

**Kétéltűek klasszikus és molekuláris taxonómiája,
filogeográfiája és populációgenetikája három
kontinensen**

MTA doktora pályázat
Doktori értekezés tézisei

Vörös Judit

HUN-REN Balatoni Limnológiai Kutatóintézet

Budapest

2025

A kétéltűek (Amphibia) a gerincesek egyik legősibb és legváltozatosabb osztályát alkotják. Tagjai kulcsszerepet töltenek be a szárazföldi és vízi ökoszisztémák működésében (Hopkins 2007). Jelenleg 8890 leírt faj képviseli az osztályt (Amphibiaweb 2025), és bár az Antarktiszon kívül mindegyik kontinensen előfordulnak, a fajok nagy része a trópusokon él (Gastner & Newman 2004). Habár a leírt fajok 40,7%-a globálisan veszélyeztetett, amihez elsősorban az élőhelyeik eltűnése, a klímaváltozás és a betegségek járulnak hozzá (Luedtke és mtsai. 2024), átlagosan évente 150 új fajt fedeznek fel (Amphibiaweb 2025). Ehhez az ellentmondásos helyzethez nagymértékben hozzájárul az egyre modernebb molekuláris módszerek alkalmazása a populáció- és fajsztintú kutatásokban, amelyek segítségével nagyszámú morfológiailag rejtőzködő (kriptikus) taxont azonosítanak (Hending 2025). Az újonnan felismert taxonok nagy valószínűséggel kisebb elterjedési területtel rendelkeznek, és akár fokozottan veszélyeztetettek lehetnek (Bickford és mtsai. 2007), mivel jobban ki vannak téve a súlyos aszályoknak és más, az éghajlatváltozással összefüggő eseményeknek, ami további állománycsökkenést okoz és fokozott kihalási kockázattal jár (Blaustein és mtsai. 2010, Carey & Alexander 2003). Továbbá a kis elterjedési területtel rendelkező fajok nagyobb valószínűséggel szenvednek a fertőző betegségek következményeitől, mint például a kitridiomikózistól, amelyet a *Batrachochytrium dendrobatidis* rajzóspórás gombafaj okoz (Bielby és mtsai. 2008, Geyle és mtsai. 2021).

Európa kétéltűfaunája intenzíven kutatott, ritkán kerülnek elő új fajok (Speybroeck és mtsai. 2020). A genetikai és genomikai módszerek egyre intenzívebb használatával

azonban ezen a kontinensen is jelentős kriptikus változatosságot fedeztek fel elsősorban a mediterrán régióban az Ibériai-, Appenin-, és Balkán-félszigeteken (Velo-Antón és mtsai. 2023), amelyek az európai fauna pleisztocén eljegesedései alatti fő menedékterületeket biztosították (Hewitt 2004, Taberlet és mtsai. 1998). Az utóbbi két évtizedben azonban számos extra-mediterrán refúgiumterületet azonosítottak, többek között a Kárpát-medencében (Varga 2019).

A szubterrán ökoszisztémákat nagyszámú szűk elterjedésű és reliktum taxon jellemzi (Culver & Sket 2000, Holsinger 1993, Marmonier és mtsai. 1993). Ez elsősorban a szubterrán élőhelyek földrajzi elszigeteltségével magyarázható, ami elősegíti a genetikai sodródást (Gibert & Deharveng 2002, Romero 2011). Páratlan biodiverzitásuk kialakulása összefüggésben lehet a pleisztocén jégkorszakok hiányával is, mivel hosszú ideje nem érintették őket jelentős klimatikus ingadozások (Gibert & Deharveng 2002, Holsinger 1993, Howarth 1983). A nagyszámú endemizmus mellett a szubterrán vizek biológiai sokfélesége értékes ökoszisztéma-szolgáltatásokat is nyújthat (pl. víztisztítás, bioremediáció, infiltráció), ezért fontos ezen élőhelyek populációs, fajszintű és ökoszisztéma-diverzitásának felmérése (Boulton és mtsai. 2008, Deharveng és mtsai. 2009).

Az idegenhonos fajok betelepítése jelentős környezeti károkat okozhat az érzékeny élőhelyeken. Az egzotikus fajok – általában az ember által történő – behurcolása káros hatással lehet az őshonos élővilágra, és a biológiai sokféleség csökkenésének egyik legjelentősebb forrása (Couchamp és mtsai. 2003, Kats & Ferrer 2003). A kétélűeket előszeretettel használták a biológiai védekezés folyamatában a 20. században (Crossland 2000, Lever

2003), de ezeknek az idegenhonos kétéltűfajoknak a betelepítése gyakran az őshonos fajok visszaszorulásához vagy akár kipusztulásához vezetett (Collins & Storfer 2003). Új-Zélandra három Ausztráliában őshonos kétéltűfajt (*Litoria aurea*, *L. raniformis*, *L. ewingii*) telepítettek be. Itt elterjedtek mindkét fő szigeten, miközben Ausztráliában az állományaik a kipusztulás szélére sodródtak. Ausztrália gazdag kétéltűfaunának ad otthont, amely 253 leírt fajt jelent. Ezek közül 34-et az utóbbi 12 évben fedeztek fel molekuláris vagy integratív taxonómiai módszerekkel (AmphibiaWeb 2025). Bár kimutatták, hogy a kriptikus taxonok eloszlása hasonló a különböző biogeográfiai régiókban (Pfenninger & Schwenk 2007), az Ausztráliában leírt fajok nagy részét a trópusi területeken találták és csak néhányat a mérsékelt égövi régiókban. A legjelentősebb számú endemizmust és kriptikus fajkomplexet Észak-Ausztrália monszunhatás által befolyásolt trópusi területein fedezték fel (Pepper és mtsai. 2016).

