

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Triin Lepik

OVIPAARSETE SOOMUSELISTE (*SQUAMATA*)
ELUPAIGAVALIK LEVILA PÕHJAPIIRIL

Bakalaurusetöö

12 EAP

Juhendaja: Riinu Rannap

Tartu 2020

Ovipaarsete soomuseliste (*Squamata*) elupaigavalik levila põhjapiiril

Soomuselistel esineb kahte tüüpi sigimisstrateegiat: vivipaaria ja ovipaaria. Vivipaaria on sigimisvorm, kus munad hoitakse kehas kuni koorumiseni. Ovipaaria on sigimisvorm, kus munade areng toimub väliskeskkonnas. Kuna vivipaaria on külmadel aladel edukam sigimisstrateegia kui ovipaaria, on ovipaarsetel soomuselistel välja kujunenud mitmed strateegiad, kuidas madalatel temperatuuridel hakkama saada. Euroopas on ovipaarseid soomuselisi 108 liiki, kellest põhjapoolseima levilaga on vaid kaks liiki: harilik nastik (*Natrix natrix*) ja kivisisalik (*Lacerta agilis*). Harilik nastik kasutab põhjapoolsetel aladel munemiseks kohti, kus toimub orgaanilise aine lagunemine ja vabaneb soojus. Kivisisaliku elupaikadeks on päikesele avatud liivase pinnasega alad, mis püsivad kaua soojana ning kus seetõttu saab toimuda viljastatud munade areng. Ovipaarsetel soomuselistel on mitmeid limiteerivaid tegureid, nagu temperatuur, taimestik, pinnas, toidu kättesaadavus ning kliima. Seetõttu pole ovipaarsed soomuselised põhjapoolsetel aladel nii laia levikuga kui vivipaarsed soomuselised.

Märksõnad: vivipaaria, ovipaaria, elupaigavalik, soomuselised, harilik nastik, kivisisalik.

Habitat selection in oviparous squamates (*Squamata*) on the edge of their northern range

Squamates possess two types of reproduction strategies: viviparity and oviparity. Viviparity is a reproductive mode where eggs are retained in body cavity until they hatch. Oviparity is a reproductive mode where eggs develop and hatch in the external environment. Since viviparity is more successful reproductive mode in colder areas than oviparity, oviparous squamates have developed plenty of strategies to conquer low temperatures. In total there are 108 species of oviparous squamates across Europe, but only two of them inhabit northern areas: the sand lizard (*Lacerta agilis*) and the common grass snake (*Natrix natrix*). The common grass snake uses piles of organic matter as nesting sites where heat is generated by decomposition. The sand lizard inhabits open sandy areas where sand retains heat, which is necessary for embryonic development. The limiting factors for oviparous squamates are temperature, vegetation, soil, food availability and climate. Thus, at high latitudes oviparous squamates are not as widely distributed as viviparous squamates.

Keywords: viviparity, oviparity, habitat selection, squamates, the common grass snake, the sand lizard.

Sisukord

Sissejuhatus	6
Materjal ja meetodid.....	7
1. Euroopa roomajad.....	8
1.1. Soomuselised	8
1.2. Soomuseliste sigimissstrateegiad	9
1.3. Põhjapoolse levikuga soomuseliste liigid	11
2. Levikut limiteerivad tegurid	12
2.1. Temperatuuri mõju	12
2.2. Taimestiku ja pinnase mõju	15
2.3. Ilmastiku ja toidu kättesaadavuse mõju	16
3. Elupaigavalik levila põhjapiiril	18
3.1 Elupaiga valikut mõjutavad tegurid	18
3.2. Elupaiga suurus ja talvitumispaiik	19
3.3. Munemiskoha valik.....	20
3.4. Ohutegurid	21
Järeldused	23
Kokkuvõte	25
Summary.....	27
Tänuavaldused	29
Kasutatud kirjandus	30
Lisa 1. Ülevaattetabel Euroopa soomuselistest	36
Lisa 2. Hariliku nastiku levila.....	42
Lisa 3. Kivisisaliku levila	42
Lisa 4. Arusisaliku levila	43
Lisa 5. Hariliku rästiku levila	43
Lisa 6. Vaskussi levila	44
Lisa 7. Silenastiku levila.....	44

Sissejuhatus

Herpetoloogia on zooloogia haru, mis uurib roomajaid ja kahepaikseid. Võrreldes imetajate ja lindudega on Euroopas roomajaid suhteliselt vähe uuritud, seda eriti põhjapoolsetel aladel ja levila põhjapiiril. Seetõttu on ka vähe andmeid roomajate eluviisi, elupaigakasutuse ning kohastumuste kohta suureneva inimasustusega muutuvates keskkonnatingimustes. Roomajate vähese uurituse põhjuseks pole mitte üksnes nende raske tabatavus, vaid ka nende ohtlikkus ja nende suhtes üldlevinud eelarvamused. Nii on Euroopas siiani üheks madusid ja jalutuid sisalikke ohustavaks teguriks nende tapmine hirmu ajal (Cox & Temple 2009), mistõttu mõjutab inimeste vähene teadlikkus roomajate populatsioone negatiivselt.

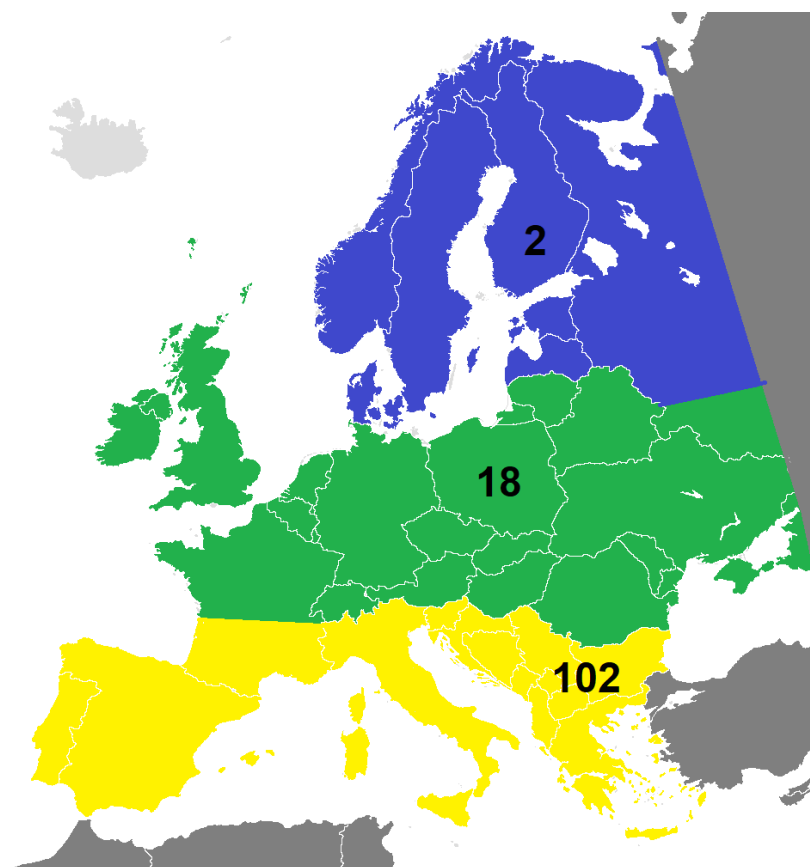
Andmed soomuseliste (*Squamata*) leviku ja elupaigakasutuse kohta Euroopas on üsna lünklikud ja riigiti erinevad (Cox & Temple 2009). Enim on uuritud sisalikulisi (*Sauria*), vähem maolisi (*Serpentes*) ning kõige vähem taandurilisi (*Amphisbaenia*). Kuigi roomajate sigimisstrateegiad (ovipaarsus ja vivipaarsus) on üsna põhjalikult uuritud, pole siiski kokkuleppele jõutud, kuidas neid mõisteid täpselt defineerida või kuidas käsitleda sigimisstrateegiat *ovoviviparia*. Ovipaaria on sigimismvorm, kus viljastatud või viljastamata munad arenevad väliskeskkonnas. Vivipaaria on sigimismvorm, kus viljastatud munad arenevad emaslooma sees kuni koorumiseni, misjärel vastkoorunud pojad väljutatakse.

Minu lõputöö eesmärkideks on välja selgitada: (i) kuidas jagunevad Euroopa soomuselised sigimisstrateegiate alusel ja kas selles osas esineb geograafilist varieeruvust, kuna eeldada võiks, et ovipaaria on laiemalt levinud lõunapoolsetel aladel ning vivipaaria põhja pool; (ii) kas laia levikuga liigid on võimelised sigimisstrateegiat levila piires muutma; (iii) millised tegurid limiteerivad ovipaarsete liikide levikut ning (iv) millised tingimused määravad ovipaarsete liikide elupaigavaliku levila põhjaosas ja mis on nende liikide peamisteks ohuteguriteks.

Materjal ja meetodid

Antud töö käsitleb Euroopa roomajate soomuseliste (*Squamata*) seltsi. Euroopana käsitletav geograafiline piirkond hõlmab Euroopat lääne pool mõttelist joont, mis kulgeb ida pool Moskvast ning ühendab Valget ja Aasovi merd, jättes välja Türgi ja Küprose (vt Joonis 1). Geograafilise piirkonna käsitlemisel ja levikukaartide koostamisel on algallikana kasutatud Arnold (2004) „Euroopa kahepaiksed ja roomajad“.

Euroopa soomuseliste taksonoomia, sigimistüüpide ning levila kohta on koostatud ülevaattetabel, milleks kasutati kahte andmebaasi: The Reptile Database ja IUCN Red List of Threatened Species ametlikke lehekülgi. Liikide levila paremaks visualiseerimiseks kasutati iNaturalist.org ning kirjandust otsiti põhiliselt andmebaasidest Google Scholar, Web of Science, NCBI ja ResearchGate.



Joonis 1. Euroopa geograafiline piirkond soomuseliste leviku määratlemisel (Wikimedia commons). Eri värvidega on tähistatud piirkonnad, mille maksimaalne ovipaarsete soomuseliste liikide arv on toodud numbriga.

1. Euroopa roomajad

Roomajate (*Reptilia*) klassi kuuluvaid loomi iseloomustab kuiv ja soomuseline nahk. Roomajad on kõigusoojased loomad, kes talletavad soojust väliskeskkonnast, mistõttu on nende energiakulu püsisoojaste loomadega võrreldes mitmeid kordi väiksem. Madalamatel temperatuuridel muutuvad roomajad loiuks ning nad suudavad pikemaid perioode üle elada väga napi toiduga. Külmematel perioodidel roomajad talvituvad, kusjuures kõrgematel laiuskraadidel võib talvitumine kesta 2/3 aastast (Aleksiuk 1976, Arnold 2004).

Euroopa roomajad jagunevad kilpkonnaliste (*Testudines*) ja soomuseliste (*Squamata*) seltsi. Viimane jaotub omakorda sisalikuliste (*Sauria*), maoliste (*Serpentes*) ja taanduriliste (*Amphisbaenia*) alamseleks. Kokku kuulub Euroopa roomajate hulka u 145 liiki (Sillero *et al.* 2014). Täpset liikide arvu ei ole teada, kuna mitmed allikad käsitlevad alamliike erinevalt või arvestavad ka võõrliikidega.

