تعداد نقطه کافی برای انجام تحلیل‌های مدلسازی آشیان بوم-شناختی به دست آید.

متغیرهای مستقل محیطی

متغیرهای محیطی مورد استفاده در مدلسازی در چهار دسته شامل متغیرهای اقلیمی، توپوگرافیک، پوشش سرزمین، و انسانی قرار می‌گیرند. متغیرهای اقلیمی از بانک داده WorldClim (۱۹) و با کوچکترین اندازه سلول (۳۰ ثانیه جغرافیایی، تقریباً معادل ۱ کیلومتر) استخراج شد. این بانک داده شامل ۱۹ متغیر اقلیمی است که شامل مقادیر سالانه، فصلی و ماهانه دو متغیر درجه حرارت و

اقلیمی) درآمده، تمام هشت شیت به یک نقشه موازی‌یک شده و در نهایت به فرمت GeoTiff ذخیره شد. این عملیات برای هر ۱۲ ماه سال به صورت جداگانه انجام گرفت. در نهایت، نقشه EVI منطقه نیز مانند متغیرهای اقلیمی به دو صورت میانگین EVI سالانه (Annual mean EVI) و نیز انحراف معیار سالانه EVI (EVI seasonality) در مدل‌سازی مورد استفاده قرار گرفت. همچنین، به منظور لحاظ کردن اثر حضور انسان در نقشه مطلوبیت افعی‌های کوهستانی از لایه ردپای انسانی (Human footprint) تهیه شده توسط ووتر و همکاران (۳۹) استفاده شد. پیش از انجام مدل‌سازی، همبستگی بین متغیرها، بر اساس شاخص تورم واریانس یا VIF (Variance inflation factor) محاسبه شد. به منظور محاسبه همخطی بین متغیرها ابتدا تعداد ۱۰۰۰۰ نقطه زمینه یا شبه عدم حضور در کل منطقه مطالعاتی به صورت تصادفی تعریف شده و مقادیر متغیرها در آنها استخراج شد. سپس مقادیر VIF برای هر متغیر محاسبه شد. متغیرهای دارای VIF کمتر از ۶ در مدل‌سازی مورد استفاده قرار گرفتند (۲). محاسبه VIF متغیرها در نرم‌افزار R و با استفاده از پکیج usdm (۲۷) انجام گرفت.

مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی

در پژوهش حاضر تحلیل‌های مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی در دو محور و به صورت مدل‌سازی در فضای جغرافیایی (Geographic-space modeling, G-space) و مدل‌سازی در فضای محیطی (Environmental-space modeling, E-space) انجام گرفت. مدل‌سازی در فضای جغرافیایی بر اساس مدل‌های پراکنش گونه‌ای (Species distribution models) با استفاده از نقاط حضور و متغیرهای محیطی تهیه شده انجام گرفت. مدل‌سازی پراکنش بر اساس چهار الگوریتم شامل مدل تعمیم یافته خطی (Generalized Linear Model, GLM)، مدل تعمیم یافته ارتقایی (Generalized Boosting Model, GBM)، مدل بیشینه بی‌نظمی (Maximum Entropy, MaxEnt) و مدل جنگل تصادفی (Random Forest, RF) انجام گرفته و در

بارش است که به طور کلی دارای همبستگی بالایی هستند. در این پژوهش، به منظور کاهش تعداد متغیرها از چهار متغیر اقلیمی میانگین درجه حرارت سالانه (Annual mean temperature)، انحراف معیار سالانه درجه حرارت (Temperature seasonality)، کل بارش سالانه (Annual precipitation) و انحراف معیار سالانه (Precipitation seasonality) بارش استفاده شد. بر اساس لایه رقمی ارتفاع SRTM تهیه شده از بانک داده CGIAR (<http://srtm.csi.cgiar.org>)، میزان انحراف معیار ارتفاع از سطح دریا (Topographic ruggedness) در یک شعاع پنج کیلومتری (۲) در محیط ArcGIS و بر اساس تحلیل همسایگی Focal Statistics محاسبه شد. نقشه مورد نظر بیانگر میزان تنوع ناهمواری‌ها است به نحویکه سلول‌های با ارزش بالاتر دارای نوسانات توپوگرافیک (انحراف معیار) بالاتر بوده و سلول‌های با ارزش پایین‌تر نشان دهنده دشت‌ها و مناطق هموار با نوسان توپوگرافیک کمتر است.

برای وارد کردن متغیر پوشش گیاهی در مدل‌سازی از شاخص پوشش گیاهی بهبود یافته (Enhanced Vegetation Index, EVI) استفاده شد. این شاخص از تصویر MOD13A3 تهیه شده توسط سنسور MODIS ماهواره Terra به دست آمد. شاخص EVI در مقایسه با شاخص نرمال شده تمایز پوشش گیاهی (Normalized Difference Vegetation Index, NDVI) نسبت به تغییرات پوشش گیاهی در مناطقی که دارای زی‌توده بالاتری هستند حساس‌تر بوده و تغییرات را به نحو مطلوب‌تری نشان می‌دهد. در پژوهش حاضر، ابتدا تصویر MOD13A3 برای ۱۲ ماه سال ۲۰۱۵ به صورت جداگانه از پایگاه اطلاعاتی Earthexplorer دانلود شد. منطقه مورد مطالعه تعداد هشت شیت از این تصویر را شامل شده و به این ترتیب تعداد ۹۶ شیت از این تصویر برای سال ۲۰۱۵ از سایت مذکور دانلود شد. برای هر یک از شیت‌ها پس از استخراج باند EVI از تصویر در نرم‌افزار ENVI 5.1، لایه استخراج شده با استفاده از تابع Resample بر اساس روش دو سویه (Bilinear) به اندازه سلول ۳۰ درجه جغرافیایی (بر اساس اندازه سلول متغیرهای

تعداد بسیار کم نقاط حضور افعی کوه‌رنگی، ۱۲ نقطه از دو تایپ لوکالیتی، امکان مدل‌سازی پراکنش این گونه فراهم نشد و تنها جدایی آشیان تک متغیره در قالب نمودارهای تراکم و چند متغیره بر اساس روش تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (Environmental Principal Components Analysis, PCA-env) بررسی شد.

