



# Klimateffektsrelaterade förändringar i fenologi och morfologi hos en population av huggorm (*Vipera berus*)

---

Patric Falck

Självständigt arbete • 15 hp  
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU  
Fakulteten för skogsvetenskap  
Uppsala 2022



# Klimateffektsrelaterade förändringar i fenologi och morfologi hos en population av huggorm (*Vipera berus*)

Climate change-related shifts of the phenology and morphology in a population of the common adder (*Vipera berus*).

Patric Falck

|                          |                                                      |
|--------------------------|------------------------------------------------------|
| <b>Handledare:</b>       | <b>Simon Kärvemo, SLU, Institutionen för ekologi</b> |
| <b>Bitr. handledare:</b> | Stefan Andersson, Nyköpings kommun                   |
| <b>Bitr. handledare:</b> | Johan Elmberg, Högsolan Kristianstad                 |
| <b>Examinator:</b>       | Göran Hartman, SLU, Institutionen för ekologi        |

|                              |                                                    |
|------------------------------|----------------------------------------------------|
| <b>Omfattning:</b>           | 15 hp                                              |
| <b>Nivå och fördjupning:</b> | G2E                                                |
| <b>Kurstitel:</b>            | Självständigt arbete i Biologi, G2E                |
| <b>Kurskod:</b>              | EX0894                                             |
| <b>Kursansvarig inst.:</b>   | Institutionen för vatten och miljö                 |
| <b>Utgivningsort:</b>        | Uppsala                                            |
| <b>Utgivningsår:</b>         | 2022                                               |
| <b>Omslagsbild:</b>          | Huggorm ( <i>Vipera berus</i> ) Foto: Patric Falck |

|                   |                                                                                                                              |
|-------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Nyckelord:</b> | Fenologi, huggorm, klimatförändringar, melanism, morfologi, storleksförändring, <i>Vipera berus</i> , våraaktivitet, ömsning |
|-------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

**Sveriges lantbruksuniversitet**  
Fakulteten för skogsvetenskap  
Institutionen för ekologi

## Sammanfattning

Förändringarna i klimatet har ofta negativa konsekvenser på hela ekosystem där enskilda djurarter och deras habitat drabbas, där reptiler och amfibier inte är något undantag. Analys av huggormsdata från insamlat material sedan början av 1940 – talet till slutet av 1990 - talet avslöjar hur huggormar tros påverkas av ett förändrat klimat. Studiens syfte är att undersöka hur huggormar fenologiskt och morfologiskt påverkas av klimatförändringar och om det finns en koppling mellan morfologiska och fenologiska förändringar. Analysen visar att individers aktivitetsmönster påverkas där våren tidigareläggs hos honor. Analys av hanarna inom populationen visar att ömsningen sker tidigare i slutet av 1990 – talet jämfört med 1970-talet. Gemensamt för de fenologiska resultaten hos honorna och hanar är ett potentiellt samband med ett varmare klimat. Resultat av den morfologiska analysen visar även att hanar inom populationen ökar i storlek mellan 1944 - 1997 där en koppling till populationens fenologiska förändringar är möjlig. Storleksskillnader inom populationen analyseras och en signifikant storleksskillnad där melanistiska hanar är större än icke melanistiska hanar påvisas. Andelen melanism inom populationen är undersökt och den befintliga fördelningen anses vara hög motsvarande 47% hanar och 49% honor. Förändringen av melanism inom populationen över tid är även den analyserad och här påvisades ingen signifikant förändring mellan åren 1944 – 1997.

*Nyckelord:* Fenologi, huggorm, klimatförändringar, melanism, morfologi, storleksförändring, *Vipera berus*, våraaktivitet, ömsning.

## Abstract

Climate change do often have negative consequences for entire ecosystems where individual species and their habitats are affected, where reptiles and amphibians are no exceptions. Analysis of adder data from material collected from the early 1940s to the end of 1990 reveals how adders are believed to be affected by a changing climate. The purpose of the study is to investigate how adders are phenologically and morphologically affected by climate change and weather there is a connection between morphological and phenological changes. The analysis shows that individual activity patterns are affected where spring is brought forward among females. Analysis of the males in the population shows that the shedding takes place earlier in the late 1990s, in contrast to the 1970s. Common to the phenological results in females and males there seems to be a connection with a warmer climate. Results of the morphological analysis also shows that males within the population increase in size between 1944-1997 where a connection to the population's phenological changes is possible. Size difference within the population is analyzed and a significant size difference where melanistic males are larger than non-

melanistic males can be interpreted. The proportion of melanism within the population is analyzed and the existing distribution is considered high corresponding to 47% in males and 49% in females. The change in melanism over time has also been analyzed and no significant change was detected between the years 1944-1997.

*Keywords:* Climate change, common adder, melanistic, morphology, phenology, shedding, spring activity, *Vipera berus*.

# Innehållsförteckning

|                                                    |           |
|----------------------------------------------------|-----------|
| <b>Tabellförteckning .....</b>                     | <b>6</b>  |
| <b>Figurförteckning .....</b>                      | <b>7</b>  |
| <b>Förkortningar .....</b>                         | <b>8</b>  |
| <b>1.    Introduktion .....</b>                    | <b>9</b>  |
| <b>2.    Metod.....</b>                            | <b>11</b> |
| 2.1   Studieområde och lokal klimatförändring..... | 11        |
| 2.2   Data.....                                    | 12        |
| 2.2.1   Storlek.....                               | 13        |
| 2.2.2   Färgvariation .....                        | 13        |
| 2.2.3   Aktivitet och ömsningar.....               | 14        |
| 2.3   Statistisk analys .....                      | 15        |
| 2.3.1   Fenologi .....                             | 15        |
| 2.3.2   Morfologi .....                            | 16        |
| <b>3.    Resultat .....</b>                        | <b>17</b> |
| 3.1   Fenologiska resultat.....                    | 18        |
| 3.2   Morfologi .....                              | 20        |
| <b>4.    Diskussion .....</b>                      | <b>23</b> |
| <b>Referenser.....</b>                             | <b>29</b> |
| <b>Tack.....</b>                                   | <b>33</b> |

# Tabellförteckning

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabell 1: Resultat från analys av huggormar (V. berus) i univariata modeller. Våraktivitet hos honor, ömsning hos hanar, storleksförändring hos hanar, storleksförändring hos hanar från 1970 och storleks hos melanistiska (mel) jämfört med icke mel hanar påvisar signifikans (markerat med fet stil)..... | 17 |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

# Figurförteckning

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figur 1: Medelvärde för vårens medeltemperaturer mars, april och maj vid 35 svenska mätstationer. (SMHI 2019b).....                                                                                                                                                                                                                                               | 11 |
| Figur 2: Förändringarna i årsmedeltemperatur i Stockholm (Observatorielunden) där temperaturen är korrigerad för att reducera det som är en effekt av en så kallad "urban värmeö". (Stockholm stad 2022) .....                                                                                                                                                    | 12 |
| Figur 3: Exempel på färgvariation hos huggorm ( <i>Vipera berus</i> ). A) Icke melanistisk med brun grundfärg (Foto: Patric Falck) B) Icke melanistisk med grå grundfärg (Foto: Patric Falck) C) Melanistisk (Foto: Daniel Calais).....                                                                                                                           | 14 |
| Figur 4: Första observationer/första fångst tillfället 1978 – 1997 av huggorm ( <i>V. berus</i> ). Linjernas lutning baseras på prediktioner från modellerna. (Hanar blå, Honor röd). "Dag" avser antal dagar sedan årsskiftet. ....                                                                                                                              | 18 |
| Figur 5: Tidpunkten för första ömsning 1978 – 1997 hos huggorm ( <i>V. berus</i> ). En signifikant förändring där ömsningstillfällena tidigareläggs med åren påvisas hos hanar ( $p = <0,001$ ; Tabell 1). Marginell signifikans kan ses hos honor ( $p = 0,054$ ). Linjernas lutning baseras på prediktioner från modellerna. (Hanar vänster, Honor höger). .... | 19 |
| Figur 6: Storlek hos melanistiska samt icke melanistiska individer av huggorm ( <i>V. berus</i> ) (SVL) 1944 – 1997. Hanar (vänster) visar signifikanta skillnader inom melanism ( $p = 0,003$ ; Tabell 1), honor (höger) har icke signifikanta skillnader ( $p = 0,888$ ). ....                                                                                  | 20 |
| Figur 7: Förändring av andelen melanism hos huggorm ( <i>V. berus</i> ) mellan årtalen 1944 - 1997. Ingen signifikant förändring kan tydas mellan årtalen. Hanar vänster, honor höger.....                                                                                                                                                                        | 21 |
| Figur 8: Storleksförändring mellan 1944 – 1997 hos huggorm ( <i>V. berus</i> ), vänster. Storleksförändring mellan 1970 – 1997 hos huggorm ( <i>V. berus</i> ), höger. Linjernas lutning baseras på prediktioner från modellerna. (Hanar blå, honor röd).....                                                                                                     | 22 |

## Förkortningar

|     |                                           |
|-----|-------------------------------------------|
| SLU | Sveriges lantbruksuniversitet             |
| SVL | Nos – kloaklängd. (Längd exklusive svans) |



# 1. Introduktion

Klimatförändringar har idag omfattande konsekvenser jorden runt vilket kan leda till minskad biodiversitet. IPCC klimatrapport (*IPCC 2022*) antyder att klimatet kommer att förändras drastiskt och medföra stora konsekvenser under kommande decennium om inte åtgärder vidtas. Man kan idag se hur antropogen påverkan har förändrat klimatet och den globala medeltemperaturen beräknades under de senaste trettio åren ha ökat med 0,7 °C jämfört med förindustriell tid (*SMHI 2019a*). I nordliga områden som Sverige har medeltemperaturen ökat med 1,7 °C under motsvarande tid.