Az atlanti esőerdő Brazília keleti partvidékén húzódik, és a világ egyik legfajgazdagabb területe (Myers és mtsai. 2000). Az elmúlt 500 évben az atlanti esőerdő eredeti kiterjedésének közel 88%-a eltűnt, és helyét az ember által módosított tájak, mint például legelők, szántóföldek vagy települések vették át (Ribeiro és mtsai. 2009, Tabarelli és mtsai. 2004). Viszonylag kis fennmaradt területe (4000 km²) ellenére Brazília kétéltűfaunájának fele itt található, és Brazílián belül itt a legmagasabb (85%) az endemizmusok száma (Cruz & Feio 2007, Haddad és mtsai. 2013).

Ecuador egyike a világ azon országainak, ahol kiemelkedően gazdag a biológiai sokféleség (Bass és mtsai. 2010, Ulloa és mtsai. 2017), legmagasabb a

kétéltűek fajsűrűsége (egy területegységre jutó fajok száma) (Ron és mtsai. 2019) és figyelemre méltó az endemikus fajok száma is (Ortega-Andrade és mtsai. 2021). Kis mérete ellenére Ecuador számos olyan ökoszisztémát rejt a trópusi Andok régiójában, amelyeket a kétéltűdiverzitás forró pontjaként ismerünk (Ron és mtsai. 2019). Változatosságuk még messze nem teljesen feltárt, folyamatosan kerülnek elő új fajok a térségből amit az elmúlt években publikált tanulmányok bizonyítanak (Brito és mtsai. 2017, Reyes-Puig és mtsai. 2019, 2024, Sánchez-Nivicela és mtsai. 2021, Székely és mtsai. 2020.)

A disszertáció fő eredményei

A disszertáció tizenkét tudományos közlemény alapján négy fejezetbe rendezve mutatja be kutatásaimat. Munkáim az alábbi eredményekkel járultak hozzá a kétéltűek morfológiai és genetikai változatosságának leírásához, evolúciós történetük rekonstruálásához:

Munkatársaimmal két síkvidéki farkos kétéltűfaj esetében mutattuk ki, hogy Közép-Európa folyói fontos szerepet játszottak a jelenlegi elterjedés és genetikai struktúra kialakulásában. A dunai tarajosgőte (*Triturus dobrogicus*) esetében a folyók terjedési folyosók lehettek a kárpát-medencei populációk utolsó pleisztocén eljegesedés (LGM) utáni visszaterjedésében. Mitokondriális és nukleáris DNS-fragmentek használatával két refúgiumterületet azonosítottunk a Kárpát-medence északnyugati és délnyugati részén. Elterjedési-modellezéssel összehasonlítottuk a dunai tarajosgőtét a hasonló elterjedésű vöröshasú unkával (*Bombina bombina*) és azt találtuk, hogy a két faj különböző biogeográfiai mintázata az LGM alatt használt

refúgiumterületek eltérő földrajzi helyzete miatt alakulhatott ki. A dunai tarajosgőtével ellentétben a pettyes gőte (*Lissotriton vulgaris*) esetében a nagy folyók, főként a Tisza, akadályt jelenthetnek a populációk terjedéséhez. Genomszintű vizsgálatokat alkalmazva megállapítottuk, hogy a törzsalak északi genetikai vonala mellett a *L. v. ampelensis* is jelen van a Kárpát-medencében. Az alfaj elterjedésének behatárolása mellett a két alfaj között jelentős génáramlást találtunk, és egy nagyjából 400 km hosszú kontaktzóna meglétét tártuk fel. Adatainkból valószínűsíthető, hogy a *L. vulgaris* fajnak egy vagy két refúgiumterülete is lehetett a Kárpát-medencében.

Két hegyvidéki életmódú farkos kétéltű poszt-glaciális evolúciós történetét írtuk le a Kárpát-medencében, amelyek hasonló mintázatot mutattak. Mind az alpesi gőtét (*Ichthyosaura alpestris*), mind pedig a foltos szalamandrárt (*Salamandra salamandra*) kelet-nyugati genetikai szétválás jellemezte, ami kárpáti és alpi eredetet jelez. Mindkét faj esetében a Bihar-hegységből származó állomány egy különálló genetikai egységet alkotott. Az alpesi gőte mitokondriális génszakaszainak vizsgálata azt mutatta, hogy a Bakonyban és az Őrségben élő állományok jó ideje önállóan fejlődtek és nagy valószínűséggel a Kárpát-medence északnyugati részén lehetett az LGM alatti refúgiumterületük. Az általunk feltárt genetikai elkülönülés, és a korábban publikált morfológiai adatok alapján szabályos leírást adtunk az *Ichthyosaura alpestris bakonyiensis* Vörös, 2022 alfajról, amelyet Dely Olivér György 1964-ben a bakonyi alpesi gőteállományok csonttani vizsgálatára alapozva nem a Zoológiai Nevezéktan Nemzetközi Kódex (ICZN) szabályainak megfelelően közölt. Mikroszatellita-