مدل‌سازی در قالب رویکرد E-space بر اساس روش ارزیابی هم‌پوشی آشیان PCA-env ارائه شده توسط بروینمن و همکاران (۹) به انجام رسید. بر اساس روش PCA-env محورهای چند متغیره فضای محیطی از طریق تحلیل تجزیه به مؤلفه‌های اصلی محاسبه شده و تمایزات آشیان بوم‌شناختی در خلال چنین گرادیان‌های چندمتغیره محیطی محاسبه می‌گردد. در این روش در اولین گام تراکم نقاط حضور و متغیرهای محیطی بر اساس یک تابع تراکم کرنل در گرادیان مؤلفه‌های PCA محاسبه شد. در گام دوم مقدار هم‌پوشی آشیان مشاهده شده برای هر یک از زوج گونه‌ها در گرادیان‌های فضای PCA بر اساس شاخص همپوشی D شانر (۴۰) محاسبه شد. مقادیر D شانر دامنه‌ای از صفر تا یک را شامل می‌گردد که به ترتیب نشان دهنده عدم مشابهت کامل و هم‌پوشی کامل آشیان است. در نهایت، دو نوع آزمون تصادفی‌سازی (Randomization) جداگانه شامل «همسانی آشیان بوم‌شناختی» (۱۶) و «مشابهت آشیان بوم‌شناختی زمینه» (۴۱) به منظور بررسی تمایز آشیان بوم‌شناختی به صورت آماری انجام گرفت. در آزمون همسانی آشیان بوم‌شناختی پس از محاسبه میزان هم‌پوشی آشیان دو گونه (هم‌پوشی آشیان مشاهده شده)، نقاط حضور آنها ترکیب شده و به‌طور تصادفی ۱۰۰ بار نقاط حضور به تعداد نقاط حضور هر گونه از مجموعه نقاط استخراج شده، آشیان برای هر دو دسته‌ی تصادفی شبیه‌سازی شده، میزان هم‌پوشی آشیان شبیه‌سازی شده محاسبه و با مقدار هم‌پوشی آشیان مشاهده شده در مرحله اول مقایسه می‌گردد. در آزمون مشابهت آشیان بوم-شناختی زمینه علاوه بر تلفیق نقاط حضور، نقاط زمینه زیستگاهی در محدوده آشیان دو گونه ۱۰۰ بار و به‌صورت

نهایت نتایج آنها در یک مدل اجماعی ترکیب شد. هر یک از روش‌های مدل‌سازی به لحاظ پیش‌فرض‌های آماری خاصی که دارند ممکن است تا حدودی نتایج متفاوتی ارائه نمایند (۱۴). به عنوان مثال، به دلیل فرض ثابت بودن احتمال توزیع جزء خطا در مدل‌های رگرسیونی این مدل‌ها قابلیت بالایی در پیش بینی مناطق خارج از محدوده نقاط حضور گونه داشته و اصطلاحاً قابلیت برون‌یابی (Extrapolate) بالایی دارند (۲۶). از سوی دیگر، مدل‌های ماشین یادگیری به دلیل الگوریتم پیچیده مدل‌سازی، به بهترین نحو قادرند الگوهای حضور و عدم حضور را بر اساس داده‌های ارائه شده به مدل از هم تفکیک نموده و به این ترتیب قابلیت تشخیص قابل توجهی داشته و در میان‌یابی (Interpolate) الگوهای موجود قابلیت بالایی دارند. استفاده از هر دو نوع رویکرد ساده و پیچیده مدل‌سازی در پژوهش حاضر این امکان را فراهم نموده است که با استفاده از تلفیق نتایج آنها میزان عدم قطعیت‌های مختص هر روش را در یک مدل تلفیقی لحاظ نمود (۶ و ۲۶). مدل‌سازی پراکنش با تکیه بر الگوریتم‌های مورد نظر در نرم‌افزار R و با استفاده از پکیج biomod2 (۳۸) انجام گرفت. به این منظور مدل‌سازی با ۱۰ بار تکرار برای هر مدل انجام شده و در هر تکرار ۷۵ درصد نقاط حضور به‌عنوان داده تعلیمی و ۲۵ درصد به‌عنوان داده آزمون در نظر گرفته شد. بررسی عملکرد مدل‌ها نیز بر اساس دو شاخص سطح زیر نمودار (Area Under the Curve, AUC) و آماره قابلیت تصحیح (True Statistical Skill, TSS) به انجام رسید. مدل اجماعی نهایی نیز بر اساس میانگین وزنی چهار مدل و بر اساس هر دو مقدار AUC و TSS مدل‌ها محاسبه شد. همچنین، برای تهیه نقشه باینری مطلوبیت از آستانه حداقل مطلوبیت نقاط حضور هر گونه استفاده شد. برای این منظور مقادیر مطلوبیت در نقاط حضور گونه استخراج شده و کمترین میزان مطلوبیت زیستگاه به عنوان حد آستانه طبقه‌بندی مطلوبیت استفاده شد (۲). علاوه بر مدل‌سازی پراکنش، الگوی پراکنش گونه در خلال متغیرهای محیطی بر اساس محاسبه تراکم نقاط در گرادیان و در قالب نمودار تراکم در نرم‌افزار R ترسیم شد. همچنین، با توجه به

مناطق مطلوب برای پراکنش گونه‌ها را شناسایی کنند. بررسی عملکرد پیش‌بینی مدل‌ها بر اساس میانگین دو شاخص قابلیت تشخیص (شاخص AUC) و درستی طبقه‌بندی (شاخص TSS) نشان داد که همگی مدل‌ها با میانگین AUC و TSS بالاتر از ۰/۹ عملکرد پیش‌بینی بسیار بالایی دارند.

