SLANGEN IN EUROPA EN DE KLIMAATVERANDERING: WORDT HET TE WARM VOOR KOUDBLOEDIGE DIEREN?

SNAKES IN EUROPE UNDER CLIMATE CHANGE: IS IT GETTING TOO HOT FOR THE COLD-BLOODED?

Pablo Deschepper[1,2*]

1 Koninklijk Museum voor Centraal-Afrika, afdeling Biologie, sectie ongewervelden, Tervuren, België
2 Instituut voor Natuurwetenschappen, afdeling Natuur, Brussel, België
* Corresponderende auteur

Contact: pdeschepper@naturalsciences.be

Samenvatting
Het Europese klimaat zal ingrijpend veranderen. Slangen zijn bijzonder kwetsbaar voor dergelijke veranderingen vanwege hun ectotherme fysiologie en hun beperkte verspreidingsvermogen. Hoewel de impact van klimaatverandering op biodiversiteit steeds vaker wordt onderzocht, blijven de effecten op Europese slangen relatief onderbelicht. In deze studie wordt, op basis van waarnemingsgegevens, landgebruik en klimaatdata, de huidige en toekomstige ecologische geschiktheid gemodelleerd voor 31 slangensoorten. Daarbij werden regio's geïdentificeerd waar biodiversiteitsverlies dreigt en taxa die een verhoogd uitstervingsrisico lopen.

De projecties wijzen op een algemene afname van geschikt leefgebied voor slangen in Europa. Vooral koudetolerante soorten blijken bijzonder kwetsbaar voor een opwarmend klimaat. Voor West-Europa wordt een duidelijke afname in geschiktheid voorspeld, waarbij bepaalde Iberische taxa zwaar getroffen zullen worden. Daartegenover staat dat de Balkanregio naar verwachting steeds gunstiger zal worden voor slangen, vermoedelijk dankzij haar

Pablo Deschepper[1,2*]

1 Royal Museum for Central Africa, Biology department, invertebrates section, Tervuren, Belgium
2 Institute of Natural Sciences, Nature department, Brussels, Belgium
* Corresponding author

Contact: pdeschepper@naturalsciences.be

Abstract
Europe's climate will change dramatically. Snakes are particularly vulnerable to such changes due to their ectothermic nature and limited dispersal capacities. While climatic impact on biodiversity is increasingly being studied, the effects on Europe's snakes remain underexplored. Using species occurrence, land-use and climatic data, this study modelled current and future ecological suitability for 31 snake species, identifying regions at risk of biodiversity loss and taxa facing heightened extinction threats.

Projections indicate a general decline in suitable area for snake species across Europe. Cold-tolerant species are anticipated to be particularly vulnerable to a warming European climate. Western Europe is projected to experience a declining suitability for snakes, with certain Iberian taxa, expected to be severely affected. In contrast, the Balkan region is projected to become increasingly favorable for snakes, likely due to its topographic diversity and a snake assemblage that is more resilient to heat and drought stress. This research not only highlights general trends in snake species

uitgesproken topografische diversiteit en een soortenassemblage die beter bestand is tegen hitte- en droogtestress. Dit onderzoek belicht niet alleen algemene trends in slangensoortenrijkdom onder klimaatverandering, maar biedt ook gedetailleerde, soortspecifieke inzichten in de klimatologische beperkingen die de ecologische niche van soorten bepalen. De resultaten zijn bedoeld om natuurbehoudsstrategieën te ondersteunen door prioritaire gebieden en kwetsbare taxa te identificeren, en vormen zo een waardevolle basis voor het behoud van de Europese slangenfauna.

Inleiding

De biodiversiteit staat in het Antropoceen onder zware druk, waarbij klimaatverandering is uitgegroeid tot een van de grootste bedreigingen voor ecosystemen wereldwijd. Een van de belangrijkste gevolgen is de snelle verandering van weerpatronen, die in combinatie met habitatverlies verstrekkende gevolgen kan hebben voor soortverspreidingen en het behoud van biodiversiteit (Santos *et al*., 2022; Storch *et al*., 2022; Urban, 2015).