lókuszokat elemezve a foltos szalamandra északi-középhegységi állományában jelentős strukturáltságot figyeltünk meg, amely szerint a Visegrádi-hegység és a Budai-hegység, valamint az Északi-középhegység déli perempopulációi elkülönültek a többi populációtól. Ezen perempopulációk fragmentációja eredményeink alapján időben az LGM végére tehető, ami megegyezik a Würm/Weichsel-jégkorszakok viszonylag enyhe interstadiális időszakával, bizonyítékkal szolgálva a *S. salamandra* eljegesedés alatti túlélésére a Kárpátok mérsékelt égövi erdeiben.

Kifejlesztettük a barlangi vakgöte (*Proteus anguinus*) környezeti DNS-alapú kimutatását barlangi vizekből. Két mintavételi módszert (szűrés és kicsapás) teszteltünk, és megállapítottuk, hogy ezt a fajt a szűrés módszerrel hatékonyabban lehet kimutatni. A szűrés mintavétellel és a rövid, mitokondriális-génfragment felszaporításán és detektálásán alapuló reakcióval megerősítettük a *P. anguinus* jelenlétét tíz horvátországi barlangból, öt másikban pedig először mutattuk ki a fajt. Ezután tíz fajspecifikus mikroszatellita-markert fejlesztettünk a barlangi vakgöte populációgenetikai vizsgálatához. Ezen markerek használatával négy *P. anguinus* populációt elemeztünk Horvátországban, amelyek három egymástól elszigetelt hidrogeográfiai régiónak megfelelően három genetikai csoportba rendeződtek. A populációkon belül alacsony volt a genetikai változatosság, viszont az összes vizsgált populációban alacsonynak bizonyult a rokonsági kapcsolatok aránya is. Ez az ellentmondás és a további elemzéseink is azt sugallják, hogy a barlangi vízrendszereken belül génáramlás állhat fenn, és mivel felméréseink csak a barlang ismert szakaszaira vonatkoznak, alábecsülhetjük a teljes populáció méretét.

Egy nem-invázív, víz alatti, in situ mintavételi módszert mutattunk be a *P. anguinus* mintázására. A két előző alfejezetben leírt eDNS-alapú és mikroszatellita-marker-alapú elemzésekre támaszkodva bizonyítottuk, hogy ez a víz alatti mintavétel elegendő DNS-mennyiséget szolgáltat a mikroszatellita-elemzésekhez, és kimutattuk a vizsgált hercegovinai populáció genetikai változatosságának hiányát.

Két levelibékafaj, a *Litoria aurea* és *L. raniformis* Ausztráliából Új-Zélandra telepítésének történetét tártuk fel. Mitokondriális DNS-fragment elemzésén alapulva megállapítottuk, hogy a *L. aurea* fajt nagy valószínűséggel Új-Dél-Walesből telepítették át Új-Zéland Északi-szigetére, két külön betelepítés során: Új-Dél-Wales északi részéről Northlandbe, és Új-Dél-Wales déli részéről a Coromandel-félszigetre - Waikato régióba. A *L. raniformis* faj pedig Victoria Állam déli részéről (Melbourne környékéről) került be Új-Zéland Déli-szigetére, Új-Zélandon azután emberi segítséggel terjedt szét és telepedett meg mindkét fő szigeten. A mitokondriális DNS elemzése a *L. raniformis* fajon belül két divergens genetikai vonal létezését tárta fel Ausztráliában, ami rávilágított a fajon belüli kriptikus változatosságra.

Multilókusz, arche-DNS, genomikai, bioakusztikus és morfológiai adatok együttes vizsgálatával jártunk utána, hogy a korábban talált genetikai divergencia milyen mértékben befolyásolja a faj szisztematikáját. A teljes ausztráliai elterjedést lefedő mintavételen alapuló kutatás megerősítette az északi és déli, kriptikus evolúciós vonalak szétválását, amelyek csak genetikai vizsgálatok útján azonosíthatóak megbízhatóan. Mivel két régióban is találtunk hibrid egyedeket, a két vonal alfaji besorolást

kapott. Neotípusok kijelölésével újra leírtuk a *Litoria raniformis raniformis* (északi evolúciós vonal) törzsalakot és a *L. raniformis major* (déli evolúciós vonal) alfajt. Azt is megállapítottuk, hogy a *L. castanea* újra felfedezett állományai genetikailag és bioakusztikai jellemzők alapján a törzsalak állományaiába ágyazódnak be.

Brazília északkeleti partvidékén az atlanti esőerdő egy kis erdőfoltjában találtuk meg és morfológiai és bioakusztikai paraméterek alapján írtuk le a *Phyllodytes amadoi* levelibékafajt. A kis testméret (a nemzetségen belül a legkisebb faj) és a hívóhang magas domináns frekvenciája miatt a faj könnyen megkülönböztethető a többi *Phyllodytes*-fajtól. A *P. amadoi* talajon vagy a fatörzsön növvő kis méretű broméliákban él. Innen került elő a faj ebihala is, aminek szintén közöltük a leírását. A *P. amadoi* előfordulása jelenleg csak a típuslelőhelyről ismert.