Förändringarna i klimatet har ofta negativa konsekvenser på hela ekosystem där enskilda djurarter och deras habitat drabbas, där reptiler och amfibier inte är något undantag (*Gibbons et al. 2000; Stuart et al. 2004; Araújo et al. 2006*). Klimatförändringarna resulterar exempelvis i att arters habitat som de är anpassade till riskerar att förändras (*Poiani & Johnson 1991*), och att försämrad kroppskondition till följd av milda vintrar kan leda till negativa effekter på reproduktion och överlevnad (*Brischoux et al. 2016*). Förändringar i vädermönster har också visat sig påverka födotillgången som i sin tur influerar arters populationsdynamik (t.ex. *Madsen & Shine 2000; Jenouvrier 2013; Hetem et al. 2014*).

Reptiler är liksom groddjur ektotermer, organismer som använder sig av abiotiska faktorer i sin omgivning för termoregulering (*Vitt & Caldwell 2009*). Dessa faktorer är avgörande för reptilers metabolism och aktivitet. Förändras dessa förhållanden riskerar detta att påverka arters fenologiska mönster (*Rueda & Pleguezuelo 2009; Rugiero et al. 2013*) och fenotypiska karaktär som ett svar på klimatförändringarna, och inte alltid till det bättre (*Urban et al. 2014*). Det finns dock få studier som är utförda över längre perioder som påvisar att reptil- och amfibiearter påverkas fenologiskt av ett förändrat klimat. Längre aktivitetsperioder kan ses hos ödlesnok (*Malpolon monspessulanus*) (*Rueda & Pleguezuelo 2009*) och aspishuggorm (*Vipera aspis*) (*Rugiero et al. 2013*). Tidigare aktivitetsperiod kan under våren ses hos skogsödla (*Zootoca vivipara*) (*Ovaskainen et al. 2013*). Även hos arter i norra Europa har fenologin påverkats av ett förändrat klimat, där aktivitetsmönstret visat sig vara starkt kopplat till reproduktionen hos sandödla (*Lacerta agilis*) i Sverige

(Ljungström et al. 2015). Förändrat aktivitetsmönstret kopplat till reproduktion har även observerats hos strandpadda (*Bufo calamita*) i Storbritannien (Beebe 1995) till följd av ett förändrat klimat.

Med min studie vill jag undersöka huruvida fenologiska förändringar förekommer inom en svensk population av huggormar, *Vipera berus*, och utvärdera om det finns en klimatologisk koppling till fenologi och morfologi. Här är färgteckning ett exempel på en morfologisk anpassning till ett visst klimat (Goldenberg et al. 2022). Melanism är ett exempel och ger en klar fördel i kallare klimat eftersom det finns en termoreglerande fördel i att vara mörkt pigmenterad eller svart (Clusella-Trullas et al. 2008; Freiria et al. 2020). Även om melanism kan tänkas vara fördelaktigt i ett nordiskt klimat verkar det som att predationstrycket ökar hos individer som uppvisar den melanistiska morfotypen (Andren & Nilsson 1981) samtidigt som icke melanistiska individer tycks ha ett lägre predationstryck till följd av en kryptisk färgteckning (Wuster et al. 2004).

De huvudsakliga frågorna i studien är:

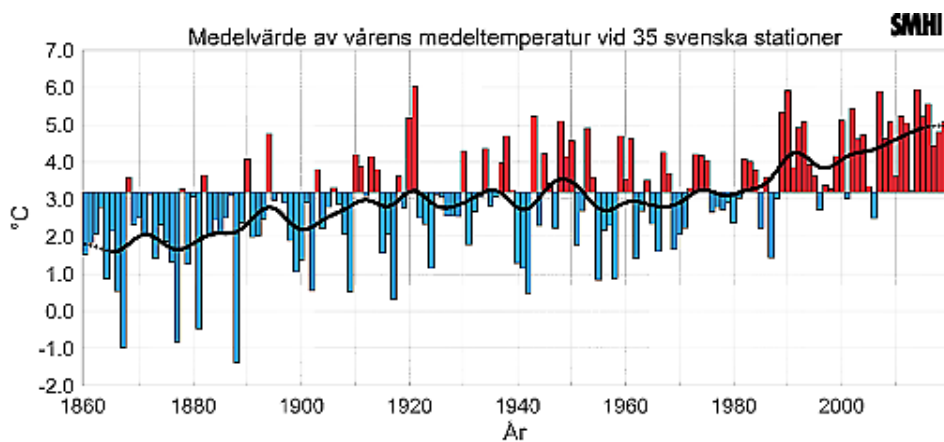
1. Kan klimatförändringar leda till fenologiska skiftningar hos huggorm?
2. Kan klimatförändringar förändra morfologin hos huggormspopulationer?
3. Finns det en koppling mellan fenologi och morfologi?

Vidare diskuteras hur ett förändrat klimat kan påverka reproduktion och överlevnad och en ”trade off” mellan predation och termoreglering. Resultaten i studien kan komma att belysa vikten av hur reptilarter i norra Europa kan ha påverkats av klimatförändringar och hur framtida naturvårdsinsatser och bevarandeprojekt bör utformas för att bevara vår svenska herpetofauna.

## 2. Metod

### 2.1 Studieområde och lokal klimatförändring

Studieområdet Nackareservatet ligger strax söder om Stockholm i ett område motsvarande cirka 1,5 kvadratkilometer. Här är en långtidsinventering av en huggormspopulation (*V. berus*) utförd. Vi vet idag att klimatförändringarna påverkar arter i en global skala och för att studera effekterna på lokala populationer är därför lokala klimatdata minst lika viktig. Klimatdata från mätstationer inom landet beskriver förändringen ur ett historiskt perspektiv med vårens medeltemperaturer och via 35 olika mätstationer fördelade över landet (Fig.1).

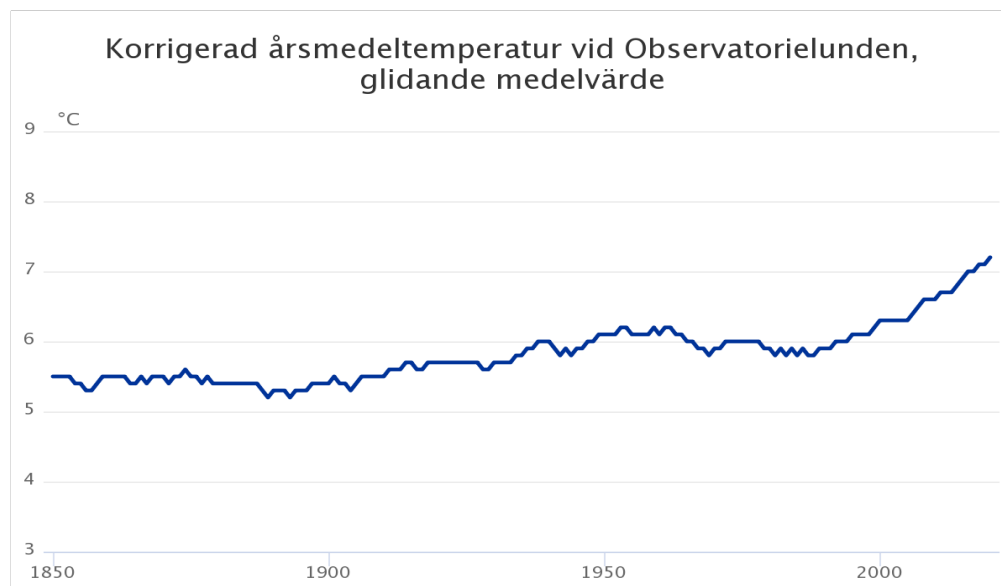


Figur 1: Medelvärde för vårens medeltemperaturer mars, april och maj vid 35 svenska mätstationer. (SMHI 2019b)

Tydliga förändringar i klimatet kan ses och en fluktuerande temperatur under de gångna åren förekommer. En stadig trend syns dock tydligt under senare år, där temperaturerna ökar kraftigt och medeltemperaturen sällan är under 3 °C. Lägre sammanhängande medeltemperaturer är däremot observerade mellan mitten och slutet av 1970-talet och under ett kortare intervall på 1980-talet (SMHI 2019a). Mätstationer i Stockholm är liksom vårens nationella medeltemperaturer påverkade

och här kan det ses ett liknande mönster, med en ökning av årsmedeltemperaturen förekommer och är tydligast under slutet av 1900 – talet och i början på 2000-talet.