1.1. Soomuselised

Soomuselised on laialt levinud, esinedes väga eritüübilistes elupaikades. Kuigi neil on võime osaliselt oma termoregulatsiooni kontrollida, on nad siiski päikeseenergiast sõltuvad (Rage 2013). Teadaolevalt on maailmas u 10 000 soomuselise liiki, kellest koos võõrliikidega esineb Euroopas 127 (Internet 1, Lisa 1). Ka kõik Eestis elavad roomajaliigid kuuluvad soomuseliste seltsi. Soomuseliste selts jaguneb kolmeks alamseleks ja 14 sugukonnaks.

Sisalikuliste alamseksi kuuluvatel soomuselistel on pikk saba, liikuvad silmalaud ning koljuluude vahel liited, mis võimaldavad üla- ja alalõua liikumist (Arnold 2004). Sisalikulistel on olemas ka väliskõrv (Wever 2017). Euroopas kuulub sellesse alamseksi 85 liiki, kusjuures kõige liigirikkam on sisaliklaste (*Lacertidae*) sugukond 64 liigiga (Lisa 1). Sellesse sugukonda kuulub ka kõige liigirikkam müürisisalike perekond (*Podarcis*) 28 liigiga. Samas, sugukonda agaamlased (*Agamidae*) kuulub vaid 1 liik (Lisa 1).

Maoliste alamseksi kuuluvad enamasti jalutud, suurenenud kõhusoomuste, liikumatute silmalaugude ja ilma väliskõrvata roomajad (Arnold 2004, Wever 2017). Erinevalt

sisalikulistest, kelle hulgas leidub ka taimtoidulisi liike, on kõik maolised röövtoidulised. Saagi püüdmiseks on neil välja kujunenud mitmed võtted, nt silenastikud (*Coronella*) ja roninastikud (*Elaphe*) kägistavad oma ohvri ning rästikud (*Vipera*) surmavad saagi mürgiga (Arnold 2004). Euroopas kuulub maoliste alamseltsi 40 liiki. Kõige liigirikkam on nastiklaste (*Colubridae*) sugukond 28 liigiga, samas kui boalaste (*Boidae*) sugukonda kuulub vaid 1 liik (Lisa 1).

Taandurilisi iseloomustab pikk keha ning taandarenenud jäsemed. Paljudel liikidel on roosakas ja rõngastena paiknevate soomustega keha, mistõttu võivad nad meenutada vihmausse (Arnold 2004). Oma anatoomialt on taandurilised lähedasemad madudele kui sisalikulistele (Gans 1978). Enamus liikidel on üks kopsudest kas taandarenenud, väike või puudub üldse (Arnold 2004). Taandurilised elavad pinnases, neil on tugevnenud kolju, mis aitab kaasa maa-aluste käikude uuristamiseks (Arnold 2004, Wever 2017). Maasisese eluviisi tõttu on neil silmad taandarenenud ja väliskõrv puudub (Wever 2017). Euroopas leidub neid vaid 2 liiki (Lisa 1).

1.2. Soomuseliste sigimisstrateegiad

Soomuseliste hulgas esineb nii vivipaariat kui ka ovipaariat. Vivipaaria on sigimisvorm, kus viljastatud munad arenevad emaslooma kehas kuni poegade koorumiseni, misjärel pojad väljutatakse (Blackburn 1999). Vivipaariaks loetakse tavaliselt ka seda, kui pojad on sündides kaetud õhukese kestaga, millest nad pärast sündimist koheselt välja tulevad (Blackburn 1994). Ovipaariaks nimetatakse sigimisvormi, kus emasloom muneb kas viljastatud või viljastatumata munad väliskeskkonda. Kasutusel on olnud ka termin *ovovivipaaria*. Ajalooliselt on *ovovivipaaria* kasutatud väga erinevate sigimisvormide kirjeldamiseks, mistõttu ei ole sellel mõistel kindlat definitsiooni. Blackburn (1994) on ühe näitena toonud roomajate sigimisstrateegiat, kus pärast munade viljastamist algab nende areng emaslooma kehas, misjärel munetakse osaliselt arenenud munad väliskeskkonda, kus nende areng hiljem lõppeb. Tänapäeval kasutatakse ka sellise sigimisstrateegia puhul pigem terminit vivipaaria ning harvem terminit ovipaaria. *Ovovivipaaria* võeti kasutusele ilmselt seetõttu, et varasemalt määrati sigimisstrateegiat pelgalt vaatluste kaudu (Tinkle & Gibbons 1977). Kuna ovipaarsuse ja vivipaarsuse vahepealset sigimisstrateegiat

tegelikkuses olemas ei ole, siis ei soovitata herpetoloogias ka terminit *ovoviviparia* enam kasutada (Blackburn 1994).

Vivipaarsust esineb kuni 15% kõigist roomajate liikidest üle maailma (Tiatragul *et al.* 2019). Euroopa soomuseliste hulgas on vivipaarseid liike 19 (15%) (Lisa 1). Vivipaarsus esineb roomajatel ka põhjapoolsetel aladel, kus vegetatsiooniperiood on suhteliselt lühike (Tinkle & Gibbons 1977). See strateegia aitab lühikese vegetatsiooniperioodi puhul kaitsta poegi nii külma kui ka kiskjate eest, tagades suurema ellujäämuse. Küll aga pole pika vegetatsiooniperioodiga aladel (eeskätt troopikas) vivipaarsus eriti laialt levinud sigimisstrateegia. Ovipaarsed roomajad suudavad pikema vegetatsiooniperioodi jooksul kiiremini paljuneda kui vivipaarsed liigid, kuna poegade pikaajaline kandmine nõuab emasloomalt rohkem energiat (Tinkle & Gibbons 1977).

Euroopa soomuseliste hulgas on ovipaarseid liike 108 (Lisa 1). Enamus ovipaarseid roomajaid pärast munemist munade eest ei hoolitse ning munad arenevad iseseisvalt (Tiatragul *et al.* 2019), samal ajal kui vivipaarsete roomajate puhul ema surm toob kaasa ka poegade surma (Tinkle & Gibbons 1977). Küll aga valivad ovipaarsed roomajad välja konkreetsed kohad, kuhu muneda. Näiteks harilik nastik (*Natrix natrix*) kasutab selleks kompostihunnikuid, kuna orgaanilise aine lagunemisel eraldub soojust (Löwenborg *et al.* 2010).

Kuigi Euroopa soomuseliste põhjal (Lisa 1) ei saa väita, et vivipaarseid liike esineb rohkem põhjapoolsetel kui lõunapoolsetel aladel, on ülemaailmselt siiski täheldatud, et vivipaarsus on levinud pigem kõrgematel laiuskraadidel kui madalamatel (Tinkle & Gibbons 1977). Euroopas esineb kõige rohkem vivipaarseid liike Lõuna-Euroopas. Põhja-Euroopas moodustavad vivipaarsed liigid aga suurema osa kõigist soomuselistest (Lisa 1). Kõige põhjapoolsema levikuga liik, kelle levila ulatub isegi arktilise Euroopani, on vivipaarne arusisalik (*Zootoca vivipara*) (Lisa 1). Arusisalik on Euroopas ainulaadne veel selle poolest, et tal on täheldatud kahte sigimisvormi, nii ovipaarsust kui vivipaarsust. Vastupidiselt hüpoteesile, et vivipaarsus esineb pigem külmematel aladel ja mäestikes (Tinkle & Gibbons 1977), on arusisaliku ovipaarne vorm leitud hoopis Pürenee poolsaare ja Sloveenia mägedest (Heulin *et al.* 2000). Ühel liigil esinevat kahte sigimisstrateegiat on kokku leitud 11 liigil maailmas (Voituron *et al.* 2004). Evolutsiooniliselt on teada mitmeid juhtumeid, kus ovipaarsed liigid on arenenud vivipaarseteks (Blackburn 1982). Samas puudub konsensus selle kohta, kas viviparia arenes soomuselistel madalamate

temperatuuride kaasmõjul või mitte. Blackburn (1999) on tõestanud, et soomuseliste puhul on vivipaaria arenenud adaptatsioonina madalamatel temperatuuridel ning mägedes, kuid pole selgitanud vivipaaria esinemist troopikas, kus see nii edukas sigimisstrateegia pole. Tinkle & Gibbons (1977) on aga väitnud, et külmas kliimas saavad vivipaarsed roomajad paremini hakkama ning seetõttu pole ovipaarsed soomuselised külmadele aladele levinud. Osa autoreid, näiteks Benabib *et al.* (1997) on liigi *Sceloporus scalaris* puhul väitnud, et võib esineda ka vivipaaria muutumist ovipaariaks, kuid on selle väitega langenud terava kriitika alla, kuna piisav tõendusmaterjal puudub (Surget-Groba *et al.* 2001).

1.3. Põhjapoolse levikuga soomuseliste liigid

Euroopas on kõige põhjapoolseima levikuga 6 soomuselise liiki: kivisisalik (*Lacerta agilis*), harilik nastik, arusisalik, harilik rästik (*Vipera berus*), vaskuss (*Anguis fragilis*) ja harilik silenastik (*Coronella austriaca*). Neist kivisisalik ja harilik nastik on ovipaarsed, ülejäänud liigid aga vivipaarsed (Lisa 1).

Hariliku nastiku põhjapoolne levila ulatub Venemaa põhjaosa, Kesk-Soome ning Lõuna-Skandinaaviani (Lisa 2). Sellest mõnevõrra väiksema levilaga on kivisisalik, ulatudes Venemaa põhjaosa, Baltimaade põhjaosa ning Lõuna-Skandinaaviani (Lisa 3). Mitmete ovipaarsete soomuseliste, nagu rohesisaliku (*L. viridis*), sisaliklase *L. bilineata*, nastiklase *Natrix helvetica*, veenastiku (*N. tessellata*), hariliku müürisisaliku (*Podarcis muralis*) ja eskulaabi roninastiku (*Zamenis longissimus*) levila põhjapiiriks on aga Saksamaa, Tšehhi või Poola. Enamus Euroopa ovipaarseid soomuselisi on veelgi lõunapoolsema levikuga (Lisa 1). Võrreldes ovipaarsete liikidega on arusisalik, harilik rästik ja vaskuss oluliselt põhjapoolsema levilaga, kusjuures arusisaliku levila ulatub isegi arktilise piirini (Lisa 4, 5 6). Harilik silenastik on aga vivipaarsetest soomuselitest kõige väiksema põhjapoolsema levilaga, ulatudes ainult Kesk-Baltikumi ning Lõuna-Skandinaaviani (Lisa 7).