Négy *Pristimantis*-fajt írtunk le Ecuador trópusi Andok régiájából. A *Pristimantis lojanus* leírását a rokonfajokhoz viszonyított nagy genetikai távolságok, a hívóhang és a morfológiai különbségek alapján ismertettük. A fajt Loja városban és környékén azonosítottuk, és a *P. phoxocephalus* fajcsoportba tartozik. A *P. lojanus* mindössze 25 lelőhelyről ismert, összesen nagyjából egy 400 km² területről, ismert élőhelyein gyakorinak számít. Három új, kriptikus *Pristimantis*-fajt írtunk le, amelyeket a *Pristimantis orestes* fajcsoporthoz soroltunk. A *Pristimantis sagedunneae* egy közepes méretű, ritka, vagy nehezen észlelhető faj, csak Abra de Zamorából, és attól nagyjából 13 km-re délre, a Podocarpus Nemzeti Park Cajanuma szektorából, nagyjából 10 km² területről ismert. A *Pristimantis paladines* egy kis méretű, gyakori és

lokálisan nagy számban előforduló faj. Csupán három egymáshoz közel található lelőhelyről került elő: a Podocarpus Nemzeti Park Cerro Toledo szektorából, ettől 10 km-re délre, a Podocarpus Nemzeti Park közepén található Reserva Tapichalaca közeléből, és ettől további 5 km-re délre a Reserva Tapichalaca területéről, kevesebb mint 20 km² területről. A *Pristimantis numbala* egy nagy méretű, nem gyakori faj, ami csak a Reserva Numbala területéről és környékén találtuk meg, egy nagyjából 300 km² területről. Mindhárom faj fán lakó életmódot folytat és ennek megfelelően morfológiájuk eltér a bromélia-specialista testvérfajoktól. Kevésbé lapos fejjel és testtel rendelkeznek, és a combokon, az ágyék részen és a rejtett végtagfelületeken egyértelmű mintázatot mutatnak.

Értékelés és kitekintés

A Kárpát-medence farkos kétélűinek evolúciós történetében fontos szerepet játszottak Közép-Európa nagy folyói (Duna, Tisza, Száva, Dráva), amelyek vagy terjedési folyosóként vagy földrajzi akadályként alakították a populációk földrajzi és genetikai mintázatát. A jelenlegi elterjedés kialakulásában azonban a legfontosabb tényező az LGM alatti refúgium-területek földrajzi helyzete lehetett, ahonnan a fajok vissza tudtak terjedni a számunkra kedvező területekre. Ugyan részletesen bemutattuk a négy farkos kétélűfaj filogeográfiai és populációgenetikai mintázatát, az újgenerációs és teljes genomszekvenálások adta lehetőségek tükrében érdemes lenne tovább elemezni kárpát-medencei populációikat.

Az általunk fejlesztett módszerek – környezeti DNS-alapú kimutatás, mikroszatellita-markerek és nem-invázív in

situ mintázás – fontos eszközöket adtak a barlangi vakgőte (*Proteus anguinus*) kíméletes és részletes vizsgálatához. A sokmillió éve önállóan fejlődő faj különböző barlangrendszerekben élő állományainak genetikai távolsága, valamint az egyes állományok alacsony genetikai változatossága (vagy annak teljes hiánya) további vizsgálatokat tesz indokolttá. Itt is fontos lépés lehet a genomszintű vagy teljes genomvizsgálat, ami talán választ ad az egyelőre megválaszolatlan kérdéseinkre.

Ausztrália és Dél-Amerika kétéltűek tekintetében a legfajgazdagabb kontinensek közé tartoznak. Jóllehet Ausztrália sűrűn lakott területeiről ismeretlen fajok felfedezése már nem nagyon várható, genetikai/genomikai vizsgálatokkal kriptikus változatosság még feltárható, ahogyan azt a két *Litoria*-faj esete is mutatja. Mivel a kétéltűfajok nagy részének állományai csökkenőben vagy eltűnőben vannak, természetvédelmi szempontból kiemelt jelentősége van az ilyen jellegű munkáknak.

Dél-Amerika számos olyan régiót rejt, ahol még részben vagy teljesen feltáratlan a biodiverzitás. Ilyenek például az Atlanti-esőerdő megmaradt foltjai vagy Ecuador trópusi Andok régiója, ahol még sok számunkra ismeretlen, kis elterjedésű, ezáltal sérülékeny faj él. A *Phyllodytes amadoi*, vagy a négy *Pristimantis*-faj felfedezése hozzájárult a hatalmas fajgazdagság leírásához, ez pedig segítséget nyújthat a természetes élőhelyeik védelméért folytatott harcban.

Irodalomjegyzék

AmphibiaWeb (2025): University of California, Berkeley, CA, USA. Elérhető: <http://amphibiaweb.org> (Letöltve 2025 január 19.).