Då mätstationen ligger i centrala Stockholm riskerar detta därför att påverkas av mänskliga faktorer och det som urbaniseringen innebär i form av infrastruktur, spillvärme och minskad växtlighet som leder till värmande effekter, även kallat ”urban värmeö” (Stockholm stad 2019; Stewart & Mills 2021).



Figur 2: Förändringarna i årsmedeltemperatur i Stockholm (Observatorielunden) där temperaturen är korrigerad för att reducera det som är en effekt av en så kallad ”urban värmeö”. (Stockholm stad 2022)

Man kan se att förändringarna skett under en lång tid och att en stadig ökning förekommer, med exponentiella förändringar under 1970 talet kan detta hjälpa oss att förstå ekologiska effekter på inhemska populationer. Mätstationen i Stockholm (Fig. 2) ligger i samma län som studiepopulationen och är därför relevant som jämförande data till resultaten av populationsstudien.

## 2.2 Data

Studien innefattar analyser av redan insamlat material av Carl Edelstam (1924 - 2016) som var verksam vid naturhistoriska riksmuseet i Stockholm. Inventeringen utfördes på en population huggormar, *V. berus* i Nackareservatet. Han har fört fältprotokoll med relevant information för varje enskild huggormsindivid som är funnen i populationen. På protokollen anges observationstillfällen för varje individ under samma och flertalet år, men också individuella egenskaper som färgteckning,

storlek (längd, svanslängd, vikt), kön, ömsningstillfälle och första observation. Inventeringen utfördes mellan åren 1944 – 1997, totalt alltså under 53 år. Av den data som samlats in begränsade jag studien till huggormarnas våraaktivitet, där hela månaderna februari till maj inkluderades i materialet. Observationerna är dock som tidigast från 18:e mars och som senast till 29:e maj. Begränsningen av månader gör att vi kan analysera individernas första ömsning under åren och individernas våraaktivitet dvs, starten på året och kommer benämnas som första observationstillfälle. Mot bakgrund av det insamlade materialets omfattning är denna begränsning också rimlig. I materialet som analyserats förekommer det 201 köns mogna individer över 312 fångstillfällen på våren (inklusive återfångster) som ansetts relevant för studien.

Liknande fångst-återfångst-studier vars syfte är att följa individer inom huggormspopulationer har utförts tidigare (*Benson 1999*). I dessa har kombinationen av färgteckningen på huvud/nacke, ryggteckning och fjällstrukturen på huvudet visat sig vara en tillförlitlig metod för att skilja individer åt. I en annan publikation rörande identifiering av återfångade individer nämner Carl själv vilka metoder som applicerats för att avgöra vad som är tillförlitligast för individuell identifiering över längre perioder (*Carlström & Edelstam 1946*). Fjällklippning, numrerade metallobjekt och fotoidentifikation utvärderades och av dessa tycks fotoidentifikation vara pålitligast där ryggmönster hos huggormar är applicerbart för att återkommande identifiera individer.

### 2.2.1 Storlek

Könsfördelningen som analyseras är av stor vikt, då det förekommer könsdimorfism hos huggormar i t.ex. storlek (*Madsen 1988*). Storleksmått som angivits för individerna är totallängd, svanslängd och vikt. Eftersom längden är given i total kroppslängd valde jag att räkna om dessa till det vanligare förekommande måttet SVL (avstånd från nospets till kloaköppning). Detta är gjort på följande sätt (totallängd – svanslängd = SVL).

### 2.2.2 Färgvariation

Huggormar är polymorfa (Fig. 3) vad gäller färgteckning och uppvisar dessutom stor variation (*Forsman & Ås 1987; Kåre et al. 2001; Strugariu & Zamfirescu 2011;*

Nylander 2021). I denna studie har individernas färg noggrant beskrivits av Carl Edelstam, där både grundfärg och bandfärg anges. Trots noggrannheten finns det utrymme för tolkning. På grund av detta har färgerna definierats och grupperats till tre typer för att minska antalet färgvariationer. I analyserna jämfördes melanistiska med normalfärgade hos båda könen (Fig. 3).



Figur 3: Exempel på färgvariation hos huggorm (*Vipera berus*). A) Icke melanistisk med brun grundfärg (Foto: Patric Falck) B) Icke melanistisk med grå grundfärg (Foto: Patric Falck) C) Melanistisk (Foto: Daniel Calais).

### 2.2.3 Aktivitet och ömsningar

Aktivitetsmönstret skiljer sig mellan könen (Kåre *et al.* 2001) och detta kan framförallt observeras efter dvalan, där honor i regel kommer fram senare än hanar (Andersson 2003). För att jämföra aktivitetsmönster mellan könen användes därför enbart individer där könet var angivet. Bortsett från individens kön användes enbart

individer som uppnått en sexuell reproduktiv storlek då aktivitetsperioderna skiljer sig åt även här (*Andersson 2003*). För att avgöra om individer är könsmogna utifrån storlek används längden i cm (SVL) där 40 cm anses vara minsta reproduktiva storlek hos hanar och 45 cm minsta reproduktiva storlek för honor (*Madsen 1988*). Samtliga individer som är uppmätta till 40 respektive 45 cm beroende på kön mellan februari och maj inkluderas därför i studien.

Informationen på Carl Edelstams datakort (trots ordentligt bevarande) har ibland varit svårtolkad. Vid dessa tillfällen har datumen använts som hjälp för att avgöra hur troligt det är att det skett en ömsning eller ej. Detta har också varit till hjälp där uttryck så som, ”rygg lortig”, ”buk matt” och ”buk blank” har beskrivit om en ömsning ägt rum eller ej. Datumen har då jämförts med andra individer av samma kön under samma år för att skapa sig en bild av hur tolkning bör göras för att informationen ska stämma i största möjliga mån. Andra uttryck är däremot enklare att tolka och om ömsning ägt rum eller ej är oftast tydligt.

## 2.3 Statistisk analys

Datat har samlats in från pärmar på Naturhistoriska riksmuseet i Stockholm och bearbetas i Microsoft Excel för senare analyser i statistikprogrammet R, version 4.1.3 (2022-03-10). Analyserna skedde i olika steg utefter fenologisk eller morfologisk karaktär. Samtliga modeller utfördes separat för hanar och honor.

### 2.3.1 Fenologi

Linjära modeller (LM) med normalfördelade residualer användes för att undersöka om första observationsdatum (antal årsdagar som förklarande variabel) förändrades över år (respons). Eftersom årsdagar kan räknas som ett antal, användes en Poissonfördelning.

För första ömsningsdatum användes Generaliserade linjära modeller (GLM) eftersom residualerna skiljde sig från normalfördelning (testat med Shapiro.test-funktionen i R). Här användes årstag för vårens ömsning som förklarande variabel mot förändring över år (respons). Endast de första observationstillfällena inkluderas i de fenologiska analyserna.

### 2.3.2 Morfologi

En jämförelse av storleken (SVL) mellan melanistiska och icke-melanistiska individer analyserades med (two-sample) t-test. Även fördelningen av melanistiska (svarta) och icke-melanistiska huggormar över år analyserades med GLM. Här användes en binomial logistisk regressionsmodell för varje individ, med "1" för melanistiska och "0" för icke-melanistiska som responsvariabel och år som förklarande variabel. Endast de första observationstillfällena inkluderas i denna analys.

Storleksförändringar hos individer över år analyserades med linjärt mixade modeller (LMM), eftersom residualerna var normalfördelade. Här användes SVL som respons, år som "fixed" förklarande variabel och individ som "random factor". Detta gjordes eftersom hela datasetet användes, där samma individ kunde fångas flera gånger, s.k. "repeated measures". För dessa analyser användes lme4 package i R (*Bates et al 2015*). Data analyserades över olika årsperioder, och ett nytt test från år 1970 är genomfört för att se om storleksförändringen ser densamma ut som för tidigare år. Anledningen till detta har att göra med den mindre mängd data som samlades under 1960 - 1970.

Prediktioner utifrån modellerna visualiserades med package "effects" i R (*Fox 2003*).



### 3. Resultat

Studien omfattar totalt 201 individer. Könsfördelningen var 61% hanar (N=122) respektive 39 % honor (N=79). En signifikant skillnad kunde tydas i de fenologiska analyserna där våraktivitet och ömsning är förändrat. Även vissa morfologiska egenskaper visade på signifikanta förändringar över tid. Grundligare redovisning av resultat kommer ske där p-värdet visar på signifikans under 0.05.