2. Levikut limiteerivad tegurid

Kühnelti printsiibi kohaselt on liigi levila keskosas, kus keskkonnatingimused on optimaalsed, elupaigavalik kõige laiem erinevalt levila äärealadest, kus tingimused on halvemad ja liigile sobivaid mikroelupaiku vähem (Prieto-Ramirez *et al.* 2018). Kõigusoojased soomuselised saavad levida vaid nii kaugele, kui keskkonnatingimused võimaldavad (Prieto-Ramirez *et al.* 2018) ning levila äärealadel asuvad populatsioonid on keskkonnatingimuste suhtes tundlikumad ja seetõttu suuremas väljasuremisohus (Berglind 2000). Liikide levikut limiteerivad nii biootilised kui ka abiootilised tegurid. Madal temperatuur on elupaigas faktor, mis limiteerib soomuseliste elupaigavalikut ning on ka põhjuseks, miks kõrgematel laiuskraadidel on liigiline mitmekesisus palju väiksem kui madalamatel laiuskraadidel (Tinkle & Gibbons 1977, Telenchev *et al.* 2017, Lisa 1). Temperatuur on küll väga oluline tegur, kuid mitte ainus, kuna elupaiga sobivuse määrab ära mitme teguri koosmõju (Spellerberg 1972). Olulisteks teguriteks on ka näiteks taimkate ja pinnase omadused (Prieto-Ramirez *et al.* 2018). Lisaks limiteerivad levikut ka toiduobjektide olemasolu ja ebasoodsad ilmastiktingimused (Toft 1985, Olsson & Shine 1997).

2.1. Temperatuuri mõju

Soomuselistel on mitmeid kohastumusi madalatel temperatuuridel hakkama saamiseks (Shine 1999, Voituron *et al.* 2004, Storey 2006, Shine *et al.* 2018). Nii sõltub osa liike soojadest elupaikadest, teised aga päikese poolt soojendatud substraatide olemasolust. Määrava tähtsusega on ka kvaliteetsete talvituskohtade olemasolu. Siiski on pidevad madalad temperatuurid limiteerivaks faktoriks, põhjustades kuni 50% talvist suremust (Storey 2006).

Mida madalam on välistemperatuur, seda vähem soomuselised liiguvad ning nende ainevahetus aeglustub (Storey 2006). Määrava tähtsusega on liigi kriitiline miinimum, mis on kehatemperatuur, mille juures kaotab loom külma tõttu võime oma keha liigutada (Spellerberg 1973). Osadel liikidel on kriitiline miinimum kujunenud adaptatsioonina madalatel temperatuuridel, määrates liikide võimaliku põhjapoolseima levila ulatuse (Spellerberg 1972). Kriitiline miinimum varieerub liigiti, ulatudes mõnel juhul 0 °C ning

osadel 10 °C. Kriitiline miinimum võib oleneda ka isendi ülessoojenemise ja mahajahtumise kiirusest, kus kiiresti alaneva kehatemperatuuriga looma kriitiline miinimum on kõrgem kui aeglaselt alaneva kehatemperatuuriga loomal (Wieser 1973). Kriitilist miinimumi võivad liigisiselt mõjutada näiteks kehavigastused. Nii näitas Wieseri (1973) uuring, et puuduva sabaga kivisisalikel oli kriitiline miinimum 4,7 °C ning sabaga isenditel 3,0 °C. Samas pole teada, kas põhjapoolsetel levikualadel on liigisisene kriitiline miinimum varieeruv. Kõrguste puhul varieerub kriitiline miinimum 0,1 kuni 0,4 °C vahel, mis Wieseri (1973) sõnul ei oma suurt tähtsust. Looma suurus ja kaal ei mõjuta samuti kriitilist miinimumi (Spellerberg 1972). Seega võib eeldada, et põhjapoolse levikuga liikide kriitiline miinimum liigisiselt suuresti ei erine. Küll aga on näha erinevust vivipaaride ja ovipaaride vahel. Nimelt kui kivisisaliku kriitiline miinimum on 3,0 °C, siis arusisalikul on see -0,9 °C (Bauwens 1981). Harilikul nastikul pole kriitilist miinimumi uuritud, kuid põhjapoolsetel aladel võiks seda tulevikus uurida, kuna kriitiline miinimum annab olulist infot elupaiga eelistuste kohta.

Vastupidiselt kriitilisele miinimumile on roomajatel uuritud ka kriitilist maksimumi (Spellerberg 1972), kuid harilikul nastikul ning kivisisalikul selle kohta info puudub. Arvatavasti pole see ka limiteerivaks teguriks põhjapoolsetel aladel, kuid võib hakata mõjutama populatsioone kliima soojenemisel. Sellisel puhul tuleks uurida, kas kriitiline maksimum ja miinimum liigisiselt varieeruvad. Näiteks Austraalias on soomuseliste kriitiline maksimum liigist olenevalt 37,0 – 44,8 °C (Spellerberg 1972).

Põhjapoolsetel aladel on vajalik kohaneda ka miinuskraadidega. Ellujäämine miinuskraadidel sõltub kahest strateegiast, mida soomuselised kasutavad: allajahtumine (*supercooling*) või külmumise tolerants (*freeze tolerance*). Allajahtumine on olek, kus looma kehavedelikud on füsioloogiliste protsesside tulemusena vedelas olekus ka alla 0°C, vältimaks külmakahjustusi. Külmumise tolerants on aga looma vastupanuvõime külmumisele, kus jääkristallide teke keha sees ei kahjusta ega ohusta looma ning rakud jäävad ellu ka pärast looma ülessulamist (Costanzo & Lee 2013). Harilikul nastikul pole kumbagi strateegiat uuritud, küll aga on uuritud kivisisaliku külmumise tolerantsi. Kivisisalik suutis -1,1 °C juures elus püsida vaid 30 minutit, kusjuures 28% tema kehast oli külmunud (Voituron *et al.* 2004). Kuigi enamus liike kasutavad kas allajahtumist või on külmumise suhtes tolerantsed, siis vivipaarsel arusisalikul esinevad mõlemad strateegiad (Voituron *et al.* 2004). Nii suudab ta allajahtunud olekus (-3 °C juures) olla vähemalt 3 nädalat ning jääda ellu juhul kui 50% tema kehavedelikest on jäätunud 24 tundi

(Voituron *et al.* 2004). Küll aga avastati samas uuringus, et ovipaarne arusisalik ei suuda jäätumist nii hästi taluda: keha külmumisel 50% ulatuses 5 tunni jooksul nad surid. Sellest võib järeldada, et ovipaarsed soomuselised ei suuda taluda põhjapoolsetel aladel keha külmumist ning pigem on nende strateegiateks allajahtumine. Järelikult peavad nad otsima omale piisavalt hea talvituskoha, kus temperatuur miinuskraadideni ei langeks. Samuti oleks huvitav teada, kas harilik nastikul on külmumise tolerants suurem või väiksem kui kivisisalikul. Lisa 1 põhjal võib järeldada, et see võiks nii olla, kuna ta on kaugemale põhjapoolsele levinud kui kivisisalik.

Tähtis on ka minimaalne päevane temperatuur, mil soomuselised aktiivseks muutuvad. Kivisisaliku puhul on täheldatud selleks vähemalt 18 °C (Rannap & Jürgenson 2020), harilikul nastikul 20 °C (Isaac & Gregory 2004). Piirkonniti võivad need temperatuurid liigisisest erineda ning täpne info selleks põhjapoolsetel aladel puudub, kuid Eestis on leitud, et kivisisalike päevane aktiivsusperiood algab hilisematel hommikutundidel kui näiteks Hollandis (Rannap & Jürgenson 2020). Võrreldes arusisalikuga, on kivisisalik hilisema päevase aktiivsusega, mis tuleneb arvatavasti kivisisaliku suuremast kehasuurusest (House *et al.* 1980). Kivisisalik on ninamikust kuni kloaagiavani maksimaalselt 9 cm pikk, arusisalik kuni 6 cm (Arnold 2004). Väikesematel sisalikel on kehapindala ja ruumala suhe suurem, mistõttu on neil kergem suuremast pinnasest või muust substraadist soojust koguda (House *et al.* 1980). Nastiku puhul võib päevane minimaalne temperatuur olla madalam kui uuringutes näidatud 18 °C, kuna see liik asustab kivisisalikuga võrreldes palju põhjapoolsemaid alasid (nt Kesk-Soome, kus kivisisalik puudub, Lisa 1).

Ovipaarsete soomuseliste aktiivsusperiood on põhjapoolsetel aladel lühem, kuna enamik aastast puuduvad elutegevuseks sobivad temperatuurid. Talvitumise aeg on umbmäärane kuna see sõltub ilmastikutingimustest ning temperatuurist. Kivisisaliku puhul võib talvitumine alata augusti lõpust/oktoobri algusest ning kesta märtsi lõpuni/mai alguseni (Berglind 2000, Edgar & Bird 2006). Lõunapoolsetel aladel kestab talvitumine aga umbes oktoobrist veebruari keskpaigani, aga ka see võib varieeruda (Edgar & Bird 2006, Edgar *et al.* 2010). Vastkoorunud lähevad talvituma hiljem kui täiskasvanud loomad (Edgar *et al.* 2010). Isasloomad lõpetavad talvitumise 10-14 päeva varem kui emased, et spermatogeneesi saaks toimuda (Olsson & Madsen 1996). Rästik ja nastik talvituvad samal ajal, kuid talvitumise lõpp neil soost ei sõltu (Viitanen 1967, Edgar *et al.* 2010). Emased ja

isased maod lahkuvad ühel ajal talvitumispaigast, kusjuures harilikud nastikud lahkuvad oma talvitumispaigast eriti kiiresti ja märkamatult (Edgat *et al.* 2010).

Ovipaarsetel soomuselistel on põhjapoolsetel aladel limiteerivaks teguriks ka sobivate munemiskohtade olemasolu. Munade areng vajab soojust, sest embriogenees on soojusest sõltuv. Seetõttu on põhjapoolsed populatsioonid tugeva selektsiooni all, et lühendada haudeaega (Shine *et al.* 2018). Nii on ovipaarsetel soomuselistel välja kujunenud mitmed strateegiad, kuidas külmas kliimas hakkama saada. Näiteks kivisidalikud suudavad mune kehas hoida kauem, lühendades nii aega, mis kuluks väliskeskkonnas munade haudumisele (Shine *et al.* 2018). Harilik nastik valib munemiseks kohad, kus toimub orgaanilise aine (nt sõnniku, komposti või mereheite) kõdunemine. Selle käigus eraldub soojust, mis on vajalik munade inkubatsiooniks (Löwenborg *et al.* 2010). Lisaks on munad külmas kliimas võimelised inkubeerima madalamatel temperatuuridel ja arenema kiiremini (Löwenborg *et al.* 2010, Shine *et al.* 2018). Kuidas ovipaarsed roomajad oma haudeaega vähendavad, pole veel täpselt teada. Üheks hüpoteesiks on munade suuruse vähendamine, kuna suuremad munad nõuavad suurema rebu sisalduse tõttu reeglina pikemat haudeperioodi. Väiksematest munadest kooruvad väiksemad järglased ka neis piirkondades, kus haudeaeg on väga piiratud. Tavaliselt ei mune ovipaarsed roomajad põhjapool kahte pesakonda aastas, kuid soodsates tingimustes (soojadel suvedel) võib see siiski juhtuda (Shine *et al.* 2018).