- Bass MS, Finer M, Jenkins CN, Kreft H, Cisneros-Heredia DF, McCracken SF, Pitman NCA, English PH, Swing K, Villa G, Di Fiore A, Voigt CC, Kunz TH (2010): Global conservation significance of Ecuador's Yasuni National Park. PLoS ONE 5: e8767.
- Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, Ng PK, Meier R, Winker K, Ingram KK, Das I (2007): Cryptic species as a window on diversity and conservation. Trends in Ecology and Evolution 22: 148–155.
- Bielby J, Cooper N, Cunningham AA, Garner TWJ, Purvis A (2008): Predicting susceptibility to future declines in the world's frogs. Conservation Letters 1: 82–90.
- Blaustein AR, Walls SC, Bancroft BA, Lawler JJ, Searle CL, Gervasi SS (2010): Direct and indirect effects of climate change on amphibian populations. Diversity 2: 281.
- Boulton AJ, Fenwick GD, Hancock PJ, Harvey MS (2008): Biodiversity, functional roles and ecosystem services of groundwater invertebrates. Invertebrate Systematics 22: 103–116.
- Brito J, Batallas D, Yáñez-Muñoz MH (2017b): Ranas terrestres *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) de los bosques montanos del río Upano, Ecuador: lista anotada, patrones de diversidad y descripción de cuatro especies nuevas. Neotropical Biodiversity 3: 125–156.
- Carey C, Alexander MA (2003): Climate change and amphibian declines: is there a link? Diversity and Distributions 9: 111–121.
- Collins JP, Storfer A (2003): Global amphibian declines: sorting the hypotheses. Diversity and Distributions 9: 89–98.

- Courchamp F, Chapuis JL, Pascal M (2003): Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78: 347–383.
- Crossland MR (2000): Direct and indirect effects of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) on populations of native anuran larvae in Australia. *Ecography* 23: 283–290.
- Cruz CAG, Feio RN (2007): Endemismos em anfíbios em áreas de altitude na Mata Atlântica no sudeste do Brasil. In: Nascimento LB & Oliveira ME (Eds), *Herpetologia no Brasil II*. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, pp. 117–126.
- Culver DC, Sket B (2000): Hotspots of subterranean biodiversity in caves and wells. *Journal of Cave and Karst Studies* 62: 11–17.
- Deharveng L, Stoch F, Gibert J, Bedos A, Galassi D, Zgmajster M, Brancelj A, Camacho A, Fiers F, Martin P, Giani N, Magniez G, Marmonier P (2009): Groundwater biodiversity in Europe. *Freshwater Biology* 54: 709–726.
- Gastner MT, Newman MEJ (2004): Diffusion-based method for producing density-equalizing maps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101(20): 7499–7504.
- Geyle HM, Hoskin CJ, Bower DS,, Catullo R Clulow S, Driessen M, Daniels K, Garnett ST, Gilbert D, Heard GW, Hero J-M, Hines HB, Hoffmann EP, Hollis G, Hunter DA, Lemckert F, Mahony M, Marantelli G, McDonald KR, Mitchell NJ, Newell D, Roberts JD, Scheele BC, Scroggie MP, Vanderduys E, Wassens S, West M, Woinarski JCZ, Gillespie GR (2021): Red hot frogs: identifying the Australian frogs most at risk of

- extinction. *Pacific Conservation Biology* 28(3): 211–223.
- Gibert J, Deharveng L (2002): Subterranean ecosystems: a truncated functional biodiversity. *BioScience* 52: 473–481.
- Haddad CFB, Toledo LF, Prado CPA, Loebmann D, Gasparini JL, Sazima I (2013): Guide to the amphibians of the Atlantic Forest: diversity and biology. Anolis Books, São Paulo, Brazil, 544 pp.
- Hending D (2025): Cryptic species conservation: a review. *Biological Reviews* 100: 258–274.
- Hewitt GM (2004): Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1442): 183–195.
- Holsinger JR (1993): Biodiversity of subterranean amphipod crustaceans: global patterns and zoogeographic implications. *Journal of Natural History* 27: 821–835.
- Hopkins WA (2007): Amphibians as models for studying environmental change. *ILAR Journal* 48(3): 270–277.
- Howarth FG (1983): Ecology of cave arthropods. *Annual Review of Entomology* 28: 365–389.
- Hughes L (2000): Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 56–61.
- Kats LB, Ferrer RP (2003): Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distributions* 9: 99–110.
- Lever C (2003): *Naturalized Reptiles and Amphibians of the World* – Oxford University Press, New York

- Luedtke JA, Chanson J, Neam K et al. (2023): Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. *Nature* 622: 308–314.
- Marmonier P, Vervier P, Giber J, Dole-Olivier MJ (1993): Biodiversity in ground waters. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 392–395.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000): Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Ortega-Andrade HM, Rodes Blanco M, Cisneros-Heredia DF et al. (2021): Red List assessment of amphibian species of Ecuador: A multidimensional approach for their conservation. *PLOS ONE* 16: e0251027.
- Pepper M, Keogh JS, Chapple DG (2016): Molecular biogeography of Australian and New Zealand reptiles and amphibians. In: Ebach MC (Ed), *Handbook of Australasian Biogeography*. Boca Raton: CRC Press: 295–328
- Pfenninger M, Schwenk K (2007): Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evolutionary Biology* 7: 121.
- Reyes-Puig C, Reyes-Puig J P, Velarde-Garcéz A D, Dávalos N, Mancero E, Navarrete M J, et al. (2019): A new species of terrestrial frog *Pristimantis* (Strabomantidae) from the upper basin of the Pastaza River Ecuador. *ZooKeys* 832: 113–133.
- Reyes-Puig J P, Yáñez-Muñoz M H, Libke Z, Vinueza P, Carrión-Olmedo J C (2024): Phylogenetic diversity of the *Pristimantis anaiae* species group with a description of a new species of *Pristimantis* (Anura Strabomantidae) from Cerro Candelaria Tungurahua Ecuador. *Evolutionary Systematics* 8: 101–118.