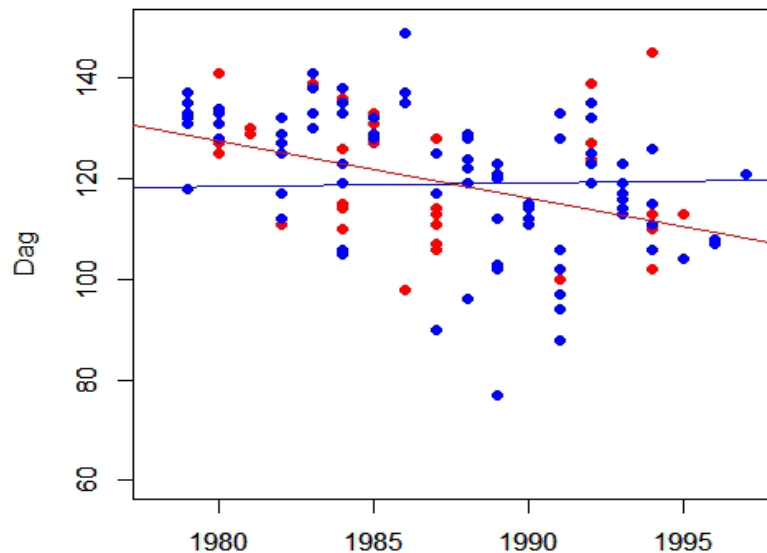
*Tabell 1: Resultat från analys av huggormar (V. berus) i univariata modeller. Våraktivitet hos honor, ömsning hos hanar, storleksförändring hos hanar, storleksförändring hos hanar från 1970 och storlek hos melanistiska (mel) jämfört med icke melanistiska hanar påvisar signifikans (markerat med fet stil).*

|                                                | Analyserade årtal | Modell | Estimat | Standard fel | Sum Sq | Medel Sq | F-värde | t-värde | z-värde | p-värde      |
|------------------------------------------------|-------------------|--------|---------|--------------|--------|----------|---------|---------|---------|--------------|
| Vår aktivitet hanar                            | 1978-1997         | LM     | 0,071   | 0,072        |        |          |         | 0,992   |         | 0,322        |
| Vår aktivitet honor                            | 1978-1997         | LM     | 1,133   | 0,244        |        |          |         | -4,636  |         | <0,001       |
| Ömsningar hanar                                | 1978-1997         | GLM    | -0,009  | 0,002        |        |          |         |         | -3,704  | <0,001       |
| Ömsningar honor                                | 1978-1997         | GLM    | -0,01   | 0,005        |        |          |         |         | -1,926  | 0,054        |
| Storleksskillnad mellan mel och icke mel hanar | 1944-1997         | T.test |         |              | 104,33 | 104,33   | 9,349   |         |         | <b>0,003</b> |
| Storleksskillnad mellan mel och icke mel honor | 1944-1997         | T.test |         |              | 10,658 | 10,658   | 1,225   |         |         | 0,276        |
| Storleksförändring hanar                       | 1944-1997         | LMM    |         |              | 106,54 | 106,54   | 6,941   |         |         | <b>0,009</b> |
| Storleksförändring honor                       | 1944-1997         | LMM    |         |              | 7,639  | 7,639    | 0,828   |         |         | 0,365        |
| Storleksförändring hanar från 1970             | 1970-1997         | LMM    |         |              | 80,817 | 80,817   | 6,315   |         |         | <b>0,013</b> |
| Storleksförändring honor från 1970             | 1970-1997         | LMM    |         |              | 22,894 | 22,894   | 2,146   |         |         | 0,147        |
| Förändring mel hanar                           | 1944-1997         | GLM    | 0,011   | 0,013        |        |          |         |         | 0,857   | 0,391        |
| Förändring mel honor                           | 1944-1997         | GLM    | 0,006   | 0,013        |        |          |         |         | 0,487   | 0,626        |

### 3.1 Fenologiska resultat

#### Våraktivitet

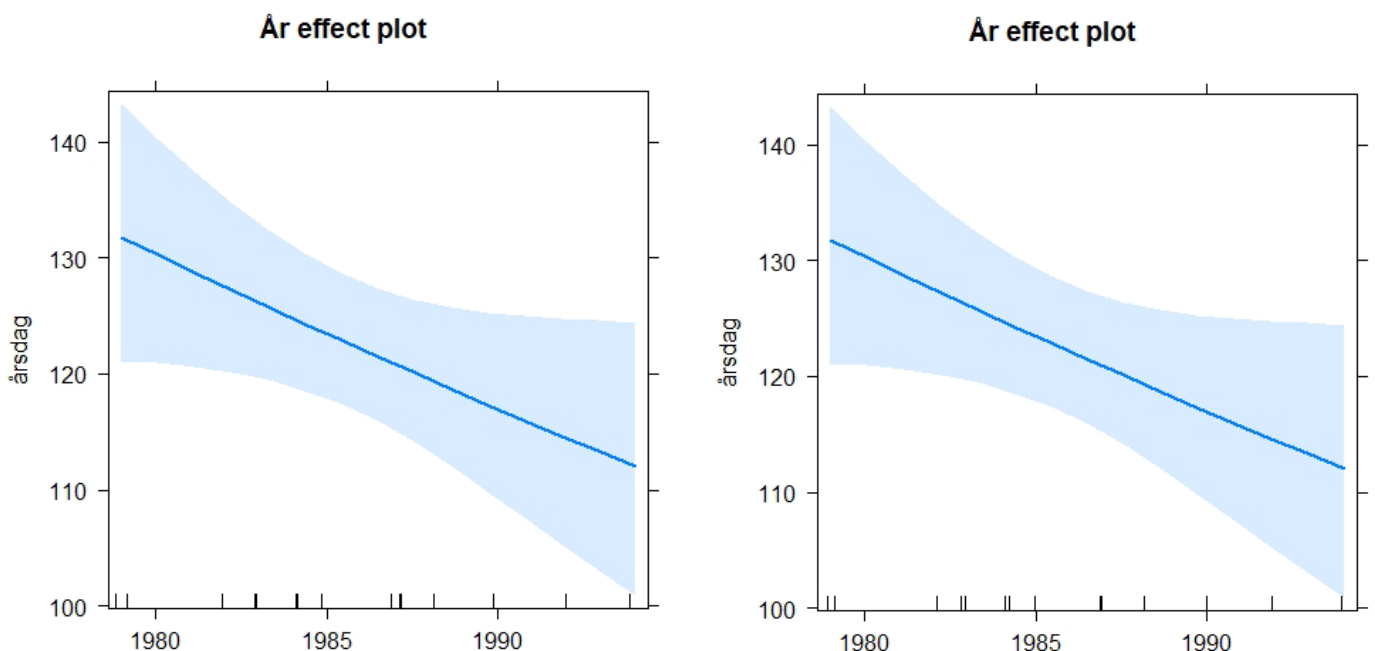
Data från 1978 - 1997 visar att observationerna tycks vara tidigare för honor under åren och något senare för hanar (Fig. 4). Dock är variationen stor och avvikande data (outliers) förekommer, dvs honor eller hanar med extrema observationer åt något håll. Resultaten från 1978 till 1997 visar enbart signifikans hos honor ( $p = <0,001$ ; Tabell 1) som observerats tidigare under de senare åren till skillnad från populationens hanar ( $p=0,322$ ).



Figur 4: Första observationer/första fångst tillfället 1978 – 1997 av huggorm (*V. berus*). Linjernas lutning baseras på prediktioner från modellerna. (Hanar blå, Honor röd). "Dag" avser antal dagar sedan årsskiftet.

## Ömsningar

En linjär trend visar att liknande förändringar förekommer hos bägge könen från 1978 till 1997. Trenden visar tydligt att den första ömsningen infaller tidigare genom åren (Fig. 5). Gällande hanarna, observeras första ömsningen under 1970-talet runt dag 130 - 135 (andra veckan i maj) och på 1990-talet till dag 110 - 115 (slutet av april). Detta gäller även honorna. Förskjutningen av ömsningen till tidigare på året motsvarar cirka 20 dagar för honor och hanar (Fig. 5). Resultaten visar att det förekommer en stark signifikans hos hanar ( $p = <0,001$ ; Tabell 1). Honor påvisar däremot en marginell signifikans ( $p = 0,054$ ).

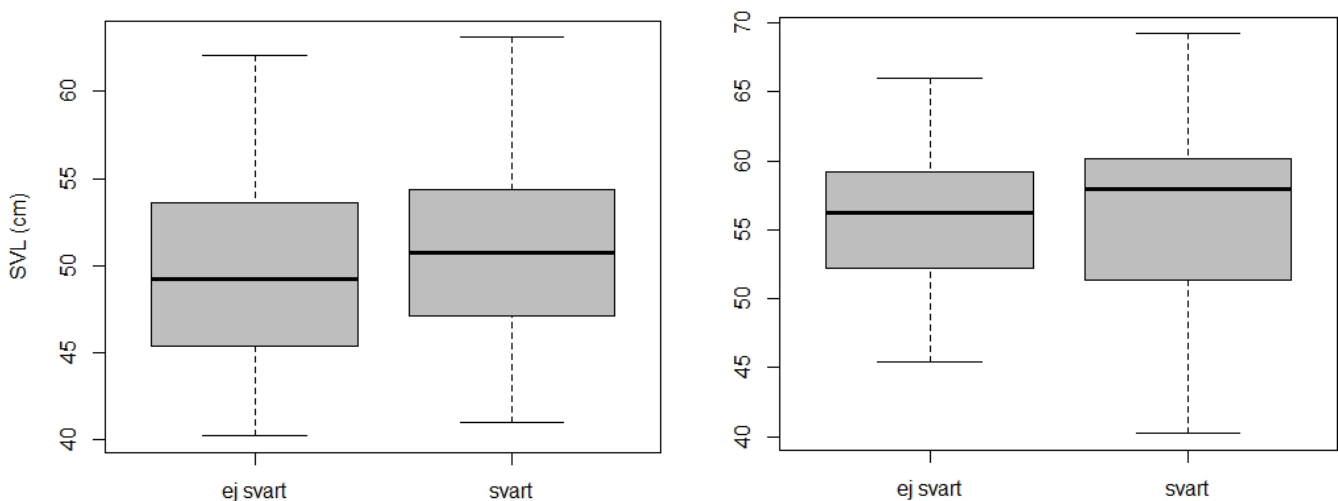


Figur 5: Tidpunkten för första ömsning 1978 – 1997 hos huggorm (*V. berus*). En signifikant förändring där ömsningstillfällena tidigareläggs med åren påvisas hos hanar ( $p = <0,001$ ; Tabell 1). Marginell signifikans kan ses hos honor ( $p = 0,054$ ). Linjernas lutning baseras på prediktioner från modellerna. (Hanar vänster, Honor höger).