De klimaatzones in Europa zullen naar verwachting verschuiven, met een toenemende frequentie van langdurige droogtes en intensievere neerslaggebeurtenissen (Bednar-Friedl *et al*., 2022). Veel soorten zullen moeite hebben zich aan deze snelle veranderingen aan te passen en lopen daardoor een verhoogd risico op snelle uitsterving (Habibullah *et al*., 2022). Sterke, door klimaat gedreven achteruitgangen zijn reeds gedocumenteerd bij thermogevoelige taxa in Europa (Hellmann *et al*., 2016), waaronder diverse zoetwaterorganismen, insecten (Seibold *et al*., 2019; Soroye *et al*., 2020), amfibieën, reptielen (Falaschi *et al*., 2019), vogels (Lehikoinen *et al*., 2019) en vissen (Myers *et al*., 2017).

Reptielen zoals slangen zijn mogelijk bijzonder gevoelig voor klimaatveranderingen, gezien hun sterke afhankelijkheid van specifieke thermische en hydrologische omstandigheden en hun beperkte dispersiecapaciteit. Lokale slangendiversiteit weerspiegelt de beschikbaarheid

richness under climate change but also provides detailed, species-specific insights into the climatic constraints that shape a species' ecological niche. These findings aim to inform conservation strategies by identifying priority areas and vulnerable taxa, offering a valuable resource for safeguarding Europe's snake fauna.

Introduction

Biodiversity is facing major challenges in the Anthropocene, with climate change emerging as one of the most significant threats to ecosystems worldwide. Among its many consequences, the rapid alteration of weather patterns in combination with habitat loss could have far-reaching implications for species distributions and the maintenance of biodiversity (Santos *et al*., 2022; Storch *et al*., 2022; Urban, 2015).

Europe's climatic regions are expected to shift, with prolonged droughts and more intense rainfall occurring more frequently (Bednar-Friedl *et al*. 2022). Many species may struggle to adapt to these rapidly changing conditions, potentially facing swift extinction (Habibullah *et al*. 2022). Strong climate-driven declines have already been documented in thermosensitive taxa across Europe (Hellmann *et al*., 2016), including many freshwater groups, insects (Seibold *et al*., 2019; Soroye *et al*., 2020), amphibians, reptiles (Falaschi *et al*., 2019), birds (Lehikoinen *et al*., 2019) and fishes (Myers *et al*., 2017).

Reptiles such as snakes could be particularly susceptible to climatic shifts, given their strong dependence on specific thermal and hydric conditions and limited dispersal abilities. Local snake diversity reflects the availability of microhabitats, prey and natural vegetation and snakes play a vital role in ecosystems as both predators and prey (Elbahi *et al*., 2023; Jins *et al*., 2022; Mizsei *et al*., 2024). Their presence or absence is often tightly linked to ecosystem health and quality (Alexandre *et al*., n.d.; Amarasinghe *et al*., 2021; Thompson *et al*., 2008). Europe, with its diverse climatic zones har-

van microhabitats, prooidieren en natuurlijke vegetatie, terwijl slangen een sleutelrol vervullen in ecosystemen als zowel predator als prooi (Elbahi *et al*., 2023; Jins *et al*., 2022; Mizsei *et al*., 2024). Hun aanwezigheid of afwezigheid is vaak nauw verbonden met de gezondheid en kwaliteit van ecosystemen (Alexandre *et al*., z.j.; Amarasinghe *et al*., 2021; Thompson *et al*., 2008).

Europa herbergt, dankzij zijn grote klimatologische diversiteit, een breed scala aan slangensoorten met sterk gespecialiseerde klimatologische niches (Speybroeck *et al*., 2016). De adder (*Vipera berus*) is bijvoorbeeld de meest noordelijk verspreide slangensoort ter wereld, met een boreale verspreiding die slechts wordt begrensd door permafrost (Ursenbacher *et al*., 2006, 2015). Daartegenover staan soorten zoals *Eryx jaculus* en *Vipera ammodytes*, die aangepast zijn aan het droge zomerse klimaat van het Middellandse Zeegebied (Speybroeck *et al*., 2016; Dyugmedzhiev *et al*., 2024; Ursenbacher *et al*., 2008).