- Ribeiro M C, Metzger J P, Martensen A C, Ponzoni F J, Hirota M M (2009): The Brazilian Atlantic Forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141–1153.
- Romero A (2011): The evolution of cave life. *American Scientific* 99: 144–151.
- Ron SR, Merino-Viteri A, Ortiz DA (2019): Anfibios del Ecuador. Version 2019.0, Letöltve 2021. június 16., Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Elérhető: <https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb>
- Sánchez-Nivicela JC, Urgiles VL, Cedeño-Palacios J, Abad-Peñañiel H, Guayasamin JM (2021): Una fantástica nueva especie del grupo *Pristimantis orcesi* de los Andes sur de Ecuador. *Neotrop Biodivers* 6: 224–237
- Speybroeck J, Beukema W, Dufresnes C, Fritz U, Jablonski D, Lymberakis P, Martínez-Solano I, Razzetti E, Vamberger M, Vences M, Vörös J, Crochet PA (2020): Species list of the European herpetofauna – 2020 update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica. *Amphibia-Reptilia* 41: 139–189.
- Székely P, Eguiguren JS, Ordóñez-Delgado L, Armijos-Ojeda D, Székely D (2020): Fifty years after: a taxonomic revision of the amphibian species from the Ecuadorian biodiversity hotspot Abra de Zamora, with description of two new *Pristimantis* species. *PLOS ONE* 15:e0238306.
- Tabarelli M, Cardoso da Silva JM, Gascon C (2004): Forest fragmentation, synergisms and the

- impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419–1425.
- Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy AG, Cosson JF (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–464.
- Ulloa C, Acevedo-Rodríguez P, Beck S, Belgrano MJ, Bernal R, Berry PE et al. (2017): An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614–1617.
- Varga Z (2019): *Biogeográfia – az élet földrajza*. Pars Kft., Nagykovács, 610 pp
- Velo-Antón G, Chambers EA, Poyarkov NA Jr, Canestrelli D, Bisconti R, Naumov B, Benítez MJF, Borisenko A, Martínez-Solano I (2023): COI barcoding provides reliable species identification and pinpoints cryptic diversity in Western Palearctic amphibians. *Amphibia-Reptilia* 44(4): 399–413.

Az értekezés témaköréből készült közlemények

Az értekezés alapjául szolgáló közlemények

1. Herczeg D, Palomar G, Zieliński P, Babik W, Dankovics R, Halpern B, Cvijanović M, **Vörös J** (2023): Genomic analysis reveals complex population structure within the smooth newt, *Lissotriton vulgaris* in Central Europe. ***Ecology and Evolution*** 13(9): e10478.
<https://doi.org/10.1002/ece3.10478>
2. Székely P, Székely D, Armijos-Ojeda D, Hualpa-Vega S, **Vörös J** (2023): Molecular and morphological assessment of rain frogs in the *Pristimantis*

- orestes species group (Amphibia: Anura: Strabomantidae) with the description of three new cryptic species from Southern Ecuador. ***Herpetological Monographs*** 37: 41-69.
<https://doi.org/10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-22-00002>
3. **Vörös J**, Wassens S, Price L, Hunter D, Myers S, Armstrong K, Mahony MJ, Donnellan S (2023): Molecular systematic analysis demonstrates that the threatened southern bell frog, *Litoria raniformis* (Anura: Pelodryadidae) of eastern Australia, comprises two sub-species. ***Zootaxa*** 5228(1): 001-043.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5228.1.1>
 4. **Vörös J** (2022): Nomenclatural validation of *Ichthyosaura alpestris bakonyiensis* subsp. n. (Amphibia: Salamandridae) from Western Hungary. ***Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*** 68(4): 393-394.
<https://doi.org/10.17109/AZH.68.4.393.2022>
 5. **Vörös J**, Dias IR, Bolaños W, Solé M (2022): Description of the tadpole of *Phyllodytes amadoi* (Anura: Hylidae) from its type locality in Bahia, Brazil. ***Salamandra*** 58(1): 71-75.
 6. Székely P, Székely D, Ordóñez-Delgado L, Armijos-Ojeda D, **Vörös J** (2021): Our unknown neighbor: a new species of rain frog of the genus *Pristimantis* (Amphibia: Anura: Strabomantidae) from the city of Loja, southern Ecuador. ***PLoS ONE*** 16(10): e0258454.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258454>
 7. **Vörös J**, Varga Z, Martínez-Solano I, Szabó K (2021): Mitochondrial DNA diversity of the alpine newt