مقایسه زوجی آشیان بوم‌شناختی افعی‌های کوهستانی تبار راده‌ای بر اساس روش PCA-env نشان داد که دو گونه افعی لطیفی و افعی کوه‌رنگی دارای بیشترین میزان هم‌پوشی آشیان هستند (شکل ۳ و جدول ۱). برای زوج گونه‌های لطیفی - راده‌ای، کوه‌رنگی - زنجانی و کوه‌رنگی - راده‌ای هم‌پوشی D شانر صفر محاسبه شد. لازم به ذکر است در جدول ۱ تنها زوج گونه‌هایی که دارای سطوحی از هم‌پوشی آشیان بودند ذکر شده‌اند. نتایج آزمون آماری یکسانی آشیان نشان داد که برای هیچ یک از زوج گونه‌ها به لحاظ آماری دارای آشیان بوم-شناختی یکسانی نیستند. نتایج تحلیل مشابهت آشیان زمینه نشان داد که در زوج گونه‌های لطیفی - کوه‌رنگی، لطیفی - زنجانی و زنجانی - راده‌ای به صورت معنی‌داری ($P\text{-value} > 0/05$) هم‌پوشی مشاهده شده با هم‌پوشی شبیه‌سازی شده از زیستگاه زمینه دو گونه متفاوت است. برای زوج گونه‌های لطیفی - کوه‌رنگی، لطیفی - زنجانی، هم‌پوشی مشاهده شده از هم‌پوشی شبیه‌سازی شده بزرگ‌تر است که نشان‌دهنده وجود نگهداشت آشیان بوم‌شناختی بین آنهاست.

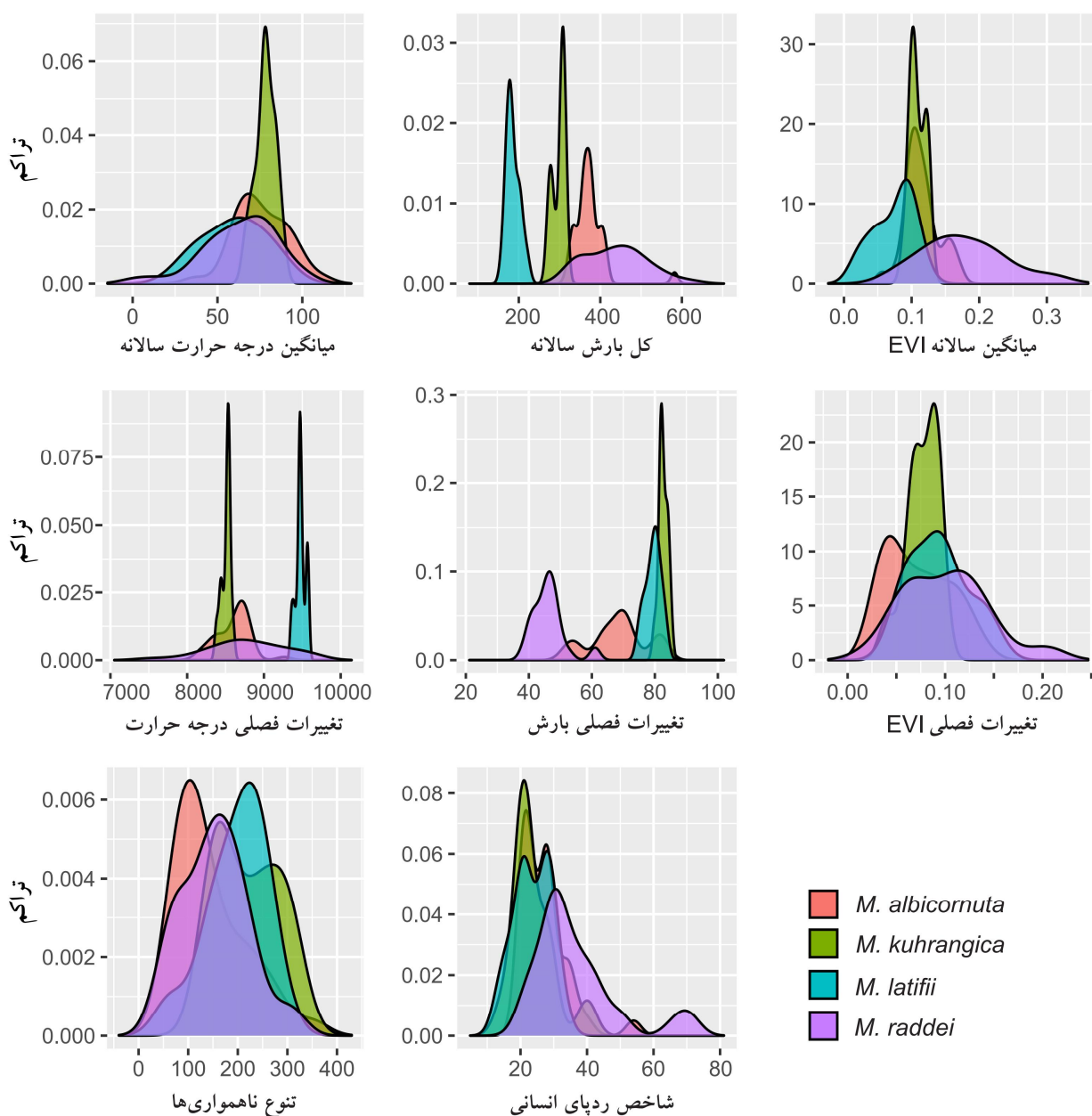
بحث و نتیجه‌گیری

در پژوهش حاضر از مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی در وهله اول جهت بررسی وضعیت پراکنش، شناسایی مهمترین متغیرهای مستقل محیطی مؤثر بر آن و بررسی هم‌پوشی آشیان بوم‌شناختی گونه‌های افعی کوهستانی تبار راده‌ای کوهستانی در فلات ایران، آناتولی و قفقاز استفاده شد. بر اساس نتایج به‌دست آمده مدل‌های پراکنش به خوبی مناطق حضور گونه‌ها را پیش‌بینی کرده و تمامی روش‌های مدل‌سازی دارای قابلیت تشخیص و درستی طبقه‌بندی بسیار بالایی بودند. بالا بودن این عملکرد مدل‌ها ناشی از آشیان بوم‌شناختی کاملاً تخصصی با پهنای