## 3.2 Morfologi

### Storlek hos melanistiska och icke melanistiska individer

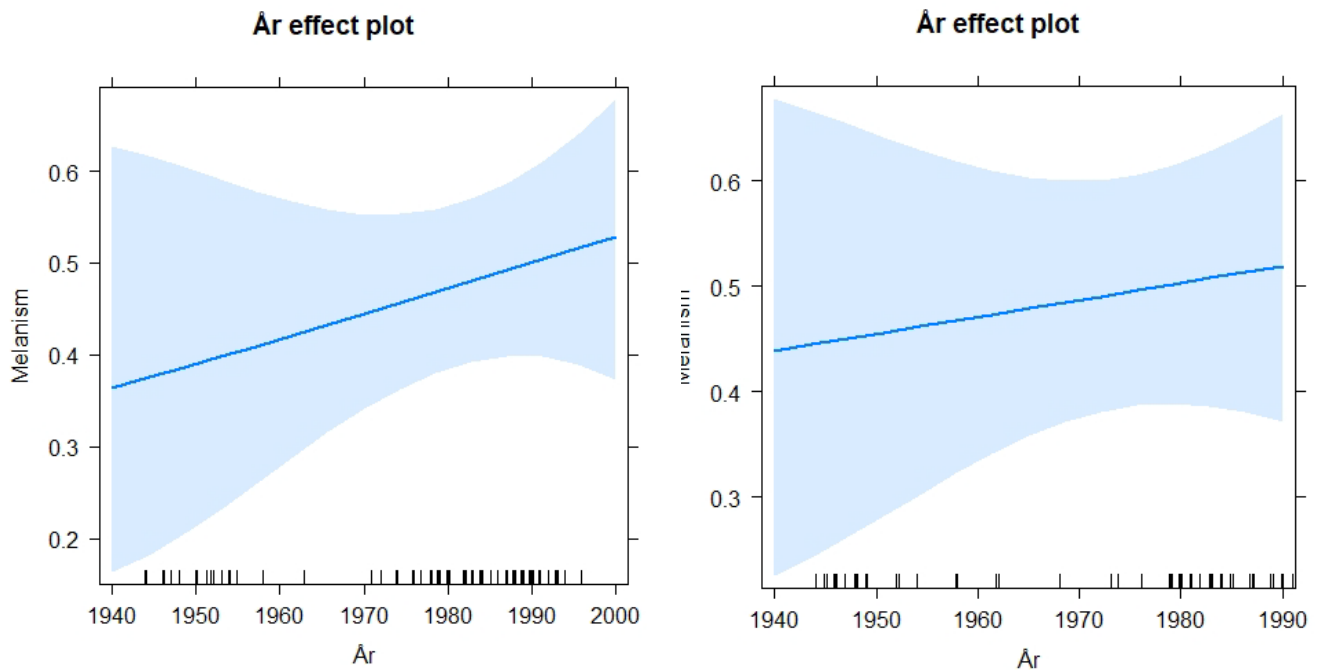
Storleksskillnaden mellan hanar och honor är tydbar hos huggormar, där honor uppvisar en något större storlek. Inom populationen har icke melanistiska hanar ett medelvärde på 49,5 cm (SVL) och honor 55,6 cm (SVL). De melanistiska hanarna är signifikant större, där medelvärdet för hanar är 50,9 cm (SVL) och 56,2 cm (SVL) för honor. Resultaten visar dock att värdena för melanistiska och icke melanistiska honor inte visar någon signifikant skillnad, men boxdiagrammen ger en bra bild av storleksfördelningen inom populationen. De beskriver könsdimorfismen som förekommer rörande storleksskillnader hos hanar och honor. Resultaten beskriver även förekommande storleksskillnader mellan icke melanistiska och melanistiska hanar (Fig. 6;  $F(1) = 9.349$ ,  $p = 0.003$  där melanistiska hannar är större än icke-melanistiska (Fig. 6). Rörande populationens fördelning av melanism mellan åren 1944 – 1997 uppvisas 47 % hos hanar och 49% hos honor.



Figur 6: Storlek hos melanistiska samt icke melanistiska individer av huggorm (*V. berus*) (SVL) 1944 – 1997. Hanar (vänster) visar signifikanta skillnader inom melanism ( $p = 0.003$ ; Tabell 1), honor (höger) har icke signifikanta skillnader ( $p = 0.888$ ).

## Förändring av andel melanism över tid

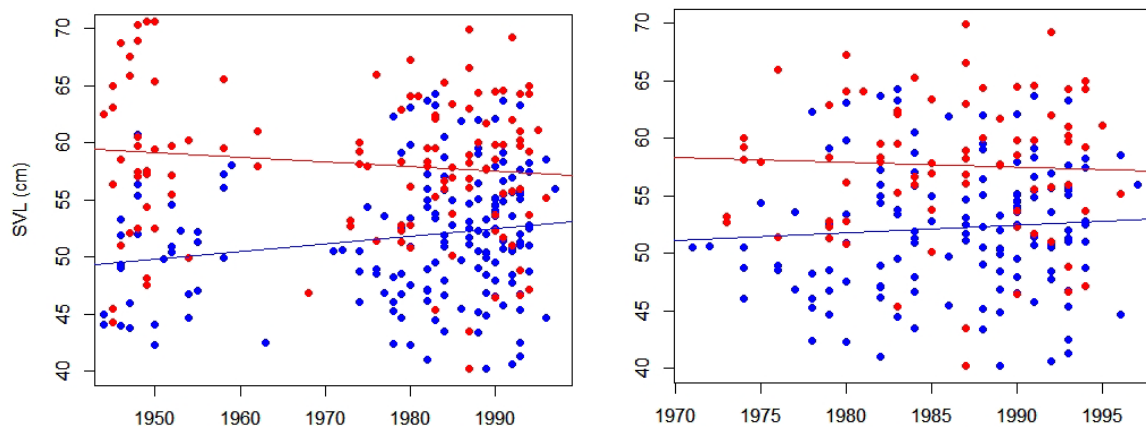
Analysen är gjord för att undersöka förändringen av melanism över tid inom populationen. Resultaten visar ingen signifikant förändring mellan årtalen 1944 - 1997 hos hanar ( $p=0,391$ ) eller honor ( $p=0,626$ ) (Fig. 7; Tabell 1). Därför görs antagandet att fördelningen melanism har sett ungefär det samma ut över åren.



Figur 7: Förändring av andelen melanism hos huggorm (*V. berus*) mellan årtalen 1944 - 1997. Ingen signifikant förändring kan tydas mellan årtalen. Hanar vänster, honor höger.

## Storleksförändringar honor och hanar

Ingen förändring i storlek hittades hos honor över de analyserade åren 1944 – 1997. ( $p=0.222$ ). Däremot förekommer en tydlig och signifikant ökande storleksförändring hos hanar över samma år ( $F(1, 106) = 6.941, p=0.009$ ; Fig.8; Tabell 1). Analys utförd mellan åren 1970 – 1997 visar även denna period en storleksökning hos hanar ( $t(1,81) = 6.3152, p=0.013$ (Fig. 8; Tabell 1).



Figur 8: Storleksförändring mellan 1944 – 1997 hos huggorm (*V. berus*), vänster. Storleksförändring mellan 1970 – 1997 hos huggorm (*V. berus*), höger. Linjernas lutning baseras på prediktioner från modellerna. (Hanar blå, honor röd).

## 4. Diskussion

### Global biodiversitet påverkas

Arter jorden runt påverkas av klimatförändringarna som idag äger rum (*Gibbons et al. 2000; Stuart et al. 2004; Araújo et al. 2006*) där bland annat populationsdynamiken påverkas (*Madsen & Shine 2000, Jenouvrier 2013, Hetem et al. 2014*) och reproduktionen drabbas (*Brischoux et al. 2016*). Effekter av klimatförändringar som också är tydbara hos reptiler och amfibier visar även att fenologiska aktivitetsmönster påverkas (*Beebee 1995; Rueda & Pleguezuelo 2009; Rugiero et al. 2013; Ljungström et al. 2015*). Många organismer och organismsamhällen verkar alltså drabbas av negativa effekter och att global biodiversitet är hotad av ett förändrat klimat.