Hoewel het Middellandse Zeegebied de hoogste slangendiversiteit kent (Sillero *et al*., 2014), kunnen veranderingen in temperatuur- en neerslagpatronen de habitatgeschiktheid ingrijpend hertekenen, wat kan leiden tot areaaluitbreidingen of -krimp (Archis *et al*., 2018; Deng *et al*., 2024; Li *et al*., 2024; Urban, 2015). Tot op heden zijn relatief weinig studies gericht op de effecten van klimaatverandering op slangengemeenschappen. Lourenço-de-Moraes *et al*. (2019) schatten bijvoorbeeld dat meer dan de helft van de slangensoorten in een biodiversiteitshotspot van het Braziliaanse Atlantische Woud tegen 2080 minstens de helft van hun oorspronkelijke verspreidingsgebied zou kunnen verliezen. Ook in Europa zijn vooral adders kwetsbaar: vier van de tien Europese addersoorten worden reeds als bedreigd geclassificeerd (Cox & Temple, 2009).

Hoewel eerdere studies de kwetsbaarheid van biodiversiteitshotspots voor klimaatgedreven areaalverliezen benadrukken, blijven de specifieke effecten op Europese slangen onvolbors a wide assemblage of snake species with specialized climatic niches (Speybroeck *et al*. 2016). The adder (*Vipera berus*) for example is the most northernly distributed snake species worldwide with a boreal distribution only limited by permafrost (Ursenbacher *et al*., 2006, 2015). On the other hand, species such as *Eryx jaculus* and *Vipera ammodytes* are adapted to the dry summer climate of the Mediterranean (Speybroeck *et al*. 2016 (Dyugmedzhiev *et al*., 2024; Ursenbacher *et al*., 2008).

While the Mediterranean basin, supports the highest snake diversity (Sillero *et al*., 2014) shifts in temperature and precipitation patterns may reshape habitat suitability, leading to potential range contractions or expansions (Archis *et al*., 2018; Deng *et al*., 2024; Li *et al*., 2024; Urban, 2015). Relatively few studies have explored the impacts of climate change on snake communities. Lourenço-de-Moraes *et al*. (2019) estimated that more than half of the snake species in a Brazilian Atlantic forest biodiversity hotspot could lose at least half of their original range by 2080. Conservation is currently lacking and more protected areas are desperately needed to buffer sensitive taxa such as snakes against climate change (Lourenço-de-Moraes *et al*. 2019). Extending beyond snakes to herpetofauna, Martínez-Freiría *et al*. (2013) examined the effects of climate change on 21 endemic reptile species in Morocco. They reported significant reductions in future suitable habitats for 50% of the species and identified four species as highly vulnerable to extinction. In Europe, vipers are particularly at risk of experiencing substantial reductions in their climatic ranges. Currently, four out of the ten viper species in the region are already classified as threatened, either as Endangered or Vulnerable (Cox & Temple, 2009).

Previous studies have highlighted the vulnerability of biodiversity hotspots to climate-induced range losses, yet the specific impacts on Europe's snakes remain poorly understood (Bellard *et al*., 2014; Trew & Maclean, 2021). Furthermore, high-resolution projections ac-

doende begrepen (Bellard *et al*., 2014; Trew & Maclean, 2021). Bovendien ontbreken nog steeds fijnschalige projecties die zowel klimaat- als landgebruiksvariabelen integreren, terwijl die essentieel zijn voor een accurate inschatting van ecologische niches en risicogebieden (Wilson *et al*., 2013).