تصادفی انتخاب شده، هم‌پوشی آشیان‌های تصادفی بر اساس نقاط حضور گونه ۱ و نقاط زمینه گونه ۲ و بالعکس محاسبه شده و با مقدار هم‌پوشی آشیان محاسبه شده در مرحله اول مورد مقایسه قرار می‌گیرد. در صورتی که مقدار هم‌پوشی آشیان مشاهده شده از مقادیر آشیان بوم‌شناختی شبیه‌سازی شده بیشتر باشد این امر نشان از شباهت معنی‌دار آشیان بوم‌شناختی دو گونه در مقایسه با حالت تصادفی بوده و حاکی از بروز پدیده نگهداشت آشیان بوم‌شناختی بین دو گونه است. به‌منظور مشخص نمودن محدوده زمینه زیستگاهی هر گونه، محدوده بافری به شعاع ۲۰ کیلومتر (۹) حول نقاط حضور هر گونه تعریف شده و ارزش تمامی متغیرها در این محدوده استخراج شده و در تحلیل‌های تجزیه به مؤلفه‌های اصلی استفاده شدند. در پژوهش حاضر، تحلیل‌های PCA-env با استفاده از پکیج Ecospat (۱۱) در نرم‌افزار R انجام شد.

نتایج

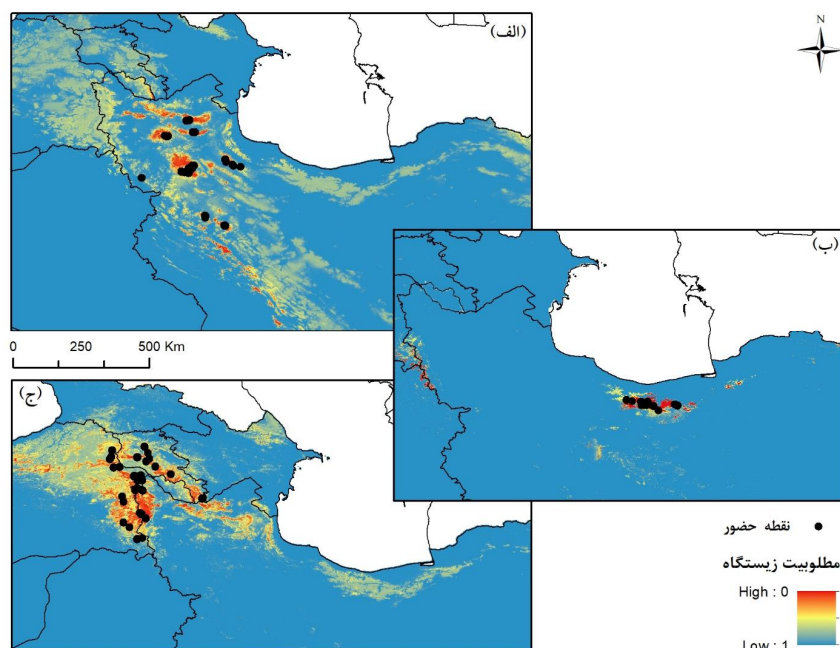
شکل ۱ جدایی آشیان بوم‌شناختی تک متغیر گونه‌ها در گرادیان متغیرهای محیطی را نشان می‌دهد. بر این اساس، افعی‌های کوهستانی گروه راده‌ای الگوهای متنوعی از اشغال آشیان بوم‌شناختی را نشان می‌دهند. بیشترین شباهت در انتخاب دامنه پراکنش در گرادیان متغیرهای میانگین درجه حرارت سالانه، انحراف معیار سالانه شاخص پوشش گیاهی (تغییرات فصلی (EVI) و شاخص ردپای انسانی دیده شد. برای سایر متغیرها به‌ویژه متغیرهای بارش سالانه، تغییرات فصلی درجه حرارت و بارش و تنوع توپوگرافیک الگوی انتخاب زیستگاه متفاوتی ملاحظه شد. نتایج مدل‌سازی پراکنش نشان داد که زیستگاه مطلوب گونه‌ها به‌صورت کاملاً محدودی در منطقه مطالعاتی گسترش یافته است (شکل ۲)، به‌طوری که مساحت مناطق مطلوب برای افعی‌های لطیفی در مجموعه کوهستانی البرز در مجموع ۱۷۰۶ کیلومتر مربع محاسبه شد. بیشترین مساحت مناطق مطلوب نیز برای گونه افعی راده‌ای به میزان ۹۴۲۵ کیلومتر مربع بدست آمد. همان‌طور که در نقشه‌های مطلوبیت مشخص شده است (شکل ۲) همه مدل‌ها به‌خوبی توانسته‌اند