- (*Ichthyosaura alpestris*) in the Carpathian Basin: evidence for multiple cryptic lineages associated with Pleistocene refugia. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 67(2), 177–197. <https://doi.org/10.17109/AZH.67.2.177.2021>
8. Balázs G, Vörös J, Lewarne B, Herczeg G (2020): A new non-invasive in situ underwater DNA sampling method reveals extremely low genetic diversity in a Herzegovinian olm (*Proteus anguinus*) population. *Evolutionary Ecology* 34: 633–644. <https://doi.org/10.1007/s10682-020-10053-1>
 9. Vörös J, Ursenbacher S, Jelić D (2019): Population genetic analyses using 10 new polymorphic microsatellite loci confirms genetic subdivision within the olm, *Proteus anguinus*. *Journal of Heredity* 110(2), 211–218. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy060>
 10. Vörös J, Dias I, Solé M (2017): A new species of *Phyllodytes* (Anura: Hylidae) from the Atlantic Rainforest of southern Bahia, Brazil. *Zootaxa* 4337(4): 584–594. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4337.4.8>
 11. Vörös J, Márton O, Schmidt B, Gál JT, Jelic D (2017): Surveying Europe’s only cave-dwelling chordate species (*Proteus anguinus*) using environmental DNA. *PLoS ONE* 12(1): e0170945. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170945>
 12. Vörös J, Ursenbacher S, Kiss I, Jelic D, Schweiger S, Szabó K (2016): Increased genetic structuring of isolated *Salamandra salamandra* populations (Caudata: Salamandridae) at the margins of the Carpathian Mountains. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 55(2): 138–149. <https://doi.org/10.1111/jzs.12157>

13. **Vörös J**, Mikulíček P, Major Á, Recuero E, Arntzen JW (2016): Phylogeographic analysis reveals northerly refugia for the riverine amphibian *Triturus dobrogicus* (Caudata: Salamandridae). ***Biological Journal of the Linnean Society*** 119(4): 974–991.
<https://doi.org/10.1111/bij.12866>
14. **Vörös J**, Mitchell A, Waldman B, Goldstien S, Gemmell NJ (2008): Crossing the Tasman Sea: inferring the introduction history of *Litoria aurea* and *L. raniformis* (Anura: Hylidae) from Australia into New Zealand. ***Austral Ecology*** 33(5): 623–629.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01830.x>

További közlemények a PhD fokozat megszerzése óta

Filogeográfia és populációgenetika, genomika

- Halpern B, **Vörös J**, McCartney AM, Formenti G, Mouton A (2024): The genome sequence of the Hungarian meadow viper, *Vipera ursinii rakosiensis* (Méhely, 1893). ***Wellcome Open Research*** 404: 9p,
<https://doi.org/10.12688/wellcomeopenres.22694.2>
- Dufresnes C, Ghielmi S, Halpern B, Martínez-Freiría F, Mebert K, Jelic D, Crnobrnja-Isailovic J, Gippner S, Jablonski D, Joger U, Laddaga L, Petrovan S, Tomovic L, **Vörös J**, Igci N, Karis M, Zinenko O, Ursenbacher S (2024): Phylogenomic insights into the diversity and evolution of Palearctic vipers. ***Molecular Phylogenetics and Evolution*** 197: 108095.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108095>
- Vörös J**, Ursenbacher S, Jelic D, Tomovic L, Crnobrnja-Isailovic J, Ajtic R, Sterijovski B, Zinenko O, Ghira I, Strugariu A, Zamfirescu S, Nagy ZT, Péchy T, Krízsi

- V, Márton O, Halpern B (2022): Well-known species, unexpected results: high genetic diversity in declining *Vipera ursinii* in central, eastern and southeastern Europe. ***Amphibia-Reptilia*** 43: 407-423.
<https://doi.org/10.1163/15685381-bja10116>
- Jablonski D, Sillero N, Oskyrko O, Bellati A, Čeirāns A, Cheylan M, Cogălniceanu D, Crnobrnja-Isailović J, Crochet P-A, Crottini A, Doronin I, Džukić G, Geniez P, Ilgaz C, Iosif R, Jandzik D, Jelić D, Litvinchuk S, Ljubisavljević K, Lymberakis P, Mikuliček P, Mizsei E, Moravec J, Najbar B, Pabijan M, Pupins M, Sourrouille P, Strachinis I, Szabolcs M, Thanou E, Tzoras E, Vergilov V, **Vörös J**, Gvoždík V (2021): The distribution and biogeography of slow worms (Anguis, Squamata) across the Western Palearctic, with an emphasis on secondary contact zones. ***Amphibia-Reptilia*** 42(4): 519-530.
<https://doi.org/10.1163/15685381-bja10069>
- Palomar G, Dudek K, Arntzen JW, Ficetola GF, Jelić D, Jockusch E, Martínez-Solano I, Matsunami M, Migalska M, Shaffer HB, **Vörös J**, Waldman B, Wielstra B, Babik W (2021): Coevolution between MHC class I and Antigen Processing Genes in Salamanders. ***Molecular Biology and Evolution*** 38(11): 5092-5106.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msab237>
- Mahtani-Williams S, Fulton W, Desvars-Larrive A, Lado S, Elbers JP, Halpern B, Herczeg D, Babocsay G, Lauš B, Nagy ZT, Orozco-terWengel P, **Vörös J**, Burger P (2020): Landscape genomics of a widely distributed snake (*Dolichophis caspius*, Gmelin, 1789) across eastern Europe and western Asia. ***Genes*** 11: 1218.
<https://doi.org/10.3390/genes11101218>