In deze studie wordt de dynamiek van de klimatologische niche van 31 slangensoorten in Europa onderzocht onder huidige en toekomstige klimaatscenario's. Deze studie maakt gebruik van ecologische nichemodellering (ENM) om de verwachte veranderingen in de klimatologische geschiktheid voor de geselecteerde soorten te beoordelen onder twee scenario's voor de uitstoot van broeikasgassen: SSP245 (matige actie) en SSP585 (hoge uitstoot). Door het kwantificeren van het regionale potentiële verlies of de winst aan geschiktheid, is het doel om gebieden te identificeren die zorgwekkend zijn voor het behoud van biodiversiteit en taxa te benadrukken die een verhoogd risico lopen. Het doel is niet om de grenzen van de verspreiding van slangensoorten in Europa in kaart te brengen, aangezien deze al goed gedocumenteerd zijn, maar eerder om de ruimtelijke variatie in ecologische geschiktheid binnen hun bekende verspreidingsgebieden te modelleren. Dit wordt bereikt door gebruik te maken van klimaat- en landbedekkingsgegevens om de impact van de opwarming van de aarde te evalueren. Daarbij wordt de soortenrijkdom van slangen gemodelleerd als een continue variabele die de cumulatieve waarschijnlijkheid van voorkomen van de individuele soort schat. Deze methode vermijdt de valkuilen die gepaard gaan met binarisering van waarschijnlijkheden, die sterk beïnvloed kunnen worden door de gekozen drempelwaarde, wat resulteert in een robuustere en genuanceerdere analyse. (Adhikari *et al*., 2018; Calabrese *et al*., 2013, Wang *et al*., 2024).

Materialen en methoden

Studiegebied en waarnemingsgegevens van slangen

Europa omvat als subcontinent een grote verscheidenheid aan klimatologische omstandigheden. Deze diversiteit is beperkt in de noordelijkste regio's, zoals Scandinavië, waar slechts drie soorten voorkomen: *Vipera berus, Coronella austriaca*, en *Natrix natrix*. In tegenstelling hiermee kent het Middellandse Zeegebied mildere winters, wat ondersteuning biedt aan een grotere diversiteit aan reptielsoorten. Het studiegebied voor dit onderzoek strekt zich uit van -11° tot 33° lengtegraad en 34° tot 65° breedtegraad, en omvat een breed scala aan klimatologische en ecologische zones (Fig. 1).

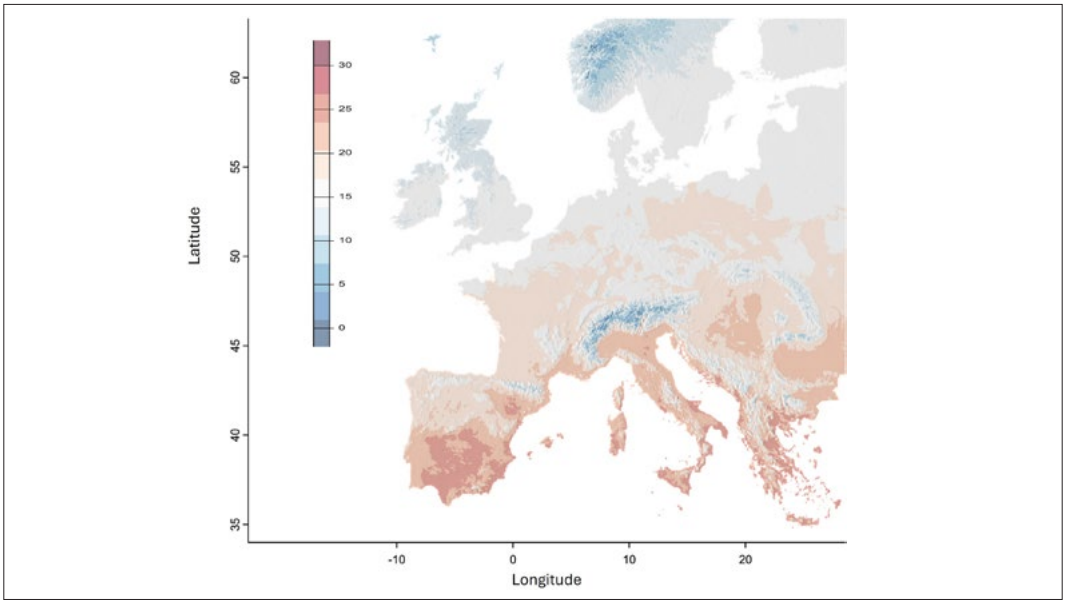
counting for both climatic and land cover variables are essential for accurately predicting species ecological niches and identifying regions at risk but are currently lacking (Wilson *et al*., 2013).