2.2. Taimestiku ja pinnase mõju

Levila äärealadel, eriti põhjapoolsemates piirkondades, on peale temperatuuri väga oluline tegur ka taimestik. Põhjapoolsemad liigid valivad kõige sobivama vegetatsiooniga elupaigad, kus taimkate ei ole kõrge ning päikesesoojus langeb otse maapinnale. Levila keskosas ei ole taimestiku kõrgus ja struktuur nii oluline, kuna ka varjus on piisavalt kõrge temperatuur ning otsene päikesepeiste pole hädavajalik. Seetõttu asustavad soomuselised levila keskosas ka metsaalasid (Berglind 2000, Telenchev *et al.* 2017, Prieto-Ramirez *et al.* 2018). Põhjapoolsetel aladel on tähtis põõsa- ja rohurinde olemasolu, kus mitmekesine taimestik pakub erinevaid mikroelupaiku.

Reljeefne maapind tekitab erinevaid mikroelupaiku, kus on nii päikesele avatud nõlvu kui tuulevaikseid lohke (Edgar & Bird 2006). Tähtis on ka pinnase struktuur, millel

soomuselised peavad liikuma (Prieto-Ramirez *et al.* 2018). Eriti oluline on see kivisisalikule, kes sõltub põhjapoolsetel aladel liivaste alade olemasolust, kuna pinnasesse kaevatakse pesakamber (Corbett & Tamarind 1979, Olsson & Shine 1997, Berglind 2000). Lõunapoolsetel aladel on kivisisaliku elupaigavalik palju mitmekülgsem, näiteks asustab ta seal savise pinnasega piirkondi ja kuusikuid (Berglind 2000). Samuti hoiab liivane pinnas paremini soojust ning jahtub aeglasemalt kui savine pinnas, mis on põhjapoolsetel aladel kriitilise tähtsusega.

Taimestik ja pinnas on tähtsad ovipaarsete soomuseliste elupaigavalikul, kuna mõlemad tegurid on koosmõjus. Erinevad substraadid akumulierivad soojust erinevalt, mis on oluline kõigusoojastele soomuseliste. Kui taimestik on liiga kõrge ning tekkiv vari katab soodsat substraati, väheneb soojenduspaikade olemasolu. Ühtlasi oleneb taimestikust ja pinnasest ka munemispaike arv, mis põhjapoolsetel aladel mõjutab arvatavasti ovipaarsete soomuseliste hulka kõige rohkem (Löwenborg *et al.* 2010).

2.3. Ilmastiku ja toidu kättesaadavuse mõju

Ovipaarsetele soomuseliste avaldab elupaigas suurt mõju ka ilmastik. Ilmastiku muutuste tõttu varieerub munemisaeg: päikesepaisteliste ja soojade ilmade korral võib see alata nädalaid varem kui vihmaste, külmade ilmade korral (Olsson & Shine 1997). Mida varem pojad kooruvad, seda rohkem on neil aega toituda ning kasvada, mis omakorda soodustab talve üle elamist (Olsson & Shine 1997). Mida hiljem koorumine toimub, seda väiksem on tõenäosus põhjapoolsetel aladel poegadel ellu jääda (Olsson & Shine 1997, Shine *et al.* 2018). Sama toimub ka siis, kui soodsate tingimustega suvedel munetakse kaks pesakonda aastas: esimene pesakond jääb suurema tõenäosusega ellu kui teine (Shine *et al.* 2018). Võrreldes esimese pesakonnaga on munad ja pojad on teisel haudeperioodil väiksemad, mistõttu on talvitumine raskem ning kiskjatele saagiks langemise tõenäosus suurem (Shine *et al.* 2018). Ka pidevad vihmad mõjuvad munadele laastavalt. Vihm lõhub pesasid ja hävitab mune ning tekib ka oht pesade üleujutusele (Thomas *et al.* 1999).

Kivisisalik ja harilik nastik on mõlemad loomtoidulised. Nastikute peamiseks toiduks on päriskonnalised (*Anura*), vähemal määral ka muud veeloomad ning pisiimetajad (Madsen 1984, Edgar *et al.* 2010). Lõunapoolsetel aladel söövad nad ka linnupoegi (Arnold 2004, Gregory & Isaac 2004). On võimalik, et toidu kättesaadavus on nastikule suuremaks

limiteerivaks teguriks kui kivisisalikule, sest kahepaiksete arvukuse pidev langus (Stuart *et al.* 2004) võib mõjutada ka nende arvukust (Wisler *et al.* 2008). Kivisisalikud on peamiselt putuktoidulised, kuid nende toidueelistused varieeruvad piirkonniti (Crovetto & Salvidio 2013). Põhiliselt toituvad nad mardikalistest (*Coleoptera*) ja sihktiivalistest (*Orthoptera*), kuid teatud tingimustel söövad ka oma järglasi, mis on eriti ohtlik väikesearvulistes väljasuremisohus olevates populatsioonides (Corbett & Tamarind 1979, Berglind 2000). Samuti mõjutavad putukate ja kahepaiksete arvukust ebasoodsad talved ning toidu kättesaamine on raskendatud ka külmadel suvedel.

Harilikul nastikul määrab isendi pikkuse ära toidu olemasolu, kusjuures emasloomad on isasloomadest suuremad, kuna emasloomad toituvad suurtematest objektidest ja tihedamini kui isasloomad (Madsen 1983, Luiselli *et al.* 2005). Küll aga on näiteks alamliigi *N. n. cetti* puhul suurus määratud geneetiliselt (Luiselli *et al.* 2005). Samas uuringus leiti, et lõunapoolsetel aladel ei toitu harilik nastik nii pika perioodi jooksul kui põhjapoolsetel aladel. Nimelt toituvad nastikud Itaalias kõige enam kevadel, vähem suvel ja sügisel. Kuna lõunapoolsetel aladel on suved ja sügised kuumad ja kuivad, väheneb veekogude arv ning kahepaiksed on raskesti leitavad. Põhjapoolsetel aladel toituvad nastikud enamasti kevadest sügiseni, kuna toiduobjekte (kahepaikseid) on saadaval kogu perioodi jooksul.

3. Elupaigavalik levila põhjapiiril

Soomuseliste elupaik varieerub liigiti oluliselt: iga liigi elupaiga määrab eelkõige liigile vajalik temperatuur, taimestik, niiskus ning toidu kättesaadavus (Čeirāns 2004, Heltai *et al.* 2015). Osad liigid eelistavad heterogeenseid ning teised homogeenseid elupaiku (Heltai *et al.* 2015). Ovipaarsed soomuselised eelistavad põhjapoolsetel aladel liigiti erinevat taimestikku ja pinnast, kuid neile kõigile on väga oluline mosaiikse struktuuriga alade olemasolu (Madsen 1984, Berglind 2000, Čeirāns 2004). Mosaiikne ala pakub hulgaliselt mikroelupaiku, mida loomad kasutavad varjumiseks, talvitumiseks, termoregulatsiooniks ning toitumiseks (Madsen 1984, Berglind 2005). Mikroelupaik erineb ümbritsevast elupaigast näiteks temperatuuri või niiskuse poolest. Elupaiga sees valitakse mikroelupaigad päikesevalguse, niiskuse või temperatuuri järgi (Čeirāns 2004, Heltai *et al.* 2015). Seetõttu on põhjapoolsetel aladel ovipaarsete soomuseliste elupaiga valiku juures väga oluline elupaiga mosaiiksus (House *et al.* 1980). Samas peab mosaiikne elupaik olema ka tasakaalus – nii tekitab ulatuslik männimets liigset varjulisust elupaigas ning ühtlaselt lage liivaala ei paku piisavalt peitepaiku (Berglind 2005).

3.1 Elupaiga valikut mõjutavad tegurid

Põhjapoolsetel aladel on eelistatud päikesepaistelised mikroelupaigad nagu lõunapoolse kaldega nõlvad (House *et al.* 1980). Soomuseliste aktiivsus sõltub elupaiga struktuurist ja toidu kättesaadavusest (Heltai *et al.* 2015, Woolrich-Piña *et al.* 2015). Nii liiguvad soomuselised vajadusel mikroelupaikade vahel – liiga kõrgete temperatuuride puhul liigutakse varju ning madalatel temperatuuridel soojadele substraatidele (Woolrich-Piña *et al.* 2015). Harilikul nastikul ja kivisisalikul on välja kujunenud tugev eelistus päikesele avatud, kuid samas põõsastike ning metsatukkade ääres paiknevate alade suhtes (Berglind 2000, Wisler *et al.* 2008). Kuna nastik toitub peamiselt kahepaiksetest, eelistab ta ka veekogude läheduses asuvaid elupaikku (Arnold 2004, Luiselli *et al.* 2005).

Põhjapoolsetel aladel on elupaiga valikul väga oluliseks teguriks ka peesituspaiga ja peidupaiga kaugus üksteisest. Kuna põhjapoolsetel aladel on oluline haudeaja vähendamine, peavad soomuselised enne munemist rohkem päikese käes viibima, et munad kehas kiiremini areneksid (Madsen 1987). See omakorda suurendab aga kiskjate

kätte langemise tõenäosust, mistõttu on lähedal asuv peidupaik väga oluline (Shine 1980). Peamiselt soojendavad kivisisalikud end maapinnal, kuid võimalusel ronivad nad ka puude tüvedele (Edgar & Bird 2006). Samuti eelistab nastik põhjapoolsetel aladel avatud peesituspaiku. Näiteks hariliku rästikuga võrreldes, viibib nastik rohkem avatud aladel, mis tuleneb arvatavasti tema varjevärvusest ja sulandumisest ümbritseva keskkonnaga (Gilbert & Compton 2013).

Lõunapoolsemate aladega võrreldes pole põhjapoolsematel aladel suurt konkurentsi elupaikade pärast. Kivisisalik, vaskuss ning arusisalik eksisteerivad põhjapoolsetel aladel koos, kuid ei konkureeri üksteisega. Küll on aga lõunapoolsetel aladel kivisisalikule konkurentideks müürisisalik ja rohesisalik, kuna neil on sarnased toidueelistused ning elupaigavalikud (Edgar & Bird 2006). Vähene konkurents põhjapoolsetel aladel on arvatavasti tingitud väikesest liigilisest mitmekesisusest (Luiselli 2006).

3.2. Elupaiga suurus ja talvitumispaiik

Elupaiga suuruse määravad ära peamiselt munemispaiikade arv ja toidu olemasolu (Madsen 1984, Berglind 2000, Čeirāns 2004). Kivisisaliku puhul on põhjapoolsetel aladel oluline ka erinevate mikroelupaikade kaugus üksteisest, väga optimaalses elupaigas liigub kivisisalik vaid paar meetrit (Edgar & Bird 2006). Kivisisalik on üksikeluviisiline ning tal on kindla suurusega territoorium, mis põhjapoolsetel aladel ulatub umbes 220 m² suurusele alale (Berglind 2000). Harilik nastik on palju liikuvam kui kivisisalik, tema kodupiirkond võib ulatuda umbes 10-120 hektarini (Madsen 1984, Edgar *et al.* 2010). Samuti pole nastikud nii territoriaalsed nagu kivisisalikud. Pigem eelistab nastik laugemaid ning kergesti läbitavaid alasid, kuna ebasoodsal maapinnal liikumine (nt künklik maapind koos paljude kivide ja puutüvedega) kulutab rohkem aega ja energiat (Madsen 1984). Nastikut võib võrreldes kivisisalikuga leida kohati ka põllumaadelt, kus põllukultuurid varjavad madusid lindude eest ning traktorite poolt jäetud jäljed on head soojendamis- ja toitumispaiigad (Madsen 1984, Wisler *et al.* 2008).