Mina resultat tyder på att även huggormen påverkas av klimatet. Populationen av huggormar som är studerad i Nackareservatet visar ett antal avvikande mönster under det analyserade långtidsdatat. Här är våraktivitet, ömsningar, storleken för melanistiska hanar och storleksförändringen över åren hos hanar de resultat som visar en tydlig förändring. Fenologiska resultat visar att våraktiviteten och ömsning tidigareläggs. Under åren 1978–1997 tidigareläggs vår-aktiviteten med cirka 15 dagar hos honor. Ömsningen tidigareläggs hos hanar med cirka 20 dagar mellan åren 1978 och 1997. En liknande trend syns även hos honorna. Morfologiskt kan man hos hanar se en storleksförändring inom populationen redan från 1940 talet där melanistiska hanar visar signifikant större storlek än icke melanistiska individer. Förändringen i storleken över tid är även den påverkad och för hanar ökar storleken över åren. Morfologiska och fenologiska förändring kan innebära negativa konsekvenser. Det är dock svårt att säga om detta leder till något negativt hos huggormarna.

### Fenologi: Första observation & ömsning

Ett av mönstren som analyserats inom populationen är våraktiviteten, här är det tydligt att honor visar ett korrelerande mönster med klimatdata där våraktiviteten tycks bli tidigare under de senare åren. Mellan 1978 och 1997 förflyttas aktivitetsperioden bakåt med cirka 15 dagar. 1978 var medelobservationen för

honor runt dag 130, dvs. början av maj. Under 1997, 19 år senare är medeldagen för observationer dag 115, dvs. under slutet av april. Fenologiska aspekter hos huggormar är starkt kopplade till klimatologiska variationer och antas därför också variera mellan åren då aktiviteten baseras på rådande temperatur. Mönstret som visar en tydlig korrelation med klimatdata från samma årtal (1978 – 1997) där tydligt varmare år är uppmätta efter 1970 talet. Till skillnad från honor visar hanarna inget tidigare aktivitetsmönster. Huruvida hanar och honors aktivitetsmönster påverkas olika av ett förändrat klimat är möjligt eftersom att hanars våraaktivitet i regel börjar tidigare än honor (*Kåre et al. 2001; Andersson 2003*). En annan fenologisk företeelse som också är påverkad hos populationens individer är ömsningen. Här är framförallt hanarnas ömsningstillfällen tidigarelagda, men även honorna visar en liknande tendens. Under början av analysperioden, 1978 sker ömsningarna vid dag 130 - 135 och under slutet av perioden under 1997 vid dag 110. Här förflyttas ömsningen från andra veckan i maj till slutet av april.

Kan klimatförändringar och tidigare våraaktivitet medföra risker kopplade till populationens reproduktion? Hanar solar tidigare än honor och mognar genom detta sädescellerna innan reproduktion (*Vitanen 1967; Nilson 1980*) även kallat spermatogenesis (*Aldridge et al. 2020*). Spermatogenesis leder också till att hanar kommer upp från dvala tidigare på året än honor (*Bauwens & Claus 2021*). En tidigarelagd våraaktivitet hos honor ökar därför kanske risken för en fenologisk skiftning (*Walther et al. 2002; Visser & Both 2005; Parmesan 2007*) som resulterar i att honor och hanar inte reproduktivt matchar under våren. En sådan sexuell ”mismatch” kopplat till klimatförändringar har t.ex. observerats hos övervintrande jordekorrar (*Kushervy et al. 2021*). Studier hos huggormars reproduktiva cykel visar att de olika könens aktivitetsperiod matchar reproduktivt, och år med avvikande temperaturer påverkar produktionen av sädesceller hos hanar (*Nilson 1980*). Även om analysen för hanar inte påvisar tidigare aktivitet visar ömsningstillfällena en tydlig förflyttning under åren. Detta kan fortfarande tyda på att hanar har en tidigare aktiv period. I den data som analyserades är det enbart ett fåtal tidiga observationer av hanar. De tidigaste observationerna som förekommer i materialet är från mars månad, där bara ett fåtal hanar (13st) förekommer.

Nilson (1980) antyder även att ömsning kan fungera som en reproduktiv trigger hos en lokal population. Förflyttade ömsningstillfällen kan därför leda till att hanar och honor är fenologiskt osynkroniserade. Nilson (1980) menar också att populationens geografiska förekomst påverkar parningsperiodens längd där den i regel är kortare i nordligare breddgrader till skillnad från hos sydliga populationer, vilket kan leda till att en potentiell ”mismatch” blir allvarigare norrut. Enligt Nilson (1980) kan säsongens födotillgångar även påverkar kommande års reproduktion där spermieproduktionen avtar eller försenas. Därför kan även potentiellt ekologiska



effekter på födotillgågen av ett förändrat klimat (*Madsen & Shine 2000, Jenouvrier 2013, Hetem et al. 2014*) även drabba reproduktionen. Aktivitetsperioden och likaså förändringen av ömsningstillfällen riskerar därför att medföra reproduktiva svårigheter. Ett tidskifte i reproduktion kopplat till ett förändrat klimat kan även leda till indirekta konsekvenser av ökad konkurrens med andra arter och högre predationsrisk, vilket setts hos groddjur (*Beebe et al 1995*).

## Morfologi: tillväxt, storlek och melanism

Analyserna visar intressanta morfologiska förändringar inom populationen. Här uppvisas enbart signifikans hos hanarna, där storleken ökar under åren 1944 till 1997. Varför är det så att enbart hanar tycks öka i storlek? Hanarnas storleksökning i studiepopulationen kan bero på en förlängd säsong, hos hanar är det möjligt att detta påverkar tillväxten och det kan vara anledningen till varför storleksförändringen inom studiepopulationen ser ut som den gör. Resultaten visar att honornas aktivitetsmönster påverkas signifikant i form av en längre säsong, men storleken ökar enbart hos hanarna. Vi vet, som nämnts tidigare, att hanarnas säsong i normala fall är något längre än honors (*Kåre et al. 2001; Andersson 2003*). Efter ägglossning runt slutet av maj till början på juni blir honorna gravida för att under sensommaren till hösten föda (*Kåre et al. 2001*). Graviditet är en energikrävande process för honorna (*Bauwens & Claus 2019a*) där stora resurser förbrukas. Under graviditeten verkar honor dessutom avstå föda (*Madsen & Shine 1992*). Det påpekas däremot att det under graviditeten förekommer konsumtion av lättillgänglig byten. Förekomsten av honors födointag under graviditet tycks dock drastiskt minska. *Bauwens & Claus (2019b)* menar att detta kan bero på att honor under denna period vistas i områden där goda fördelar med termoregulering förekommer, i stället för goda födotillgångar som i sin tur minskar tillgången på bytesdjur. Dessa betingelser förekommer inte hos hanar och de får därför större möjligheter att växa under sommarsäsongen. Även mer tillväxt bör förekomma om säsongen blir längre då klimatförändringarna påverkar årets alla årstider. I samband med att honor förbrukar mer energi under reproduktiva säsonger kan detta leda till högre dödlighet hos honor (*Bauwens & Claus 2019a*) som i sin tur leder till yngre åldrar vilket kanske också förkortar den totala tillväxtperioden hos honor. Hanar får därför i regel längre tid att växa till skillnad från honor vilket kan förklara varför hanar ökar i storlek och inte honor. I samband med klimatförändringarnas ökande temperaturer, har påverkan på ormars födotillgångar observerats hos t.ex. gulgrön pisksnok (*Hierophis viridiflavus*). Här har födofrekvensen ökat i samband med längre aktivitetsperiod (*Capula et al. 2016*) vilket kan ge en inblick i varför hanarna i populationen tycks öka i storlek.

Analysen av andelen melanistiska individer i populationen visade ingen signifikant förändring över åren, därför kunde ingen ökning eller minskning ses i förhållande

till antalet individer. Andelen melanism av alla reproduktiva individer mellan åren 1944 – 1997 verkade inte skilja sig speciellt mellan könen där 47% uppvisas hos hanar och 49 % hos honor. Detta i jämförelse med andelen melanism som förekommer i en huggormspopulation i Upplands skärgård där fördelningen är 46% för hannar och 31% för honor (*Forsman & Ås 1987*). Studien av populationen vid upplandskusten är däremot enbart utförd under ormarnas reproduktiva period under en säsong. Till skillnad från populationen som analyseras här där andelen melanism fördelad över åren 1944 - 1997. Då inga signifikanta förändringar kunde ses i andelen melanism över åren bör därför fördelningen ha varit någorlunda konstant över tiden. Den förekommande andelen melanism är fortfarande intressant då detta kanske kan antyda hur populationen är påverkad av klimatet. Andelen melanism inom populationer tycks däremot vara av stor variation (*Forsman & Ås 1987*; *Madsen et al. 2022*).