In this study, the climatic niche dynamics of 31 snake species across Europe under current and future climate scenarios is investigated. This study uses ecological niche modeling (ENM) to assess projected changes in climatic suitability for the selected species under two greenhouse gas emission pathways: SSP245 (moderate action) and SSP585 (high emissions). By quantifying regional potential loss or gain in suitability, the aim is to identify areas of concern for biodiversity conservation and highlight taxa facing elevated risks. The goal is not to map the boundaries of snake species' distributions in Europe, as these are already well-documented, but rather to model the spatial variation in ecological suitability within their known ranges. This is achieved using climatic and land cover data to evaluate the impacts of global warming. In doing so, snakes species richness is modelled as a continuous variable estimating the cumulative occurrence probability of the individual species. This method avoids the pitfalls associated with binarization of probabilities, which can be heavily influenced by the chosen threshold, resulting in a more robust and nuanced analysis. (Adhikari *et al*., 2018; Calabrese *et al*., 2013, Wang *et al*., 2024).

Materials and Methods

Study area and snake occurrence records

Europe, as a subcontinent, encompasses diverse climatic conditions over relatively small spatial scales. In its northernmost regions, such as Scandinavia, snake diversity is limited, with only three species present: *Vipera berus, Coronella austriaca*, and *Natrix natrix*. By contrast, Mediterranean Europe experiences milder winters, supporting a greater diversity of reptile species. The study area for this research spans from -11° to 33° longitude and 34° to 65° latitude, encompassing a wide range of climatic and ecological zones (Fig. 1).



Figuur 1. Hoogtekaart van het studiegebied, gecombineerd met de gemiddelde temperatuur van het warmste kwartaal.
Figure 1. Elevation map of the study area overlaid with the mean temperature of the warmest quarter.

heden op relatief kleine ruimtelijke schaal. In de noordelijkste regio's, zoals Scandinavië, is de slangendiversiteit beperkt tot slechts drie soorten: *Vipera berus, Coronella austriaca* en *Natrix natrix*. In tegenstelling daarmee kent het mediterrane deel van Europa mildere winters, wat resulteert in een aanzienlijk hogere reptielendiversiteit. Het studiegebied van dit onderzoek strekt zich uit van 11° westerlengte tot 33° oosterlengte en van 34° tot 65° noorderbreedte, en omvat daarmee een brede waaier aan klimatologische en ecologische zones (figuur 1).

Europese natuuronderzoekers hebben een sterke traditie in het vastleggen van soortwaarnemingen via databanken zoals iNaturalist (www.inaturalist.org) en Observation.org (www.observation.org). Deze platforms leveren gegevens aan de Global Biodiversity Information Facility (GBIF; www.gbif.org), die onderzoekers toegang biedt tot omvangrijke, gevalideerde datasets over soortverspreidingen. Voor deze studie werden slangwaarnemingen rechtstreeks uit GBIF ge-

European naturalists have a strong tradition of recording species occurrences in databases such as iNaturalist (www.inaturalist.org) and Observation.org (www.observation.org). These platforms contribute to the Global Biodiversity Information Facility (GBIF; www.gbif.org), which provides researchers with access to vast, validated datasets on species distributions. For this study, snake occurrence data was obtained directly from GBIF. To ensure data quality, occurrences were filtered for a geolocation accuracy of better than 500 m (or 5 km for sensitive species with obscured locations). Filtering was applied to remove occurrences falling outside known natural ranges. Coordinates were standardized to the WGS84 coordinate system, and duplicate records within the same grid cells were removed to reduce sampling bias. A list of snake species for this study was compiled using the European checklist of reptiles by Speybroeck *et al*. (2020). For inclusion in the analysis, a given species required a minimum of 100 occurrence records, with exceptions made for three range-restricted species within Europe: *Macrovipera lebetinus*