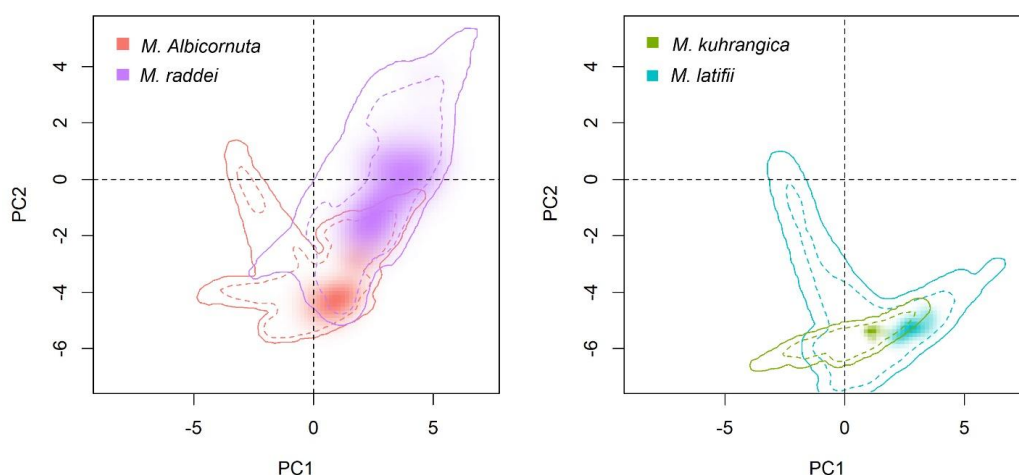
شکل ۱. نمودار تراکم نقاط حضور افعی‌های کوهستانی تبار راده‌ای در گرادیان متغیرهای محیطی به‌عنوان معیاری از جدایی آشیان بوم‌شناختی تک‌متغیره.

تعداد کم نقاط حضور یکی از مهمترین محدودیت‌های فرآیند مدل‌سازی پراکنش گونه‌ها است (۱۴ و ۱۸). در پژوهش حاضر نیز به دلیل ویژگی مخفی‌کار بودن گونه‌های افعی کوهستانی این امر اجتناب‌ناپذیر است و لازم است مناطق موجود و بالقوه برای حضور گونه در آینده مورد بررسی بیشتری قرار گیرد. نکته حائز اهمیت دیگر در مدل‌سازی پراکنش گونه‌ها، لزوم

آشیان بسیار باریک گونه‌ها است که موجب شده است مدل‌ها به‌خوبی بتوانند مناطق حضور را از زیستگاه زمینه در دسترس تشخیص دهند. همان‌طور که فرانکلین (۱۴) و گیسان و همکاران (۱۸) خاطر نشان کرده‌اند، برای گونه‌هایی که آشیان بوم‌شناختی تخصصی دارند انتظار می‌رود قابلیت پیش‌بینی و درستی طبقه‌بندی مدل‌های پیش‌بینی بالاتر رود. با این وجود



شکل ۲. نقشه مطلوبیت زیستگاه افعی زنجانی (الف)، افعی لطیفی (ب) و افعی راده‌ای (ج) بر اساس مدل اجماعی.



شکل ۳. مقایسه زوجی آشیان بوم‌شناختی افعی‌های کوهستانی تبار راده‌ای بر اساس رویکرد PCA-env. مناطق هاشور تراکم نقاط حضور، خطوط منقطع و پررنگ به ترتیب ۵۰٪ و ۱۰۰٪ محدوده زمینه زیستگاهی گونه‌ها را نشان می‌دهد.

مقایسه تأثیر متغیرهای مستقل بر الگوی پراکنش گونه‌های مونتی‌ویپرا نشان داد که متغیرهای اقلیمی مهمترین عامل مؤثر بر پراکنش این گونه‌ها هستند. امری که در مطالعات دیگر نیز به آن اشاره شده و در حقیقت تأثیرپذیری زیاد از اقلیم و نوسانات آن در گذشته و نیز محدودیت‌های ذاتی انتشار این گونه‌ها منجر به شکل‌گیری الگوهای فعلی پراکنش افعی‌های کوهستانی شده

به‌کارگیری مدل‌های مختلف با الگوریتم‌های متفاوت است که در منابع زیادی به اهمیت آن اشاره شده است (۶ و ۳۸). تلفیق نتایج مدل‌های رگرسیونی ساده‌تر (مدل تعمیم یافته خطی) با مدل‌های پیچیده‌تر ماشین یادگیری (مدل تعمیم یافته ارتقایی، جنگل تصادفی و بیشینه بی‌نظمی) در یک مدل اجماعی منجر به کاهش عدم قطعیت مدل‌سازی ناشی از هر یک از مدل‌ها می‌گردد (۲۶).

جدول ۱. مقادیر هم‌پوشی و سطوح معنادار آزمون‌های یکسانی و مشابهت زمینه آشیان بوم‌شناختی افعی‌های کوهستانی. مقادیر ستاره‌دار نشان‌دهنده تفاوت معنادار در سطح ۹۵ درصد است.

هم‌پوشی آشیان (D شانر)	آزمون همسانی	آزمون مشابهت ۱ به ۲	آزمون مشابهت ۲ به ۱
۰/۲۵	۰/۰۹۵	۰/۰۵۲	۰/۰۱۵*
۰/۰۹	۰/۰۹۵	۰/۰۴*	۰/۶۵
۰/۱۰	۰/۰۹۵	۰/۰۳*	۰/۵۵

بر اساس نتایج این مطالعه، آشیان بوم‌شناختی دو گونه افعی لطیفی (در البرز مرکزی) و افعی کوهرنگی (زاگرس میانی) هم‌پوشی زیادی دارد؛ به نحوی که آزمون آماری مشابهت آشیان نیز به صورت معناداری آن را تأیید می‌کند. این امر علی‌رغم فاصله جغرافیایی بسیار زیاد (به‌ویژه برای گونه‌های کم تحرک مونت‌ویپرا) قابل توجه است. مشابهت زیاد در موقعیت نقاط حضور و زمینه زیستگاهی این گونه‌ها بر روی محورهای اقلیمی حاکی از حفاظت شده باقی ماندن (عدم تغییر) آشیان آنها یا همان پدیده نگهداشت آشیان بوم‌شناختی اجدادی است. این موضوع از آن جنبه دارای اهمیت است که احتمالاً این گونه‌ها پس از جدایی از جد مشترک خود در روند انتشار به زیستگاه‌های جدید کماکان دامنه تحمل بهینه خود را حفظ کرده‌اند. نگهداشت آشیان بوم‌شناختی آنها بر این مهم صحه می‌گذارد که روند گونه‌زایی ناهمجای (آلوپاتریک) در آنها به‌وقوع پیوسته است. در حقیقت، یکی از نشانه‌های بروز نگهداشت آشیان بوم‌شناختی گونه‌های خواهری انشقاق آلوپاتریک در جمعیت‌های اولیه آنها است (۴۱ و ۴۲).