Elupaigas on headeks peesituskohtadeks maha kukkunud puutüved. Puidu tume pind akumulatsioon kiiresti soojust ning püsib kaua soojana (House *et al.* 1980). Kuna kivisisalikud on territoriaalsed, kasutavad nad võimalusel soojenduskohana ühte objekti, kuhu teisi ligi ei lasta. House *et al.* (1980) on leidnud, et kui tuua elupaika rohkem palke,

suureneb isendite peesituskohate arv ning elupaiga kvaliteet paraneb. Samas uuringus võrreldi peestiukohtade kasutamist arusisalike hulgas ning leiti, et nemad polnud üksteise vastu nii vaenulikud ning jagasid peesituspaika liigikaaslastega. Samuti võib selliseid objekte kasutada ka harilik nastik.

Talvitumispaigad peavad olema kiskjate eest kaitstud ning külmakindlad, (Edgar *et al.* 2010), kuid talvitumispaikade mikrokliimat pole põhjapoolsetel aladel uuritud. Harilik nastik on kivisisalikuga võrreldes palju inimlähedasem; ta on väga liikuv ning sobivad munemiskohad ja talvitumispaigad on põhjapoolsetel aladel paljuski inimtekkelised (Edgar *et al.* 2010). Nastikud kasutavad oma munemispaike ka talvitumispaigana (Madsen 1984, Edgar *et al.* 2010), kuid neid võib leida talvitumas ka inimasustustes. Näiteks Eestis on nastikuid leitud talvitumas katlamajadest (T. Lepik personaalne kommentaar). Nastikuid võib leida talvitumas mitmekesi, samuti võivad nad jagada talvitumispaika ka vaskussidega (Edgar *et al.* 2010). Vastupidiselt harilikule nastikule ja vivipaarsetele sisalikele, ei talvitu kivisisalikud koos – igal loomal on oma talvitumispaik (Edgar *et al.* 2010). Kivisisalikud talvituvad mitmesugustes urgudes, mis vajadusel kaevatakse ise (Edgar *et al.* 2010, Rannap & Jürgenson 2020).

3.3. Munemiskoha valik

Munemiskoha valik on harilikul nastikul ja kivisisalikul väga erinev. Kivisisalikul on munemispaiaks vaja vähemalt 1-2 m² taimestumata, lahtise liivaga ala (Edgar *et al.* 2010). Kivisisalikud munevad tavaliselt juuni keskel, külmadel suvedel paar nädalat hiljem. Emased kaevavad pinnasesse umbes 5-7 cm sügavusele pesakambri, kuhu munetakse 2-18 muna (Berglind 2005, Edgar & Bird 2006, Rannap & Jürgenson 2020). Otseste päikesevalguse olemasolu on arenevatele embrüotele hädavajalik, kuna see tagab pesakambrites vajaliku mikrokliima (Berglind 2005). Haudeaeg kestab umbes 7-12 nädalat ning pojad kooruvad augusti keskpaigast kuni septembri lõpuni (Berglind 2000, Berglind 2005, Edgar & Bird 2006, Edgar *et al.* 2010).

Nastikutele on munemiseks olulised sellised paigad, kus toimub orgaanilise aine lagunemine ning tekib sobiv mikrokliima embrüode arenemiseks (Edgar *et al.* 2010, Löwenborg *et al.* 2010). Looduslikeks munemiskohtadeks on näiteks kokku uhitud mädanenud puutüved ja merekõdu, inimtekkelisteks komposti, sõnniku, saepuru ning

umbrohu hunnikud (Edgar *et al.* 2010, Löwenborg *et al.* 2010, Hagman *et al.* 2012). Munemiskohaks sobilik kuhi peaks olema vähemalt 1 m³ suurune ning maod võivad kasutada samu munemiskohti mitmeid aastaid järjest (Edgar *et al.* 2010). Nastikute puhul on leitud ka ühispesasid, kus kümned emased munevad ühte kuhja, kuid sellisel juhul on arvatavasti elupaigas sobivaid pesitsuskohti vähe (Edgar *et al.* 2010, Hagman *et al.* 2012). Nastikud munevad tavaliselt juuli alguses 6-39 muna, mille haudeaeg kestab umbes 7-8 nädalat (Löwenborg *et al.* 2012).

3.4. Ohutegurid

Umbes 1/5 kõigist Euroopa roomajatest on ohustatud, kusjuures 42% liikidest on kahaneva arvukusega ning ainult 3% kasvava arvukustrendiga (Cox & Temple 2009). Kõige enam ohustab soomuselisi inimtegevus: elupaikade hävimine, fragmenteerumine ja nende kvaliteedi halvenemine, kliimamuutus, reostumine, isendite tapmine, salaküttimine, ning toiduks kasutamine (Arnold 2004, Cox & Temple 2009, Ananjeva *et al.* 2015).

Põhjapoolsetel aladel ohustab kivisisalikke elupaikade hävimine ja nende kvaliteedi halvenemine, sest päikesele avatud elupaigad on metsastatud või võsastuvad ning kasvavad kinni (Berglind 2000, Edgar & Bird 2006). Kasvav mets varjab munemiseks vajalikud alad päikese eest ning tekkiv huumusekiht hävitab liivaalasid, mis vähendab populatsiooni arvukust (Berglind 2000, Edgar & Bird 2006). Samamoodi on suureks ohuks elupaikade fragmenteerumine, mille puhul populatsioonid üksteisest eraldatakse (Berglind 2000, Cox & Temple 2009, Heltai *et al.* 2015, Henle *et al.* 2017). Nii on Rootsis kivisisaliku levila oluliselt vähenenud ja põhja pool ahenenud (Berglind 2000). Elupaiga fragmenteerumine toob kaasa suurenenud kannibalismi ja inbriidingu – poegade ellujäämise tõenäosus sõltub elupaiga suurusest (Berglind 2000).

Kiskluse suurt survet on täheldatud eriti liikide äärealadel (Andrén 1995). Nii kujutavad kivisisalikele levila põhjapoolsetel aladel ohtu rebane (*Vulpes vulpes*), mäger (*Meles meles*), ronk (*Corvus corax*), hiireviu (*Buteo buteo*) aga ka kärnkonn (*Bufo bufo*) ja harilik nastik, keda on sageli märgatud kivisisalike pesade ümbruses (Berglind 2000). Samuti on näidatud rebaste arvukuse tõusu negatiivset mõju hariliku nastiku populatsioonidele levila põhjaosas (Cox & Temple 2009). Kisklus on elupaigas eriti suur kevade alguses, kui

temperatuurid on madalad ning taimestik pole veel piisavalt kõrge, et loomad saaksid peitu pageda (Strijbosch *et al.* 1988).

Kliima soojenemine võib soomuselistele olla nii positiivse kui negatiivse mõjuga. Nimelt võib laieneda põhjapoolsete liikide levila, kuna temperatuuri tõus 2-3 °C võrra toob kaasa pikema aktiivsuseperioodi ning sobivamad temperatuurid elupaikades (Thomas *et al.* 1999). Küll aga võivad suurenevad sademetehulgad hävitada kivisisalike mune ning kuumad suved võivad tekitada rohkem metsatulekahjusid, mis hävitaksid optimaalsed elupaigad (Thomas *et al.* 1999). Täpselt pole teada, kuidas mõjutab kliima soojenemine soomuseliste sigimist, kuid teisi roomajaid (nt kilpkonnad, krokodillid) võib see märkimisväärselt mõjutada, kuna loote sugu sõltub temperatuurist (Araújo *et al.* 2006). Näiteks kilpkonnadel kooruvad alla 27,7 °C juures haudunud munadest isasloomad ning üle 31 °C juures haudunud munadest emasloomad (Internet 2). Vahepealsed temperatuurid sugu ei määra, sellisel juhul võivad munadest kooruda nii emased kui isased kilpkonnad. Seetõttu võib kliima soojenemisel sugudevaheline suhe tasakaalust välja minna ning populatsioonid pole puuduvate isasloomade tõttu enam jätkusuutlikud (Internet 2).

Soomuseliste puhul on probleemiks ka tapmine, mis laieneb madudelt jalututele sisalikele, keda tapetakse madudega sarnase välimuse tõttu (Cox & Temple 2009). Nii on roomajate uurimine, uute teadmiste kogumine ja levitamine väga oluline populatsioonide säilimiseks. Samas on looduskaitse seisukohalt roomajaid uuritud vähem kui kahepaikseid ning paljude liikide kohta vastav info puudub (Ananjeva *et al.* 2015).

Järeldused

Ovipaarseid soomuselisi on põhjapoolsetel aladel vaid kaks liiki: harilik nastik ja kivisisalik (Lisa 1). Võrreldes lõunapoolsemate populatsioonidega on põhjapoolsematel aladel kivisisaliku uuritud rohkem kui harilikku nastikut, mis tuleneb sellest, et põhjapoolsetel aladel on kivisisalik ohustatud liik. Vivipaarseid liike on põhjapoolsematel aladel kokku 4 ning nende levila ulatub ovipaarsete liikidega võrreldes kaugemale põhjaaladele.

Vivipaaria on põhjapoolsetel aladel enam levinud sigimisstrateegia kui ovipaaria, kuna vivipaaria puhul hoitakse munad kuni koorumiseni emaslooma kehas, mis aitab poegi kaitsta nii kiskluse kui ka külma eest. Kuigi on leitud, et vivipaarsed soomuselised on külmale vastupidavamad kui ovipaarsed soomuselised, on sellegipoolest harilik nastik ja kivisisalik suhteliselt kõrgetele laiuskraadidele levinud. Mõlemad liigid on põhjapoolsetel aladel edukad tänu erinevatele strateegiatele, mida nad kasutavad. Nii hariliku nastiku kui ka kivisisaliku munad on võimelised arenema madalatel temperatuuridel kiiremini kui lõunapoolsetes populatsioonides (Löwenborg *et al.* 2010, Shine *et al.* 2018). Kivisisalik suudab oma kehas mune kauem hoida, et vähendada munade haudeaega väliskeskkonnas (Shine *et al.* 2018), mis on sarnane vivipaariale. Hariliku nastiku puhul pole täpselt teada, kas ka selle liigi emasloomad suudavad mune kehas kauem hoida, kuid on leitud, et mõlemad ovipaarsed liigid viibivad enne munemist rohkem päikese käes, et munad saaksid läbi päikesesoojuse kiiremini areneda (Madsen 1987).