download. Om de datakwaliteit te waarborgen, werden waarnemingen gefilterd op een geografische nauwkeurigheid beter dan 500 m (of 5 km voor gevoelige soorten waarvoor locaties bewust zijn vervaagd). Daarnaast werden waarnemingen buiten de bekende natuurlijke verspreidingsgebieden verwijderd. Alle coördinaten werden gestandaardiseerd naar het WGS84-coördinatensysteem, en dubbele waarnemingen binnen dezelfde rastercel werden verwijderd om steekproefbias te beperken. De lijst van onderzochte slangensoorten werd samengesteld op basis van de Europese reptielenchecklist van Speybroeck *et al*. (2020). Voor opname in de analyse was een minimum van 100 waarnemingen per soort vereist, met uitzonderingen voor drie soorten met een beperkt verspreidingsgebied in Europa: *Macrovipera lebetinus* (90 waarnemingen), *Montivipera xanthina* (66 waarnemingen) en *Zamenis lineatus* (43 waarnemingen). Geïntroduceerde soorten en soorten buiten het studiegebied werden uitgesloten. Na filtering bleven in totaal 31 slangensoorten over voor verdere analyse.

Omgevingsvariabelen
Voor het modelleren van de huidige verspreiding van soorten werd gebruikgemaakt van klimatologische data voor alle 19 BIO-variabelen (versie 2.1; www.worldclim.org/data/bioclim), aangevuld met landgebruiksdata afkomstig uit de ESA WorldCover-database (esa-worldcover.org). De continue landgebruiksvariabelen omvatten hoogte, boomdekking, graslandbedekking, struikbedekking, bebouwing, kale bodem, wetlands en oppervlaktewater. Alle datasets werden gedownload met behulp van het geodata-pakket in R (https://github.com/rspatial/geodata). Er werden drie afzonderlijke voorspellende modellen opgesteld:
1. een model met uitsluitend klimatologische voorspellers,
2. een model met uitsluitend landgebruiksvariabelen
3. een gecombineerd model met alle voorspellers.

Om multicollineariteit en vertekening te voorkomen, werden sterk gecorreleerde variabelen ($r \geq 0{,}75$) gescreend en werd per gecorreleerd

(90 records), *Montivipera xanthina* (66 records), and *Zamenis lineatus* (43 records). Introduced species and species falling outside the study area were omitted from the list. After filtering, a total of 31 snake species were retained for further analysis.

Environmental variables
To model current species distributions, climatic data was obtained for all 19 BIO variables (Version 2.1; www.worldclim.org/data/bioclim), supplemented with land cover data sourced from the ESA WorldCover database (esa-worldcover.org). Continuous land cover variables included elevation, tree cover, grassland cover, shrub cover, built-up cover, bare land, wetland cover and freshwater cover. These datasets were downloaded using the 'geodata' package in R (https://github.com/rspatial/geodata). Three separate predictive models were developed:
1. using climatic predictors only
2. using land cover predictors only,
3. combining all predictors into a single model.

To prevent collinearity and bias, highly correlated variables ($r \geq 0.75$) were screened, and one variable from each correlated pair was excluded (see Fig. S1-S3). Correlation testing was performed within the geographical extent of the individual species ranges as suggested in (Sillero & Barbosa, 2021) to avoid using a faulty collinearity structure.

Future climatic impacts were evaluated using projected climatic data under two Shared Socioeconomic Pathways: SSP245 and SSP585. SSP245 represents a scenario of moderate climate action where sustainable practices are adopted alongside ongoing reliance on carbon-intensive energy sources. In contrast, SSP585 describes a high-emission scenario characterized by minimal mitigation efforts, rapid economic growth, and heavy dependence on fossil fuels, leading to extreme greenhouse gas concentrations by the end of the century. Together, these pathways provide a range of potential futures to assess the effects of climate change on climatic conditions. Projected climatic lay-

paar één variabele verwijderd (zie figuren S1–S3). Correlatietesten werden uitgevoerd binnen de geografische grenzen van de individuele soortarealen, zoals aanbevolen door Sillero & Barbosa (2021), om een foutieve collineariteitsstructuur te vermijden.