بر اساس نتایج پژوهش حاضر، در حالی که گونه‌های افعی کوهستانی دامنه پراکنش محدود و آشیان بوم‌شناختی بسیار تخصصی دارند نگهداشت آشیان بوم‌شناختی برخی از آنها ممکن است در نحوه عکس‌العمل آنها به تغییر شرایط محیطی اثرات منفی داشته باشد. این امر به‌ویژه در گونه‌های خواهری لطیفی - کوهرنگی نمود بیشتری دارد. نتایج بررسی تکامل آشیان بوم‌شناختی افعی کوهستانی نیز نشان می‌دهد که عموماً گونه‌های تبار راده‌ای نرخ‌های تکاملی پایین‌تر و آهسته‌تری در

است (۳۷ و ۴۲). علاوه بر اقلیم، تنوع ناهمواری‌ها در پراکنش گونه‌های تبار راده‌ای اهمیت بالایی دارد. در حقیقت گونه‌های این تبار، شامل افعی لطیفی در پارک ملی لار و البرز مرکزی، افعی کوهرنگی در مناطق کوهستانی زاگرس میانی و جنوبی (کوه‌رنگ، اشتران‌کوه و دنا)، افعی زنجانی در مناطق کوهستانی البرز غربی و زاگرس شمالی (البرز، تکاب، الوند، سهند و سبلان) و افعی راده‌ای در سیستم کوهستانی شمال‌غربی ایران در نواحی مرزی با کشورهای ترکیه و ارمنستان (کوهستان‌های قطور و قفقاز جنوبی) پراکنش یافته‌اند که همگی دارای میانگین ارتفاعی بالاتر و تغییرات ارتفاعی شدیدتر نسبت به سایر افعی‌های کوهستانی تبار گزانتینا در مرکز و شرق ترکیه هستند. نکته حائز اهمیت آن است که بر اساس نتایج تحلیل‌های ژنتیکی (۷ و ۳۷) گونه‌های تبار راده‌ای جوان‌ترین گونه‌های مونت‌ویپرا بوده و مؤخرترین الگوهای جدایی ژنتیکی و گونه‌زایی در این تبار به‌وقوع پیوسته است. با توجه به اثبات شواهدی از بروز نوسانات اقلیمی شدید و یخبندان‌های کواترنری در مناطق کوهستانی ایران (۳۰) و نیز الگوی جزیره‌ای پراکنش افعی‌های تبار راده‌ای در مناطق کوهستانی، به‌نظر می‌رسد ناهمواری‌های سیستم کوهستانی ایران شرق ترکیه و قفقاز جنوبی تأثیر بسیار زیادی بر الگوی پراکنش فعلی آنها گذاشته باشد و از همین رو این متغیر در مدل‌سازی پراکنش آنها به‌عنوان متغیر تأثیرگذاری شناسایی شده است. به‌طور کلی اثر سیستم‌های کوهستانی ایران به‌عنوان پناهگاه‌های یخبندانی در شکل‌گیری الگوهای ژنتیکی تنوع زیستی در سایر مطالعات نیز به اثبات رسیده است (۱۲ و ۳۰).

است که در برنامه‌های سازمان حفاظت محیط زیست کشور حفاظت اغلب با تمرکز بر گونه‌های پستاندار بزرگ جثه صورت گرفته و گونه‌های خاص و اندمیک سایر رده‌های جانوری، مانند خزندگان، کمتر مورد توجه بوده‌اند (۵). لازم است این اقدامات با تمرکز بیشتر بر گونه‌های افعی لطیفی و افعی کوهرنگی صورت پذیرد. معرفی مناطق امن حفاظتی در محدوده پراکنش این گونه‌ها، افزایش تمرکز حفاظتی به این گونه‌ها، ممانعت از جمع‌آوری آنها جهت استحصال زهر و نیز محدود کردن حضور دام در این مناطق راهکارهایی هستند که می‌تواند در بهبود روند کاهش جمعیتی این گونه‌ها مؤثر واقع شود.

سپاسگزاری

بدین وسیله از زحمات محیط‌بانان مناطق حفاظت شده در محدوده البرز مرکزی و زاگرس میانی برای همکاری در جمع‌آوری اطلاعات میدانی سپاسگزاری می‌گردد. نویسندگان همچنین بر خود لازم می‌دانند از همراهی دکتر روزبه بهروز، دکتر جلیل ایمانی هرسینی، دکتر رسول خسروی، دکتر کامران الماسیه، دکتر علیرضا محمدی و مهندس مسعود نظری‌زاده دهکردی در نمونه‌برداری میدانی سپاسگزاری نمایند.