Ovipaarsed soomuselised peavad põhjapoolsetel aladel elupaigavaliku suhtes spetsialiseeruma, kuna lõunapoolsetel aladel pole temperatuur limiteerivaks teguriks ning seetõttu suudavad nad asustada mitmesuguseid elupaiku. Kivisisalik on põhjapoolsetel aladel otseselt sõltuv liivaste alade olemasolust, kuna liivasesse pinnasesse munetakse munad. Liivane pinnas hoiab kauem soojust kui savine, mistõttu on liiv põhjapoolsetel aladel munade arenguks ainuke sobiv pinnas. Tähtis on ka pinnase reljeefsus ning ümbritsev taimeestik, mis tekitab piisavalt mikroelupaiku.

Harilikul nastikul pole põhjapoolsetel aladel väljakujunenud kindlat elupaiga eelistust, kuid tema puhul on kõige olulisem munemispaikade olemasolu. Nastikul on külmades piirkondades välja kujunenud strateegia, kus munad munetakse substraati, kus toimub orgaanilise aine lagunemine. Nastikute arvukust limiteerib munemiskohtade olemasolu,

seetõttu võivad sellised munemispaiad olla nii looduslikud kui inimtekkelised. Ka nastik eelistab mosaiikset elupaika, kus oleks piisavalt peestius- ja peitekohti.

Euroopa soomuselistest on vaid arusisalikul täheldatud kahte erinevat sigimisstrateegiat (nii ovipaariat kui vivipaariat), kivisisalikul ja harilikul nastikul seda leitud pole. Seetõttu suudavad põhjapoolsed liigid adapteeruda madalamatele temperatuuridele, kuid pole võimelised oma sigimisstrateegiat täielikult muutma.

Kindlasti tuleks tulevikus põhjapoolsetel aladel ovipaarsete soomuseliste uurimist jätkata. Enamus Euroopa riikides puudub info neil esinevate soomuseliste kohta, mistõttu ei teata populatsioonide arvukuse trende ega elupaigakasutust. Ka Eestis nende liikide kohta täpne info puudub, kuigi kivisisalik kuulub II kaitsekategooriasse ja harilik nastik III kaitsekategooriasse. Samuti oleks huvitav teada, kas harilikul nastikul esineb elupaigavalikul geograafilist varieeruvust, eriti arvestades, et nastik on väga inimlähedane liik.

Kokkuvõte

Euroopas on soomuselisi suhteliselt vähe uuritud. Kõige rohkem infot leiab sisalikuliste kohta, kelle levila ulatub Kesk-Euroopani. Sellisteks liikideks on näiteks ovipaarsed müürisisalik ja rohesisalik, kes on ka Kesk- ja Lõuna-Euroopas suhteliselt arvukateks liikideks. Samuti on üle-euroopaliselt uuritud vivipaarset arusisalikku. Enamuse maoliste kohta info puudub, kuid enim on uuritud harilikku nastikut, seda eriti lõuna- ja läänepoolsetel aladel. Euroopas esineb vaid kaks liiki taandurlasi sugukonnast tõngurlased (*Blanidae*), mistõttu on neid ka vähe uuritud.

Soomuselistel esineb kaks sigimisvormi: vivipaaria ja ovipaaria. Vivipaaria on sigimisvorm, kus viljastatud munad arenevad emaslooma sees kuni koorumiseni. Ovipaaria on sigimisvorm, kus viljastatud munad arenevad väliskeskkonnas. Vivipaaria on edukam sigimisstrateegia just põhjapoolsetel aladel, sest poegade kehasisene arenemine kaitseb neid külma ja kiskluse eest. Sellegipoolest asustavad põhjapoolseid alasid ka mõned ovipaarsed soomuseliste liigid. Kuigi põhjapoolsetel aladel elavad ovipaarsed soomuselised on adapteerunud madalamatele temperatuuridele, ei ole nad võimelised oma sigimisstrateegiat täielikult muutma. Vaid arusisalikul on täheldatud kahte sigimisstrateegiat, kuid tema ovipaarne vorm esineb Pürenee poolsaare ja Sloveenia mägedes.

Euroopas on soomuselise liike kokku 127, kellest 108 on ovipaarsed. Nii ovipaarsed kui ka vivipaarsed roomajad on enim levinud Lõuna-Euroopas, kus ka soomuseliste arvukus on kõige suurem. Põhja-Euroopas on kokku 6 soomuseliste liiki, kusjuures vivipaarsed liigid moodustavad siin suurema osa kõigist soomuselistest (Lisa 1). Vivipaarsed liigid on põhjapoolsetel aladel arusisalik, silenastik, vaskuss ja harilik rästik; ovipaarsed liigid aga harilik nastik ja kivisisalik.

Kõige enam limiteerib ovipaarsete soomuseliste levikut põhjapoolsetel aladel temperatuur. Kuna soomuselised on kõigusoojased loomad, on otsene päikesepaiste soojuse akumulatsiooniks hädavajalik. Seetõttu limiteerivad nende levikut ka taimestik ning pinnase reljeefsus, kusjuures liiga kõrge taimestik katab otsese päikesevalguse ning tasane pinnas ei tekita piisavalt mikroelupaiku. Samuti sõltub soomuseliste arvukus ka kliimast – liiga vihmased suved hävitavad mune ning liiga külmadel talvedel hukkub suur osa populatsioonist.

Kuigi ovipaarsetel soomuselistel on elupaigaeelistused erinevad, on elupiagavalikul siiski kõige tähtsam elupaiga mosaiiksus, mis tekitab piisavalt mikroelupaiku, mida kasutatakse talvitumiseks, toitumiseks ning soojendamiseks. Kivisalik on otseselt sõltuv liivasest pinnasest, harilik nastik aga munesmiskohtade olemasolust. Seetõttu ohustab kivisalikku eelkõige liivaste alade hävimine, kus ümbritsev taimestik tekitab varjulisust vähendades päikesele avatud alasid ning varise tõttu suureneb huumuskiht ja kiireneb liivaala taimestumine. Kivisalik on Põhja-Euroopas ka ohustatud liik (Eestis II kaitsekategoorias), teistes piirkondades on ta aga suhteliselt arvukas.

Summary

Habitat selection in oviparous squamates (*Squamata*) on the edge of their northern range

Little research has been conducted to study squamates in Europe, except some lizards inhabiting South and Central Europe. These species are the common wall lizard and the European green lizard who are also numerous in those areas. The viviparous lizards have been studied in many different parts of Europe. Information about snakes is mostly scarce, but the common grass snake has been researched the most, especially in the western and southern parts of Europe. There are only two species of amphisbaenian species in the family Blanidae in Europe, thus they are also little researched.

Squamates have two types of reproduction strategies: viviparity and oviparity. Viviparity is a reproductive mode, where developing eggs are retained in body cavity until they hatch. Oviparity is a reproductive mode, where eggs develop and hatch in the external environment. Viviparity is more successful reproductive mode in northern areas because keeping developing eggs inside the body lowers the risk of predation and protects them against the cold. Still, the oviparous squamates inhabit northern areas as well. Oviparous squamates have adapted to low temperatures, but they are not able to fully change their reproduction strategy. However two reproductive modes have been discovered within the viviparous lizard populations, but it's oviparous mode exists in the Pyrenees and Slovenian mountain range.

There is a total of 127 species of squamates in Europe, of which 108 are oviparous. Both viviparous and oviparous squamates are most numerous in Southern Europe. There are only 6 species of squamates in Northern Europe, whereas viviparous species make up the majority there (Appendix 1). In Northern Europe the viviparous species are the viviparous lizard, the smooth snake, the slowworm and the common European adder. Oviparous species are the common grass snake and the sand lizard.

The most limiting factor for oviparous squamates in their northern habitat range is temperature. Direct sunlight is critical for squamates since they are ectotherms. Thus, vegetation and microrelief are also important factors, since too tall and too dense vegetation covers direct sunlight and flat ground won't create enough microhabitats.

Climate is also limiting for squamates – too rainy summers destroy laid eggs and during unusually cold winters populations freeze to death.

Oviparous squamates prefer different types of habitats, however for both species it is important to have a mosaic habitat. Mosaic habitat creates variety of microhabitats, which can be used as hibernation, feeding or warming up sites. The grass snake is dependant on availability of nesting sites and not so much limited to a certain habitat feature as the sand lizard, who is dependant on sandy patches. Thus the sand lizard is threatened by habitat loss, because the sandy areas have been afforested and open sandy patches with direct sunlight are decreasing. The sand lizard is an endangered species in Northern Europe (including Estonia), however in other parts of Europe it is still quite numerous.

Tänuavaldused

Soovin avaldada tänu oma juhendajale Riinu Rannapile, kelle sisulised kommentaarid ja nõuanded olid suureks abiks töö kirjutamisel. Samuti soovin teda tänada järjepideva tagasiside eest. Samuti soovin tänada Taavi Virrot nõuannete eest ning Kevin Posti ja Elo Venti arvamuste eest.

Kasutatud kirjandus

- Aleksiuk, M. 1976. Reptilian Hibernation: Evidence of Adaptive Strategies in *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Copeia*, 170-178.
- Ananjeva N. B., Uteshev V. K., Orlov N. L., Gakhova E. N. 2015. Strategies for conservation of endangered amphibian and reptile species. *Biology Bulletin*, 42: 432-439.
- Andrén H. 1995. Effects of landscape composition on predation rates at habitat edges. In Mosaic landscapes and ecological processes. *Springer*: 25-255
- Araújo M. B., Thuiller W., Pearson R. G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of biogeography*, 33: 1712-1728.
- Arnold E. N. 2004. Euroopa kahepaiksed ja roomajad. *Eesti Entsüklopeediakirjastus*, Tallinn, 12–283.
- Bauwens D. 1981. Survivorship during hibernation in the European common lizard, *Lacerta vivipara*. *Copeia*, 1981: 741-744.
- Berglind, S.-A. 2000. Demography and management of relict sand lizard *Lacerta agilis* populations on the edge of extinction. *Ecol. Bull.* 48: 123–142
- Berglind, S.-A. 2005. Population Dynamics and Conservation of the Sand Lizard (*Lacerta agilis*) on the Edge of its Range. *Acta Universitatis Upsaliensis*.
- Benabib M., Kjer K. M., Jr J. W. S. 1997. Mitochondrial DNA sequence-based phylogeny and the evolution of viviparity in the *Sceloporus scalaris* group (*Reptilia*, *Squamata*). *Evolution*, 51: 1262-1275.
- Blackburn D. G. 1982. Evolutionary origins of viviparity in the *Reptilia*. I. Sauria. *Amphibia-Reptilia*, 3: 185-205.
- Blackburn D. G. 1994. Review: Discrepant usage of the term ‘ovoviviparity’ in the herpetological literature. *Herpetological journal*, 4: 65–69.
- Blackburn D. G. 1999. Viviparity and Oviparity: Evolution and Reproductive Strategies. *Encyclopedia of Reproduction*, 4: 995–999.