Resultaten avslöjar också att melanistiska hanar är signifikant större än icke melanistiska hanar. Populationer i ett kallare klimat uppvisar ofta melanism då detta bringar termoreglerande fördelar (*Chusella-Trullas et al. 2008*; *Freiria et al. 2020*; *Goldenberg et al. 2022*). Detta borde betyda att melanism är vanligare förekommande hos huggormar i norra Sverige eller generellt i områden med kallare temperaturer. Detta kan bero på termoreglerande fördelar om t.ex. kustklimat innebär kallare temperaturer där termoreglerande fördelar väger över predationsrisken. Om klimatet blir tydligt varmare, bör ett antagande vara att andelen melanism skulle minska överlag, om den inte förekommer inom en alltför nordlig breddgrad eller i ett allmänt kärvar klimat. Kan en stor andel melanism fortfarande vara positivt för populationen och varför ser andelen ut som den gör? Studier som rör artens överlevnadsstrategier där en trade-off förekommer mellan melanism och predation har utförts i Sverige (*Andren & Nilsson 1981*). Enligt studien har melanistiska individer fördelar vad gäller termoreglering jämfört med de icke melanistiska individerna. Det visas också att predationstrycket är högre hos de melanistiska individerna. Men hänseende på predation skulle då individerna ha en fördel genom att uppvisa en icke melanistisk morfotyp. Till skillnad från studien av *Forsman & Ås (1987)*, är populationen i Nacka mycket mera urban och har därför troligtvis ett relativt lägre predationstryck (*Fischer et al. 2012*). En högre andel melanistiska individer kan därför bero på att det är mera fördelaktigt att vara mer iögonfallande när predationstrycket är lågt, om detta vägs upp av andra morfologiska fördelar som hos ormar är t.ex. värme. Framförallt då för könsmogna honor som kräver mer värme än hannar (*Forsman 1995*). *Madsen & Stille (1988)* menar att andelen melanism inom en population även kan påverkas av födotillgångar. Att andelen melanism är hög inom populationen kan då bero på att melanistiska hanar har en ökad reproduktiv konkurrenskraft eftersom att de under våren slåss om honor tillsammans med termoreglerande fördelar. Melanistiska

individer som snabbare värms upp kan genom detta spendera mer tid gömd från potentiella rovdjur (*Forsman 1995*), i samband med goda födoresurser. Detta kan vara en fördelaktig strategi trots ett varmare klimat, och kan förklara förekomsten av melanism inom populationen och även en tänkbar förekomst vid ett framtida varmare klimat. Populationens morfologiska fördelning kan även tyda på att andelen melanism har en koppling till honornas numera tidigare aktiva period. Tidigare våraktivitet främjas av den melanistiska morfotypen då detta ger termoreglerande fördelar.

I korrelation med ett varmare klimat har studier påvisat att ödlesnok (*M. monspessulanus*) minskat i storlek, där större, äldre individer selekterats bort (*Caledron et al. 2017*). Klimatförändringarna kan då troligen kopplas till att även andra ektotermer har minskat i kroppsstorlek (*Reading 2007*). Detta kan vara ett svar på att det är metabolismen som ökar i samband med storlek och temperatur, vilket resulterar i mindre storlekar om inte födointaget kompenseras efter rådande temperatur (*Sheridan & Bickford 2011*). Om detta är fallet kommer huggormar därför riskera att få högre metaboliska kostnader i samband med en förhöjd temperatur och särskilt hos större individer. Om metabolismen förändras i samband med klimatet finns det därför möjliga risker att trade-off mellan predation och melanism i sin tur påverkas. Då ökad metabolism är relaterad till ett högre födointag riskerar kanske detta att i vissa fall leda till ökad exponering i samband med ett ökat födosökande beteende (*Capula et al. 2016*). Ett varmare klimat kan därför selektivt påverka populationens morfologiska fördelning. Morfologisk fördelning inom populationen är av betydelse då individernas morfologi är kopplat till predation (*Wuster et al. 2004; Andren & Nilson 1981*), termoreglering (*Forsman 1993*, aktivitet (*Forsman 1987*), matsmältning (*Forsman & Ås 1987*), konkurrens mellan hanar (*Madsen et al. 1993*) och reproduktiva fördelar (*Madsen 1993*). Ökad metabolism med en möjligt skev eller otillräcklig födotillgång som resultat av ett förändrat klimat (*Madsen & Shine 2000; Jenouvrier 2013; Hetem et al. 2014*) i samband med dålig kroppskondition, kan också överlevnad i samband med övervintring påverkas (*Bauwens & Claus 2019a*). Metaboliska störningar i samband med fenologiska skiftningar kan också riskera att drabba huggormar likande populationer av aspishuggorm (*V. aspis*) under milda vintrar där kroppskonditionen även minskar i samband med högre övervintringstemperaturer (*Brischoux et al. 2016*).

## Slutsats

Det är tydligt att populationer påverkas av klimatförändringar och att detta inte bara är ett framtida hot för lokala populationer. Årstiderna förskjuts och skiftningarna tycks även påverka huggormar, där aktivitet och ömsning tidigareläggs i samband med ett varmare klimat. Risker uppstår där reproduktiv mognad och fenologisk

synkning mellan honor och hanar riskerar att fallera. En koppling mellan fenologiska förändringar i klimatet med morfologiska förändringar kan ses där förlängda aktivitetsperioder tros vara en påverkande faktor till individuell tillväxt hos hanar. Även samspelet mellan predation och termoreglering kan förändras då aktivitetsperiod och födobehovet väntas skifta. En ökad metabolisk hastighet ses även som ett potentiellt framtida hot där ektotermer så som huggormar i samband med fenologiska effekter riskerar att inte kan upprätthålla sina metaboliska behov som resulterar i dålig kroppscondition.

Huggormar kommer att påverkas av ett förändrat klimat. Hur vi bör agera för att idag minimera riskerna för de negativa effekterna är oklara. Här behövs mer studier som påvisar hur populationer påverkas av ekologiska effekter till följd av klimatförändringar. Framtida studier som bevakar populationers dynamik och demografi bör därför anses vara ett viktigt verktyg för att i framtiden framgångsrikt bevara våra fridlysta svenska populationer av huggormar.

## Referenser

- Aldridge, R.D., Siegel, D.S., Goldberg, S.R & Pyron, R.A (2020). Seasonal Timing of Spermatogenesis and Mating in Squamates. *Copeia*.108(2), 231 – 264.  
<https://doi.org/10.1643/CH-19-230>
- Andrén, C & Nilsson, G (1981). Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15,235-246.
- Andersson, S (2003). Hibernation, Habitat and seasonal activity in the adder, *Vipera berus*, north of the Arctic Circle in Sweden. *Amphibia-Reptilia*. 24,449 – 457.
- 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.
- Bates, D., Maechler, B.B & Walker, S (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.  
doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Bauwens, D & Claus, K (2019a). Seasonal variation of mortality, detectability, and body condition in a population of the adder (*Vipera berus*). *Ecology and Evolution*. 9, 5821-5834.
- Bauwens, D & Claus, K (2019b). o female northern vipers (*Vipera berus*) really stop feeding during pregnancy? *The Herpetological Bulletin*. 147,4–8. DOI 10.33256/hb147.48.
- Bauwens, D & Claus, K (2021). Basking aggregation in the adder (*Vipera berus*): attraction to conspecific cues or to scarce suitable microhabitats? *Journal of Ethology*, 39, 249-257.
- Beebee, T.J.C. (1995). Amphibian breeding and climate. *Nature*. 374, 219-220.
- Benson, P.A. (1999). IDENTIFYING INDIVIDUAL ADDERS, VIPERA REBUS, WITHIN AN ISOLATED COLONY IN EAST YORKSHIRE. *British Herpetological Society Bulletin*, 67, 21 - 27.
- Brischoux, F., Dupoué, A., Lourdais, O & Angelier, F (2016). Effects of mild wintering conditions on body mass and corticosterone levels in a temperate reptile, the aspic viper (*Vipera aspis*). *Comparative Biochemistry and Physiology*. Part A 192, 52–56.
- Caledron, C.L., Feriche, M., Alaminos, E & Pleguezuelos, J.M (2017). Loss of largest and oldest individuals of the Montpellier snake correlates with recent warming in the southeastern Iberian Peninsula. *Current Zoology*. 63(6),607-613.
- Carlström, D & Edelstam, C (1946). Methods of Marking Reptiles for Identification after Recapture. 158,784-749.