مقایسه با سایر تبارها داشته‌اند (۳). همانطور که از نقشه‌های مطلوبیت بدست آمده نیز مشخص است گستره مناطق مطلوب این گونه‌ها بسیار محدود است. به عنوان مثال، در حال حاضر پارک ملی لار تنها زیستگاه معرف گونه افعی لطیفی است و حضور این گونه در سایر محدودهای پراکنش تاریخی آن در کوهستان البرز بسیار محدود شده است. این امر به‌نحو نگران کننده‌تری برای افعی کوهرنگی مشهود است به طوری که جمعیت‌های پراکنده از این گونه تنها در سه کوهستان مجزای کوهرنگ در استان چهارمحال و بختیاری، اشترانکوه در لرستان و دنای شرقی در کهگیلویه و بویراحمد مشاهده شده است. بنابراین، در صورت بروز تغییرات شدید محیطی، به‌عنوان مثال تغییر اقلیم و گرمایش جهانی، به دلیل نگهداشت آشیان بوم‌شناختی در این گونه‌ها و متعاقباً برازش کمتر آنها در تغییر محدوده‌های تاب‌آوری محیطی (۲۵ و ۳۴) این گونه‌ها به احتمال فراوان محکوم به انقراض خواهند بود. با توجه به روند کاهش جمعیت، دامنه پراکنش محدود، تنوع ژنتیکی کم و انعطاف‌پذیری تکاملی محدود افعی‌های کوهستانی تبار راده‌ای (۳ و ۳۷)، اتخاذ اقدامات مدیریتی و حفاظتی برای حفظ این گونه‌ها از ورطه انقراض امری ضروری است. قابل اشاره است که اغلب گونه‌های موتی‌ویپرا در فهرست سرخ IUCN به عنوان گونه‌های تهدید شده طبقه‌بندی شده‌اند. این در حالی

منابع مورد استفاده

- Ahmadi, M., M. Naderi, M. Kaboli, M. Nazarizadeh, M. Karami and S. M. Beitollahi. 2018. Evolutionary applications of phylogenetically-informed ecological niche modelling (ENM) to explore cryptic diversification over cryptic refugia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 127, 712-722.
- Ahmadi, M., M.R. Hemami, M. Kaboli, M. Malekian and N. E. Zimmermann. 2019. Extinction risks of a Mediterranean neo-endemism complex of mountain vipers triggered by climate change. *Scientific Reports* 9, 1-12.
- Ahmadi, M., M.-R. Hemami, M. Kaboli, M. Nazarizadeh, M. Malekian, R. Behrooz, P. Geniez, J. Alroy and N.E. Zimmermann. 2021. The legacy of Eastern Mediterranean mountain uplifts: rapid disparity of phylogenetic niche conservatism and divergence in mountain vipers. *BMC Ecology and Evolution* 21, 1-13.
- Ahmadzadeh, F., M. Flecks, M. A. Carretero, W. Böhme, F. Ihlow, P. Kapli, A. Miraldo and D. Rödder. 2016. Separate histories in both sides of the Mediterranean: phylogeny and niche evolution of ocellated lizards. *Journal of Biogeography* 43(6), 1242-1253.
- Almasieh, K., S. M. Mirghazanfari and S. Mahmoodi. 2019. Biodiversity hotspots for modeled habitat patches and corridors of species richness and threatened species of reptiles in central Iran. *European Journal of Wildlife Research*, 65, 92.
- Araújo, M. B. and M. New. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* 22(1), 42-47.

7. Behrooz, R., M. Kaboli, V. Arnal, M. Nazarizadeh, A. Asadi, A. Salmanian, M. Ahmadi and C. Montgelard. 2018. Conservation below the species level: suitable evolutionarily significant units among mountain vipers (the *Montivipera raddei* complex) in Iran. *Journal of Heredity* 109(4), 416-425.
8. Bivand, R., T. Keitt, B. Rowlingson and E. Pebesma. 2014. rgdal: Bindings for the geospatial data abstraction library. R package version 0.8-16.
9. Broennimann, O., M. C. Fitzpatrick, P. B. Pearman, B. Petitpierre, L., Pellissier, N. G. Yoccoz, W. Thuiller, M. J. Fortin, C. Randin, and N. E. Zimmermann, C. H. Graham and A. Guisan. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21(4), 481-497.
10. Collen, B., S. T. Turvey, C. Waterman, H. M. Meredith, T. S. Kuhn, J. E. Baillie and N. J. Isaac. 2011. Investing in evolutionary history: implementing a phylogenetic approach for mammal conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 366(1578), 2611-2622.
11. Di Cola, V., O. Broennimann, B. Petitpierre, F. T. Breiner, M. d'Amen, C. Randin, R. Engler, J. Pottier, D. Pio, A. Dubuis and L. Pellissier. 2017. ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, 40(6), 774-787.
12. Djamali, M., S. Brewer, S. W. Breckle and S. T. Jackson. 2012. Climatic determinism in phytogeographic regionalization: a test from the Irano-Turanian region, SW and Central Asia. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207(4), 237-249.
13. Faith, D. P. 2002. Quantifying biodiversity: a phylogenetic perspective. *Conservation Biology* 16(1), 248-252.
14. Franklin, J. 2010. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press.
15. Fujita, M. K., A. D. Leaché, F. T. Burbrink, J. A. McGuire and C. Moritz. 2012. Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution* 27(9), 480-488.
16. Graham, C. H., S. R. Ron, J. C. Santos, C. J. Schneider and C. Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58(8), 1781-1793.
17. Guisan, A., T. C. Edwards Jr. and T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157(2-3), 89-100.
18. Guisan, A., W. Thuiller and N. E. Zimmermann. 2017. Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R. Cambridge University Press, p 462.
19. Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15), 1965-1978.
20. Holt, R. D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(Supplement 2), 19659-19665.
21. Ihlow, F., J. Dambach, J. O. Engler, M. Flecks, T. Hartmann, S. Nekum, H. Rajaei and D. Rödder. 2012. On the brink of extinction? How climate change may affect global chelonian species richness and distribution. *Global Change Biology* 18(5), 1520-1530.
22. Jetz, W., J. M. McPherson and R. P. Guralnick. 2012. Integrating biodiversity distribution knowledge: toward a global map of life. *Trends in Ecology & Evolution* 27(3), 151-159.
23. Jones, G. 1997. Acoustic signals and speciation: the roles of natural and sexual selection in the evolution of cryptic species. *Advances in the Study of Behaviour* 26, 317-354.
24. Kramer-Schadt, S., J. Niedballa, J. D. Pilgrim, B. Schröder, J. Lindenborn, V. Reinfelder, M. Stillfried, I. Heckmann, A. K. Scharf, D. M. Augeri, S. M. Cheyne, A. J. Hearn, J. Ross, D. W. Macdonald, J. Mathai, J. Eaton, A. J. Marshall, G. Semiadi, R. Rustam, H. Bernard, R. Alfred, H. Samejima, J. W. Duckworth, C. Breitenmoser-Wuersten, J. L. Belant, H. Hofer and A. Wilting. 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions* 19(11), 1366-1379.
25. Lavergne, S., M. E. Evans, I. J. Burfield, F. Jiguet and W. Thuiller. 2013. Are species' responses to global change predicted by past niche evolution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368(1610), 2012009.
26. Merow, C., M. J. Smith, T. C. Edwards, A. Guisan, S. M. McMahon, S. Normand, W. Thuiller, R. O. Wüest, N. E. Zimmermann and J. Elith. 2014. What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography* 37(12), 1267-1281.
27. Naimi, B. 2015. usdm: Uncertainty analysis for species distribution models. R package version, 1.1-15.
28. Rajabizadeh, M., G. Nilson and H. G. Kami. 2011. A new species of mountain viper (Ophidia: Viperidae) from the Central Zagros Mountains, Iran. *Russian Journal of Herpetology* 18(3), 235-240.
29. Rajabizadeh, M., D. Adriaens, M. Kaboli, J. Sarafraz and M. Ahmadi. 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.
30. Rajaei, H., D. Rödder, A. M. Weigand, J. Dambach, M. J. Raupach and J. W. Wägele. 2013. Quaternary refugia in southwestern Iran: insights from two sympatric moth species (Insecta, Lepidoptera). *Organisms Diversity &*