- Corbett K. F., Tamarind D. L. 1979. Conservation of the Sand Lizard, *Lacerta agilis*, by Habitat Management. *British Journal of Herpetology*, 5: 799-823.
- Costanzo J. P., Lee R. E. 2013. Avoidance and tolerance of freezing in ectothermic vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 216: 1961-1967.
- Cox N. A., Temple H. J. 2009. European Red List of Reptiles. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.
- Crovetto F., Salvidio S. 2013. Feeding habits of the sand lizard, *Lacerta agilis*, from North-Western Italian Alps. *Journal of Vertebrate Biology*, 62: 264-268.
- Čeirāns A. 2004. Reptiles in sub-boreal forests of Eastern Europe: patterns of forest type preferences and habitat use in *Anguis fragilis*, *Zootoca vivipara* and *Natrix natrix*. *Herpetozoa*, 17: 65-74.
- Čeirāns A. 2007. Microhabitat characteristics for reptiles *Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Anguis fragilis*, *Natrix natrix*, and *Vipera berus* in Latvia. *Russian Journal of Herpetology*, 14: 172-176.
- Edgar P., Bird D. R. 2006. Action plan for the conservation of the Sand Lizard (*Lacerta agilis*) in Northwest Europe. Document T-PVS/Inf 2006: 18.
- Edgar P., Foster J., Baker J. 2010. Reptile habitat management handbook. Bournemouth: Amphibian and Reptile Conservation.
- Gans C. 1978. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 34: 401.
- Gilbert C. M. J., Compton S. G. A. 2013. Differences in basking site selection between the sympatric snakes *Vipera berus* and *Natrix natrix*. *Herpetological bulletin*, 126: 10–13.
- Gregory P. T., Isaac L. A. 2004. Food habits of the grass snake in southeastern England: is *Natrix natrix* a generalist predator? *Journal of Herpetology*, 38: 88-95.
- Hagman M., Elmberg J., Kärverno S., Löwenborg K. 2012. Grass snakes (*Natrix natrix*) in Sweden decline together with their anthropogenic nesting-environments. *The Herpetological Journal*, 22: 199-202.

- Heltai B., Sály P., Kovács D., Kiss I. 2015. Niche segregation of sand lizard (*Lacerta agilis*) and green lizard (*Lacerta viridis*) in an urban semi-natural habitat. *Amphibia-Reptilia*, 36: 389-399.
- Henle K., Andres C., Bernhard D., Grimm A., Stoev P., Tzankov N., Schlegel M. 2017. Are species genetically more sensitive to habitat fragmentation on the periphery of their range compared to the core? A case study on the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Landscape ecology*, 32: 131-145.
- Heulin B., Guillaume C. P., Vogrin N., Surget-Groba Y., Tadic Z. 2000. Further evidence of the existence of oviparous populations of *Lacerta (Zootoca) vivipara* in the NW of the Balkan Peninsula. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 323: 461-468.
- House S. M., Taylor P. J., Spellerberg I. F. 1980. Patterns of daily behaviour in two lizard species *Lacerta agilis* L. and *Lacerta vivipara* Jacquin. *Oecologia*, 44: 396-402.
- Isaac L. A., Gregory P. T. 2004. Thermoregulatory behaviour of gravid and non-gravid female grass snakes (*Natrix natrix*) in a thermally limiting high-latitude environment. *Journal of Zoology*, 264: 403-409.
- Luiselli L., Filippi E., Capula M. 2005. Geographic variation in diet composition of the grass snake (*Natrix natrix*) along the mainland and an island of Italy: the effects of habitat type and interference with potential competitors. *The Herpetological Journal*, 15: 221-230.
- Luiselli L. 2006. Resource partitioning and interspecific competition in snakes: the search for general geographical and guild patterns. *Oikos*, 114: 193-211.
- Löwenborg K., Shine R., Kärverno S., Hagman M. 2010. Grass snakes exploit anthropogenic heat sources to overcome distributional limits imposed by oviparity. *Functional Ecology*, 23: 1095–1101.
- Löwenborg K., Kärverno S., Tiwe A., Hagman M. 2012. Agricultural by-products provide critical habitat components for cold-climate populations of an oviparous snake (*Natrix natrix*). *Biodiversity and conservation*, 21: 2477-2488.
- Madsen T. 1983. Growth rates, maturation and sexual size dimorphism in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden. *Oikos*: 277-282.

- Madsen T. 1984. Movements, Home Range Size and Habitat Use of Radio-tracked Grass Snakes (*Natrix natrix*) in Southern Sweden. *Copeia*, 3: 707-713.
- Madsen T. 1987. Cost of reproduction and female life-history tactics in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden. *Oikos*: 129-132.
- Olsson M., Madsen T. 1996. Costs of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizards (*Lacerta agilis* L.). *Copeia*, 1996: 462-464.
- Olsson M., Shine, R. 1997. The seasonal timing of oviposition in sand lizards (*Lacerta agilis*): why early clutches are better. *Journal of Evolutionary Biology*, 10: 369-381.
- Prieto-Ramirez A. M., Pe'er G., Rödder D., Henle K. 2018. Realized niche and microhabitat selection of the eastern green lizard (*Lacerta viridis*) at the core and periphery of its distribution range. *Ecology and evolution*, 8: 11322-11336
- Rage J. C. 2013. Mesozoic and Cenozoic squamates of Europe. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93: 517-534.
- Rannap R., Jürgenson M. 2020. Kivisalisiku (*Lacerta agilis*) kaitse tegevuskava. Keskkonnaamet (käsikiri).
- Shine R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia*, 46: 92-100.
- Shine R. 1999. Egg-laying reptiles in cold climates: determinants and consequences of nest temperatures in montane lizards. *Journal of evolutionary biology*, 12: 918-926.
- Shine R., Wapstra E., Olsson M. 2018. Seasonal shifts along the oviparity-viviparity continuum in a cold-climate lizard population. *Journal of Evolutionary Biology* 31: 4–13.
- Sillero N., Campos J., Bonardi A., Corti C., Creemers R., Crochet P.A., Isailović J.C., Denoël M., Ficetola G.F., Gonçalves J, Kuzmin S. 2014. Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia*, 35: 1–31.
- Spellerberg I.F. 1972. Temperature tolerances of southeast Australian reptiles examined in relation to reptile thermoregulatory behaviour and distribution. *Oecologia*, 9: 23-46.

- Spellerberg I. F. 1973. Critical minimum temperatures of reptiles. Effects of temperature on ectothermic organisms. *Springer*: 239-240.
- Storey, K. B. 2006. Reptile freeze tolerance: metabolism and gene expression. *Cryobiology*, 52: 1-16.
- Strijbosch H., Creemers R. C. M. 1988. Comparative demography of sympatric populations of *Lacerta vivipara* and *Lacerta agilis*. *Oecologia*, 76: 20-26.
- Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S., Fischman D. L., Waller R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783-1786.
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C. P., Thorpe R. S., Kupriyanova L., Vogrin N., Maslak R., Mazzotti S., Venczel M., Ghira I., Odierna G. 2001. Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Molecular phylogenetics and evolution*, 18: 449-459.
- Telenchev I., Simeonovska-Niklova D., Tzonev R. 2017. Habitat use and activity of European glass lizard, *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775) in southeastern Bulgaria. *Turkish journal of Zoology*, 41: 1–8.
- Thomas J. A., Rose R. J., Clarke R. T., Thomas C. D., Webb N. R. 1999. Intraspecific variation in habitat availability among ectothermic animals near their climatic limits and their centres of range. *Functional Ecology*, 13: 55-64.
- Tiatragul S, Hall J. M., Palnik N. G., Warner D. A. 2019. Lizard nest environments differ between suburban and forest habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126: 392–403.
- Tinkle D. W., Gibbons J. W. 1977. The Distribution and Evolution of Viviparity in Reptiles. *Miscellaneous Publications*, 154: 7–46.
- Toft C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*: 1-21.
- Viitanen P. 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper *Vipera berus berus* (L.) in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 4: 472-546.

- Voituron Y., Heulin B., Surget-Groba Y. 2004. Comparison of the cold hardiness capacities of the oviparous and viviparous forms of *Lacerta vivipara*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 301: 367-373.
- Wever E. G. 2017. Sound reception. Hearing abilities of lizards. *Encyclopaedia Britannica*.
- Wieser W. 1973. Effects of temperature on ectothermic organisms. *Springer*: 240-244,
- Wisler C., Hofer U., Arlettaz R. 2008. Snakes and monocultures: habitat selection and movements of female grass snakes (*Natrix natrix* L.) in an agricultural landscape. *Journal of herpetology*, 42: 337-346.
- Woolrich-Piña G. A., Smith G. R., Lemos-Espinal J. A., Ramírez-Silva J. P. 2015. Do gravid female *Anolis nebulosus* thermoregulate differently than males and non-gravid females? *Journal of thermal biology*, 52: 84-89.

Internetiallikad:

1. Uetz P. 2019. Species numbers. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org/db-info/SpeciesStat.html>
2. NOAA. 2020. What causes a sea turtle to be born male or female? National Ocean Service Website, <https://oceanservice.noaa.gov/facts/temperature-dependent.html>

Lisa 1. Ülevaattetabel Euroopa soomuselitest

Sugukond	Liik	Sigimistüüp	Levila Euroopa piires
Agaamlased (<i>Agamidae</i>)	<i>Stellagama stellio</i>	ovipaaria	Kreeka
Vaskuslased (<i>Anguidae</i>)	<i>Anguis cephallonica</i>	vivipaaria	Lõuna-Kreeka
	<i>A. fragilis</i>	vivipaaria	Lõuna-Soome, Lõuna-Skandinaavia kuni Põhja-Hispaaniani ja Kesk-Kreekani
	<i>Pseudopus apodus</i>	ovipaaria	Loode- ja Lõuna-Balkan
Tõngurlased (<i>Blanidae</i>)	<i>Blanus cinereus</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar
	<i>B. strauchi</i>	ovipaaria	Kreeka (Rhodos, Kos)
Boalased (<i>Boidae</i>)	<i>Eryx jaculus</i>	vivipaaria	Rumeenia, Bulgaaria, osad Vahemere saared
Kameeleonlased (<i>Chamaeleonidae</i>)	<i>Chamaeleo africanus</i>	ovipaaria	Kreeka saared, Malta, Lõuna-Protugal ja -Hispaania
	<i>C. chamaeleon</i>	ovipaaria	Vahemere saared, Lõuna-Portugal ja -Hispaania
Nastiklased (<i>Colubridae</i>)	<i>Coronella austriaca</i>	vivipaaria	Lõuna-Norra ja -Rootsi kuni Lõuna-Euroopa
	<i>C. girondica</i>	ovipaaria	Portugal kuni Itaalia, Lõuna-Prantsusmaa
	<i>Dolichophis caspius</i>	ovipaaria	Bulgaaria, Kreeka ja väike osa põhjapoolsetest riikidest
	<i>D. jugularis</i>	ovipaaria	Kreeka saared, Küpros
	<i>Eirenis collaris</i>	ovipaaria	Bulgaaria
	<i>E. modestus</i>	ovipaaria	Kreeka
	<i>Elaphe dione</i>	ovipaaria	Ida-Ukraina