- Draškić G, **Vörös J**, Wangkulangkul S, Durakić M (2020): Discordant morphological and genetic pattern in *Leptobrachium hendricksoni* (Anura: Megophryidae) from southern Thailand, revealed by non-parametric ANOVA with Monte Carlo simulations. *Songklanakarin Journal of Science and Technology* 42(5): 1035-1045.
<https://doi.org/10.14456/sjst-psu.2020.134>
- Šunje E, Jelić D, **Vörös J**. (2017): Insights into the phylogeny and phylogeography of the frog *Rana graeca* in the Balkan Peninsula (Amphibia: Anura). *Salamandra* 54: 278-282.
<https://doi.org/10.56416/salamandra.54.278>
- Draškić G, Wangkulangkul S, **Vörös J**. (2018): The role of geological history in population divergence: strong genetic subdivision in *Leptobrachium hendricksoni* (Anura, Megophryidae) in Peninsular Thailand. *Amphibia-Reptilia* 39: 99-111.
<https://doi.org/10.1163/15685381-17000013>
- Palomar G, **Vörös J**, Bosch J (2017): Tracking the introduction history of *Ichthyosaura alpestris* in a protected area of Central Spain. *Conservation Genetics* 18: 867-876.
<https://doi.org/10.1007/s10592-017-0934-x>
- Szabó K, **Vörös J** (2014): Distribution and hybridization of *Anguis fragilis* and *A. colchica* in Hungary. *Amphibia-Reptilia* 35: 135-140.
<https://doi.org/10.1163/15685381-00002938>
- Vörös J. (2014): Molecular Taxonomy of Amphibians in the Carpathian Basin. *Magyar Tudomány* 175(4): 423-427. <https://doi.org/10.1556/2065.175.2014.4.9>

- Recuero E, Canestrelli D, **Vörös J**, Szabó K, Poyarkov NA, Arntzen JW, Crnobrnja-Isailovic J, Kidov AA, Cogalniceanu D, Caputo FP, Nascetti G, Martínez-Solano I (2012): Multilocus species tree analyses resolve the radiation of the widespread *Bufo bufo* species group (Anura: Bufonidae). ***Molecular Phylogenetics and Evolution*** 62: 71-86.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.09.008>
- Vörös J.**, Arntzen J.W. (2010): Weak population structuring in the Danube Crested newt, *Triturus dobrogicus*, inferred from allozymes. ***Amphibia-Reptilia*** 31: 339-346.
<https://doi.org/10.1163/156853810791769518>
- Vörös J**, Major Á. (2007): Phylogeography and species composition of the two *Bombina* species and the *Triturus cristatus* species complex in the Carpathian Basin. In: Forró L. (ed.) ***The origin of the fauna of the Carpathian Basin***, Hungarian Natural History Museum, Budapest, pp. 269-282.
<https://doi.org/10.5281/zenodo.45522>

Klasszikus és molekuláris taxonómia

- Speybroeck J, Beukema W, Dufresnes C, Fritz U, Jablonski D, Lymberakis P, Martínez-Solano I, Razzetti E, Vamberger M, Vences M, **Vörös J**, Crochet PA (2020): Species list of the European herpetofauna – 2020 update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica. ***Amphibia-Reptilia*** 41(2): 139–189.
<https://doi.org/10.1163/15685381-bja10010>
- Herczeg D, **Vörös J**, Christiansen DG, Benovics M, Mikulíček P (2017): Taxonomic composition and

- ploidy level among European water frogs (Anura: Ranidae: Pelophylax) in eastern Hungary. ***Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*** 55: 129–137. <https://doi.org/10.1111/jzs.12158>
- Wielstra B, Vörös J, Arntzen JW (2016): Is the Danube crested newt *Triturus dobrogicus* polytypic? A review and new nuclear DNA data. ***Amphibia-Reptilia*** 37: 167–177. <https://doi.org/10.1163/15685381-00003041>
- Fritz U, Kehlmaier C, Mazuch T, Hofmeyr MD, Du Preez L, Vamberger M & Vörös J (2015): Important new records of *Pelomedusa* species for South Africa and Ethiopia. ***Vertebrate Zoology*** 63(4): 383–389.
- Plăiașu R, Vörös J, Băncilă R (2012): Fluctuating asymmetry as a tool in identifying population stress in Hungarian populations of *Bombina bombina*, *B. variegata* and their hybrids. ***Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*** 58(4): 361–368. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5735970>
- Buckley D, Molnár V, Németh G, Petneházy Ö, Vörös J (2013): ‘Monster...-omics’: on segmentation, re-segmentation, and vertebrae formation in amphibians and other vertebrates. ***Frontiers in Zoology*** 10: 17. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-17>
- Hock F, Huszthy Cs, Szövényi G, Vörös J. (2010): Comparative bio-acoustic study of hungarian populations of the yellow bellied toad (*Bombina variegata*). ***Állattani Közlemények*** 95: 191–206.