- Evolution* 13(3), 409-423.
31. Santos, H., J. Juste, C. Ibáñez, J. M. Palmeirim, R. Godinho, F. Amorim, P. Alves, H. Costa, O. Paz and G. Pérez-Suarez. 2014. Influences of ecology and biogeography on shaping the distributions of cryptic species: three bat tales in Iberia. *Biological Journal of the Linnean Society* 112(1), 150-162.
 32. Schluter, D. 2009. Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* 323(5915), 737-741.
 33. Schluter, D. and G. L. Conte. 2009. Genetics and ecological speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(Supplement 1), 9955-9962.
 34. Sexton, J. P., J. Montiel, J. E. Shay, M. R. Stephens and R. A. Slatyer. 2017. Evolution of ecological niche breadth. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48, 183-206.
 35. Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10(12), 1115-1123.
 36. Stümpel, N. and U. Joger. 2009. Recent advances in phylogeny and taxonomy of Near and Middle Eastern vipers—an update. *ZooKeys* 31, 179.
 37. Stümpel, N., M. Rajabizadeh, A. Avcı, W. Wüster and U. Joger. 2016. Phylogeny and diversification of mountain vipers (*Montivipera*, Nilson et al., 2001) triggered by multiple Plio-Pleistocene refugia and high-mountain topography in the Near and Middle East. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101, 336-351.
 38. Thuiller, W., B. Lafourcade, R. Engler and M. B. Araújo. 2009. BIOMOD—a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32(3), 369-373.
 39. Venter, O., E. Sanderson, A. Magrath, J. Allan, J. Beher, K. Jones and B. Fekete. 2018. Last of the wild project, version 3 (LWP-3): 2009 human footprint, 2018 release. Palisades, NY: NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC), 10, H46T40JQ44.
 40. Warren, D. L., R. E. Glor and M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62(11), 2868-2883.
 41. Wiens, J. J. and C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 519-539.
 42. Wiens, J. J., D. D. Ackerly, A. P. Allen, B. L. Anacker, L. B. Buckley, H. V. Cornell, E. I. Damschen, J. T. Davies, J. A. Grytnes and S. P. Harrison. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13(10), 1310-1324.
 43. Yousefi, M., M. Ahmadi, E. Nourani, R. Behrooz, M. Rajabizadeh, P. Geniez and M. Kaboli. 2015. Upward altitudinal shifts in habitat suitability of mountain vipers since the last glacial maximum. *PLoS ONE* 10(9), e0138087.

Ecological Niche Modeling of Mountain Vipers from the Raddei Clade in Iran, Caucasus and Eastern Turkey

M. Ahmadi^{1*}, M. R. Hemami², M. Kaboli³ and M. Malekian⁴

(Received: July 26-2022; Accepted: October 15-2022)

Abstract

Mountain vipers of the genus *Montivipera*, generally, and the species of the Raddei clade, specifically, are interesting examples of species neo-endemism in Iran, Anatolia, and the Caucasus. Given the critical conservation status of these species, it is necessary to identify their suitable habitats for prioritizing conservation measures. We modeled ecological niche of each species based on four species distribution models, including generalized linear models, generalized boosting models, random forest, and maximum entropy and combined them in an ensemble model. Also, using a new principal component analysis (PCA-env), the ecological niche divergence of the species was investigated. Results indicated that all models with AUC and TSS > 0.9 had excellent predictive performance. The species of the Raddei clade showed different patterns of ecological niche occupation and the greatest differentiation was seen in the gradient of temperature seasonality, annual precipitation, and topographical ruggedness. *M. latifii* and *M. kuhrangica*, despite the great geographical distance, revealed the highest degree of niche overlap and niche similarity. Due to the restricted distribution and limited evolutionary adaptability of mountain vipers in the mountainous regions of Alborz and Zagros, it is imperative to plan conservation measures to reduce the factors that threaten the long-term survival of these species.

Keywords: Habitat suitability modeling, Niche conservatism, Evolutionary flexibility, Conservation planning

-
1. Assistant Professor, Department of Natural Resources, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran.
 2. Professor, Department of Natural Resources, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran.
 3. Professor, Department of Environmental Sciences, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran.
 4. Associate Professor, Department of Natural Resources, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran.
- *: Corresponding Author, Email: mahmadi@iut.ac.ir