	<i>E. quatuorlineata</i>	ovipaaria	Horvaatia kuni Kreeka, Itaalia
	<i>E. sauromates</i>	ovipaaria	Musta mere läänerrannik
	<i>Hemorrhoidis algirus</i>	ovipaaria	Malta
	<i>H. hippocrepis</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar, Itaalia saared
	<i>H. nummifer</i>	ovipaaria	Kreeka, Küpros
	<i>H. ravergeri</i>	ovipaaria	Kos (Kreeka)
	<i>Hierophis gemonensis</i>	ovipaaria	Horvaatia kuni Kreeka
	<i>H. viridiflavus</i>	ovipaaria	Prantsusmaa, Põhja-Hispaania, Itaalia, Horvaatia
	<i>Macroprotodon brevis</i>	ovipaaria	Gibraltar
	<i>M. cucullatus</i>	ovipaaria	Lõuna-Hispaania, Portugal, Itaalia saared
	<i>Natrix helvetica</i>	ovipaaria	Inglismaa, Saksamaa kuni Itaalia
	<i>N. maura</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar, Prantsusmaa kuni Itaalia
	<i>N. natrix</i>	ovipaaria	Kogu Euroopa va arktiline ala
	<i>N. tessellata</i>	ovipaaria	Kesk- ja Lõuna- Euroopa, Balkan, Ukraina
	<i>Platyceps collaris</i>	ovipaaria	Bulgaaria
	<i>P. najadum</i>	ovipaaria	Lääne- ja Lõuna- Balkan
	<i>Rhinechis scalaris (Zamenis scalaris)</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar, Lõuna- Prantsusmaa
	<i>Telescopus fallax</i>	ovipaaria	Lääne- ja Lõuna- Balkan
	<i>Zamenis lineatus</i>	ovipaaria	Lõuna-Itaalia
	<i>Z. longissimus</i>	ovipaaria	Lääne- ja Lõuna- Euroopa
	<i>Z. situla</i>	ovipaaria	Lääne- ja Lõuna- Balkan, Lõuna- Itaalia
Gekolased (Gekkonidae)	<i>Cyrtopodion kotschy</i>	ovipaaria	Ungari (introdutseeritud), Lõuna-Itaalia, Kreeka, Bulgaaria

	<i>Hemidactylus turcicus</i>	ovipaaria	Kõik Vahemere- äärsed riigid ja saared
	<i>Mediodactylus kotschy</i>	ovipaaria	Põhja- ja Lõuna- Itaalia, Kagu- ja Lõuna-Balkan
Sisaliklased (<i>Lacertidae</i>)	<i>Acanthodactylus erythrurus</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar
	<i>Algyroides fitzingeri</i>	ovipaaria	Korsika, Sardiinia
	<i>A. marchi</i>	ovipaaria	Kesk- ja Lõuna- Hispaania
	<i>A. moreoticus</i>	ovipaaria	Kreeka
	<i>A. nigropunctatus</i>	ovipaaria	Itaaliast Kreekani, mereäärsed alad
	<i>Anatololacerta anatolica</i>	ovipaaria	Kreeka saared (Samos, Ikaria)
	<i>A. pelasgiana</i>	ovipaaria	Kreeka saared (Ikaria, Rhodos, Symi, Kasos)
	<i>Archaeolacerta bedriagae</i>	ovipaaria	Korsika, Sardiinia
	<i>Dalmatolacerta oxycephala</i>	ovipaaria	Lõuna-Horvaatia kuni Albaania
	<i>Darevskia lindholmi</i>	ovipaaria	Lõuna-Ukraina
	<i>D. praticola</i>	ovipaaria	Serbia, Bulgaaria, Põhja-Kreeka
	<i>D. saxicola</i>	ovipaaria	Lõuna- ja Kagu- Krimm
	<i>Dinarolacerta montenegrina</i>	ovipaaria	Albaania, Montenegro
	<i>D. mosorensis</i>	ovipaaria	Horvaatia kuni Montenegro
	<i>Eremias arguta</i>	ovipaaria	Lõuna- ja Ida- Ukraina
	<i>Hellenolacerta graeca</i>	ovipaaria	Kreeka
	<i>Iberolacerta aranica</i>	ovipaaria	Hispaania, Prantsusmaa
	<i>I. aurelioi</i>	ovipaaria	Andorra, Hispaania
	<i>I. bonnali</i>	ovipaaria	Hispaania, Prantsusmaa
	<i>I. cyreni</i>	ovipaaria	Hispaania
	<i>I. galani</i>	ovipaaria	Hispaania
	<i>I. horvathi</i>	ovipaaria	Kirre-Itaalia, Põhja-Sloveenia, Horvaatia

<i>I. martinezricai</i>	ovipaaria	Hispaania
<i>I. monticola</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar
<i>Lacerta agilis</i>	ovipaaria	Lõuna-Rootsi ja Eesti kuni Lõuna-Euroopa
<i>L. bilineata</i>	ovipaaria	Lääne-Euroopa
<i>L. schreiberi</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar
<i>L. trilineata</i>	ovipaaria	Horvaatia kuni Kreeka, Bulgaaria
<i>L. viridis</i>	ovipaaria	Saksamaa, Poola, terve Balkan, Ukraina
<i>Ophisops elegans</i>	ovipaaria	Lõuna-Bulgaaria, Põhja-Kreeka ja Kreeka saared
<i>Podarcis bocagei</i>	ovipaaria	Loode-Pürenee poolsaar
<i>P. carbonelli</i>	ovipaaria	Hispaania
<i>P. cretensis</i>	ovipaaria	Kreeta
<i>P. erhardii</i>	ovipaaria	Lõuna-Balkan
<i>P. filfolensis</i>	ovipaaria	Malta
<i>P. gaigeae</i>	ovipaaria	Kreeka
<i>P. guadarramae</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar
<i>P. hispanicus</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar, Lõuna-Prantsusmaa
<i>P. levendis</i>	ovipaaria	Lõuna-Kreeka
<i>P. lilfordi</i>	ovipaaria	Baleaari saared
<i>P. liolepis</i>	ovipaaria	Kagu-Hispaania, Andorra, Prantsusmaa
<i>P. melisellensis</i>	ovipaaria	Lääne-Balkan
<i>P. milensis</i>	ovipaaria	Kreeka saared
<i>P. muralis</i>	ovipaaria	Lääne- ja Lõuna-Euroopa, osa Kesk-Euroopast
<i>P. peloponnesiacus</i>	ovipaaria	Kreeka
<i>P. pityusensis</i>	ovipaaria	Baleaari saared, Põhja-Hispaania
<i>P. raffonei</i>	ovipaaria	Itaalia saared
<i>P. siculus</i>	ovipaaria	Lõuna-Euroopa, fragmenteeritud osad Pürenee poolsaares
<i>P. tauricus</i>	ovipaaria	Lõuna- ja Ida-Balkan, Lõuna-

			Ukraina
	<i>P. tiliguerta</i>	ovipaaria	Korsika, Sardiinia
	<i>P. vaucheri</i>	ovipaaria	Lõuna-Pürenee poolsaar
	<i>P. virescens</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar
	<i>P. waglerianus</i>	ovipaaria	Sitsiilia
	<i>Psammodromus algirus</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar, Lõuna-Prantsusmaa
	<i>P. edwarsianus</i>	ovipaaria	Ida-Hispaania, Lõuna-Hispaania
	<i>P. hispanicus</i>	ovipaaria	Hispaania
	<i>P. jeanneae</i>	ovipaaria	Ida-Pürenee poolsaar
	<i>P. manuelae</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar
	<i>P. occidentalis</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar
	<i>Scelarcis perspicillata</i>	ovipaaria	Menorca saar
	<i>Teira dugesii</i>	ovipaaria	Madeira, Lääne-Portugal,
	<i>Timon lepidus</i>	ovipaaria	Lõuna-Prantsusmaa, Pürenee poolsaar,
	<i>T. tangitanus</i>	ovipaaria	Hispaania
	<i>Zootoca vivipara</i>	vivipaaria ja ovipaaria	Kogu Euroopa va enamus Lõuna-Euroopast
<i>Phyllodactylidae</i>	<i>Tarentola mauritanica</i>	ovipaaria	Lõuna-Euroopa
<i>Psammophiidae</i>	<i>Malpolon insignitus</i>	ovipaaria	Fragmenteeritud osad Edela- ja Ida-Balkanis, Lõuna-Kreeka
	<i>M. monspessulanus</i>	ovipaaria	Pürenee poolsaar, Lõuna-Prantsusmaa, Loode-Itaalia
Skinklased (<i>Scincidae</i>)	<i>Ablepharus kitaibelli</i>	ovipaaria	Slovakkiaast Kreekani
	<i>Chalcides bedriagai</i>	vivipaaria	Pürenee poolsaar
	<i>C. chalcides</i>	vivipaaria	Itaalia
	<i>C. ocellatus</i>	vivipaaria	Itaalia saared, Malta, Kreeka, Küpros
	<i>C. simonyi</i>	vivipaaria	Hispaania
	<i>C. striatus</i>	vivipaaria	Pürenee poolsaar, Prantsusmaa

	<i>Heremites auratus</i>	vivipaaria	Kreeka saared
	<i>Ophiomorus punctatissimus</i>	ovipaaria	Lõuna-Kreeka
<i>Sphaerodactylidae</i>	<i>Euleptes europaea</i>	ovipaaria	Itaalia, Lõuna-Prantsusmaa
Pimemadulased (<i>Typhlopidae</i>)	<i>Xerotyphlops vermicularis</i>	ovipaaria	Lõuna-Balkan
Rästiklased (<i>Viperidae</i>)	<i>Macrovipera schweizeri</i>	ovipaaria	Kreeka
	<i>Montivipera xanthina</i>	vivipaaria	Kreeka
	<i>Vipera ammodytes</i>	vivipaaria	Põhja-Itaalia, Austria, Balkan
	<i>Vipera aspis</i>	vivipaaria	Edela-Euroopa
	<i>V. berus</i>	vivipaaria	Kogu Euroopa va Pürenee poolsaar
	<i>V. graeca</i>	vivipaaria	Albaania, Kreeka
	<i>V. latastei</i>	vivipaaria	Pürenee poolsaar
	<i>V. seoanei</i>	vivipaaria	Põhja-Pürenee poolsaar
	<i>V. ursinii</i>	vivipaaria	Fragmenteeritud osad Lõuna- Euroopast ja Balkanist

Lisa 2. Hariliku nastiku levila



Lisa 2. Hariliku nastiku levila (mustaga tähistatud ala, Wikimedia commons).

Lisa 3. Kivisalisaliku levila



Lisa 3. Kivisalisaliku levila (mustaga tähistatud ala, Wikimedia commons).

Lisa 4. Arusisaliku levila



Lisa 4. Arusisaliku levila (mustaga tähistatud ala, Wikimedia commons).

Lisa 5. Hariliku rästiku levila



Lisa 5. Hariliku rästiku levila (mustaga tähistatud ala, Wikimedia commons).

Lisa 6. Vaskussi levila



Lisa 6. Vaskussi levila (mustaga tähistatud ala, Wikimedia commons).

Lisa 7. Silenastiku levila



Lisa 7. Silenastiku levila (mustaga tähistatud ala, Wikimedia commons).

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Triin Lepik,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Ovipaarsete soomuseliste (*Squamata*) elupaigavalik levila põhjapiiril,“ mille juhendaja on Riinu Rannap, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Triin Lepik
19.05.2020