- Capula, M., Rugiero, L., Capizzi, D., Franco, D., Milana, G & Luiselli, L (2016). Long-term, climate-change-related shifts in feeding frequencies of a Mediterranean snake population. *Ecol Res.* 31,49-55-
- Clusella-trullas, S., Terblache, J.S., Blackburn, T.M & Chown, S.L (2008). Blackwell Publishing Ltd Testing the thermal melanism hypothesis: a macrophysiological approach. *Functional Ecology.* 22, 232–238.
- Fischer, J. D., Cleeton, S. H., Lyons, T. P., & Miller, J. R. (2012). Urbanization and the predation paradox: the role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities. *BioScience.* 62, 809-818.
- Forsman, A & Ås, S (1987). Maintenance of colour polymorphism in adder, *Vipera berus*, populations: a test of a popular hypothesis. *Oikos.* 50, 13 - 16.
- Forsman, A (1993). Growth rate in different colour morphs of the adder, *Vipera berus*, in relation to yearly weather variations. *Oikos.* 66,279-285.
- Forsman, A (1995). Heating rates and body temperature variation in melanistic and zigzag *Vipera berus*: does colour make a difference? *Annual Zoologici Fennici.* 32(4), 365-374.
- Freiria, F.M., Toyama, K.S., Freitas, I., & Kalioutzopoulou, A (2020). Thermal melanism explains macroevolutionary variation of dorsal pigmentation in Eurasian vipers. *Scientific Reports.* 10, 16122. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72871-1>
- Fox, J (2003). Effect Display in R for Generalised Linear Model. *Journal of Statistical Software.* 8(15), 1-27. URL <https://www.jstatsoft.org/article/view/v008i15>.
- Gibbons, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J., Buhlmann, K.A., Tuberville, T.D., Metts, B.S., Greene, J.L., Mills, T., Lieden, Y., Poppy, S & Winne, C.T. (2000). The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. *Bio Science.* 50(8), 653-666.
- Goldenberg, J., Bishop, K., D’Alba, L., & Shawkey, M. D. (2022). The link between body size, colouration and thermoregulation and their integration into ecogeographical rules: a critical appraisal in light of climate change. *Oikos*, e09152.
- Hetem, R.S., Fuller, A., Moloney, S.K & Mitchell, D (2014). Responses of large mammals to climate change. *Temperature.* 1:2, 115-127.
- Jenouvrier, S (2013). Impacts of climate change on avian populations. *Global Change Biology.* 19, 2036 – 2057. doi: 10.1111/gcb.12195.
- IPCC/Intergovernmental Panel on global Climate Change (2022). Climate Change 2022 Impact, Adaptation and Vulnerability. Summary for policymakers. Switzerland: IPCC. [Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability | Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability \(ipcc.ch\)](https://www.ipcc.ch/report/ar6/wgii/) [17/5-2022]
- Kucheravy, C.E., Waterman, J.M., Pos Anjos, E.A.C., Hare, J.F., Enright, C & Berkvens, C.N (2021). Extreme climate event promotes phenological mismatch between sexes in hibernating ground squirrel. *Scientific Reports*, 11,21684. <https://doi.org/10.1038/s41598-01214-5>
- Kåre, F., Schmedes, A., & Lasson, D.R (2001). Nordens padder og krybdyr. Uppl. 2. Köpenhamn: Gads förlag.

- Ljungström, G., Wapstra, E & Olsson, M. (2015). Sand Lizard (*Lacerta agilis*) phenology in a warming world. *BMC Evolutionary Biology*. 15, 206 DOI 10.1186/s12862-015-0476-0
- Madsen, T & Shine, R (1992). Determinants of reproductive success in female adders, *vipera berus*. *Oecologia*. 92,40-47.
- Madsen, T., Shine, R., Loman, j & Håkansson, T (1993). Determinants of mating success in male adders, *vipera berus*. *Animal behaviour*. 45(3), 491 - 499.
- Madsen, T (1988). Reproductive success, mortality and sexual size dimorphism in the adder, *vipera berus*. *HOLARCTIC ECOLOGY*. 11, 77-80.
- Madsen, T & Stille, B (1988). The effect of size dependent mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus*. *Oikos*.52,73-78
- Madsen, T & Shine (2000). Rain, fish and snakes: climatically driven population dynamics of Arafura filesnakes in tropical Australia. *Oecologia*. 124,208–215.
- Madsen, T., Stille, B., Ujvari, B., Bauwens, D & Endler, J.A. (2022). Negative frequency-dependent selection on polymorphic color morphs in adders. *Current Biology*. 32, 1-4.
- Nilson, G (1980). Male Reproductive Cycle of the European Adder, *Vipera berus*, and its Relation to Annual Activity Periods. *Copeia*.4, 729-737.
- Nylander, J (2021). Huggormens alla färger – reglerna & undantagen. *Snoken*. 50(4), 4 - 7.
- Ovaskainen, O., Skorokhodova, S., Yakovleva, M., Sukhov, A., Kutenkov, A., Kutenkov, N., Shcherbakov, A., Meyke, E & Delgado, M.M. (2013). Community-level phenological response to climate change. *PNAS*. 110(33), 13434-13439.
- Parmesan, C (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global change biology*. 13,1860-1872.
- Poiani, K. A., & Johnson, W. C (1991). Global Warming and Prairie Wetlands. *BioScience*, 41(9), 611–618. <https://doi.org/10.2307/1311698>
- Prodon R, Geniez P, Cheylan M, Devers F, Chuine I, Besnard A. (2017). A reversal of the shift towards earlier spring phenology in several Mediterranean reptiles and amphibians during the 1998–2013 warming slowdown. *Glob Change Biol*. 23, 5481–5491. <https://doi.org/10.1111/gcb.13812>
- Reading, C.J (2007). Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia*. 151,125-131.
- Rueda, G.M & Pleguezuelos, J.M (2009). Climate warming and activity period extension in the Mediterranean snake *malopolon monspessulanus*. *Climate change*. 92, 235-242.
- Rugiero, L., Milana, G., Petrozzi, F., Capula, M & Luiselli, L. (2013). Climate-change-related shifts in annual phenology of a temperate snake during the last 20 years. *Acta Oecologica*. 51, 42-48.
- Sheridon, J.A & Bickford, D (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Climate Change nature*. 1, 401-406.
- Stewart, I.D & Mills, G (2021). The Urban Heat Island. 1: uppl, Oxford: Elsevier.
- Strugariu, A., Zamfirescu, S.R (2011). Population characteristics of the adder (*Vipera berus berus*) in the Northern Romanian Carpathians with emphasis on colour

- polymorphism: is melanism always adaptive in vipers? *Animal Biology*. 61, 457-468.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., & Al, E (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306(5702), 1783-6.
- Sveriges meteorologiska och hydrologiska institut (2019). Temperaturen i Sverige stiger mer än för jorden som helhet. [diagram]. Tillgänglig. SMHI. [Temperaturen i Sverige stiger mer än för jorden som helhet | SMHI](#) [2022-05-06]
- Sveriges meteorologiska och hydrologiska institut. (2019b). Vår. [Vår | SMHI](#). [2022-05-31]
- Stockholm stad (2019a). Urbana värmeöar (Urban Heat Island). [Urbana värmeöar \(Urban heat island\) - Stockholms miljöbarometer](#). [16/5 - 2022]
- Stockholm stad (2021). Miljöbarometern. Korrigerad årsmedeltemperatur. [Korrigerad årsmedeltemperatur - Stockholms miljöbarometer](#). [11/5 - 2022]
- Urban, M.C., Richardson, J.L & Freidenfelds, N.A (2014). Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. *Evolutionary Applications*. 7(1), 88-103.
- Vitanen, P (1967). Hibernational and seasonal movements of the viper, *Vipera berus* (L.) in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*. 4(4), 472-546.
- Visser, M.E & Both, C (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proc. R. Soc. B*. 272, 2561-2569.
- Vitt, L.J & Caldwell, P (2009). Thermoregulation, Performance and Energetics. I: Vitt, L.J & Caldwell, P. (edit). *Herpetology*. Elsevier: Oxford, UK. 191 – 213.
- Walter, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Guldberg, O.H & Bairlein, F (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*. 416, 389-395.
- Wuster, W., Allum, C.S.E., Bjargardóttir, I.B., Bailey, K.L., Dawson, K.J., Guenioui, J., Lewis, J., McGurk, J., Moore, A.G., Niskanen, M., & Pollard, C.P (2004). DO aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 271(1556), 2495-2499.



# Tack

Jag vill börja med att tacka mina biträdande handledare, Johan Elmberg och Stefan Andersson för deras bidrag. Er kunskap och vägledning har varit till stor hjälp. Ett särskilt tack riktas till min huvudhandledare Simon Kärverno som i stor utsträckning bidragit till arbetets utförande och varit ett stort stöd med de statistiska analyserna. Tack Simon för att du tog dig tid som du egentligen inte hade!

Tack Bo Delling för ett trevligt bemötande och ett par supertrevliga dagar på Naturhistoriska riksmuseet. Erik Åhlander och Johan Nylander vill jag tacka för informationen rörande Carl Edelstams tid som verksam på naturhistorisk riksmuseet.

Ett stort tack riktas självklart till Carl Edelstam för ett otroligt fint och välarbetat material att jobba med.

## Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver godkänna publiceringen. Om du kryssar i **JA**, så kommer fulltexten (pdf-filen) och metadata bli synliga och sökbara på internet. Om du kryssar i **NEJ**, kommer endast metadata och sammanfattning bli synliga och sökbara. Även om du inte publicerar fulltexten kommer den

- <https://www.slu.se/site/bibliotek/publicera-och-analysera/registrera-och-publicera/avtal-for-publicering/>.

arkiveras digitalt. Om fler än en person har skrivit arbetet gäller krysset för samtliga författare. Läs om SLU:s publiceringsavtal här:

☒ JA, jag/vi ger härmed min/vår tillåtelse till att föreliggande arbete publiceras enligt SLU:s avtal om överlåtelse av rätt att publicera verk.

☐ NEJ, jag/vi ger inte min/vår tillåtelse att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.