Toekomstige klimaateffecten werden geëvalueerd aan de hand van geprojecteerde klimatologische data onder twee gedeelde sociaaleconomische paden (Shared Socioeconomic Pathways, SSP's): SSP245 en SSP585. SSP245 vertegenwoordigt een scenario met gematigde klimaatmaatregelen, waarin duurzame praktijken worden ingevoerd naast een blijvende afhankelijkheid van koolstofintensieve energiebronnen. SSP585 daarentegen beschrijft een hoog-emissiescenario met minimale mitigatie, snelle economische groei en een sterke afhankelijkheid van fossiele brandstoffen, wat leidt tot extreme broeikasgasconcentraties tegen het einde van de eeuw. Voor beide scenario's werden klimaatprojecties gebruikt voor twee toekomstige tijdsvensters: 2041–2060 en 2061–2080, afkomstig uit het Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6; wcrp-cmip.org/cmip6). De data werden gegenereerd door het Max Planck Institute (MPI-ESM1.2), met een specifieke focus op Europese klimaatmodellering. Om consistentie te garanderen, werden alle rasterlagen herschaald naar een uniforme resolutie van 0,01666667° (1/60 graad), overeenkomend met ongeveer 1,85 km per cel in breedtegraad en 1,4 km in lengtegraad. Hiervoor werd de aggregate-functie uit het terra-pakket gebruikt (https://github.com/rspatial/terra).

Modellering van slangensoortenrijkdom

Afbakening van verspreidingsgebieden

Voor elk van de 31 slangensoorten werd de ecologische of klimatologische geschiktheid gemodelleerd voor alle rastercellen binnen het bekende verspreidingsgebied van de soort, gebruikmakend van de drie hierboven beschreven sets van omgevingsvoorspellers. Deze restrictieve aanpak voorkomt modelvoorspellingen buiten de bekende arealen en implementeert daarmee een zogenoemers were downloaded for two future timelines, 2041–2060 and 2061–2080, under the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6; wcrp-cmip.org/cmip6). The data was generated by the Max Planck Institute (MPI-ESM1.2) with a specific focus on European climate modelling. To ensure consistency, all predictive raster layers were resampled to a uniform resolution of 0.01666667° (1/60th degree), equivalent to approximately 1.85 km per cell in latitude and 1.4 km in longitude using the aggregate function available in the 'terra' package (https://github.com/rspatial/terra).

Modelling snake species richness

Boundaries of distribution ranges

For each of the 31 snake species, ecological or climatic suitability was modeled for all grid cells within the species' distribution range, using the three aforementioned sets of environmental predictors. This restrictive approach avoids model fitting outside of the known boundaries of a species' range and thus implements a 'non-migration' approach. Species' distribution boundaries were defined using the alpha hull method implemented in the 'ahull' function from the 'habitaR' package (https://github.com/thaisdoria/habitaR). This approach generates polygons that effectively capture irregular range boundaries and account for gaps within the species' distribution. To ensure the accuracy of these ranges, predictions were cross-checked with species range maps from iNaturalist and the IUCN Red List.

Model calibration and fitting

Ecological niche models (ENMs) were calibrated using the MaxEnt algorithm through the 'ENMevaluate' function implemented in the 'ENMeval' R package (https://github.com/jamiemkass/ENMeval). For each environmental dataset, models were tuned by testing combinations of feature classes (linear, quadratic, and linear-quadratic) and regularization multipliers ranging from 0.5 to 2.0 at 0.5 intervals. Data partitioning for training and testing was conducted using block cross-validation to account for spatial autocorrelation. The best model for each species and predictor set was

de 'non-migratie'-benadering. De verspreidingsgrenzen van soorten werden bepaald met behulp van de alpha-hullmethode, geïmplementeerd via de ahull-functie uit het habitaR-pakket (https://github.com/thaisdoria/habitaR). Deze methode genereert polygonen die onregelmatige verspreidingsgrenzen accuraat weergeven en rekening houden met hiaten binnen het areaal. De gegenereerde verspreidingsgebieden werden gevalideerd door vergelijking met verspreidingskaarten van iNaturalist en de IUCN Red List.

Modelkalibratie en -afstemming
Ecologische nichemodellen (ENM's) werden gekalibreerd met behulp van het MaxEnt-algoritme via de ENMevaluate-functie uit het ENMeval-pakket in R (https://github.com/jamiemkass/ENMeval). Voor elke set omgevingsvariabelen werden modellen geoptimaliseerd door combinaties te testen van feature classes (lineair, kwadratisch en lineair-kwadratisch) en regularisatiemultipliers variërend van 0,5 tot 2,0 in stappen van 0,5. De opsplitsing van gegevens in trainings- en testsets gebeurde via block cross-validatie om rekening te houden met ruimtelijke autocorrelatie. Het beste model per soort en predictorenset werd geselecteerd op basis van het gecorrigeerde Akaike Information Criterion (AICc).

De geoptimaliseerde modellen werden opnieuw gefit met de maxent-functie uit het dismo-pakket (https://github.com/rspatial/dismo). Waarnemingsgegevens werden opgesplitst in 75% trainingsdata en 25% testdata, gestratificeerd per ruimtelijk blok om overfitting te beperken. Achtergrondpunten werden gegenereerd via willekeurige achtergrondbemonstering, wat een robuuste modelevaluatie mogelijk maakt (Guillera-Arroita *et al*., 2014). Elk model werd uitgevoerd met tien herhalingen om variabiliteit te ondervangen. De modelprestatie werd geëvalueerd met behulp van Receiver Operating Characteristic (ROC)-curves en de Area Under the Curve (AUC)-maat. AUC-waarden boven 0,7 worden als acceptabel beschouwd, terwijl waarden boven 0,9 wijzen op uitstekende modelprestaties. De MaxEnt-uitvoer bestaat uit selected based on the corrected Akaike Information Criterion (AICc).

Optimized models were refit using the 'maxent' function from the 'dismo' package (https://github.com/rspatial/dismo). Occurrence data were split into 75% for training and 25% for testing, stratified by spatial blocks to reduce overfitting. Background points were generated via random background sampling, ensuring comprehensive model evaluation (Guillera-Arroita, Lahoz-Monfort & Elith, 2014). Each model was run with 10 replicates to account for variability. Model performance was evaluated using Receiver Operating Characteristic (ROC) curves and the Area Under the Curve (AUC) metric. AUC values above 0.7 are considered acceptable, while values exceeding 0.9 indicated excellent model performance. MaxEnt output consists of a spatial relative likelihood of occurrence for each grid cell, ranging from 0 to 1 after cloglog transformation.

Estimation of snake species richness and changes under future scenarios
Snake species richness was estimated under current land use and climatic conditions, as well as for the two future climatic scenarios. Using the 'mask' function from the 'terra' package (https://github.com/rspatial/terra), the continuous probabilities of occurrence were summed within each species' masked distribution range to calculate species richness per grid cell. This approach avoids the binary presence-absence thresholding often applied in species richness estimations, offering two key benefits. Firstly, distribution ranges of European snake species are well-studied and occurrence data is readily available to validate estimated ranges. This allows for minimizing false positives by restricting calculations to areas within the species' defined distribution range rather than relying on algorithms for calculating threshold that can greatly affect the predicted outcome. Secondly, continuous occurrence likelihood values can be retained, allowing for finer-scale estimations of habitat suitability and a more nuanced estimate of species richness. Moreover, Calabrese *et al*. (2013) demonstrated that

een ruimtelijke relatieve kans op voorkomen per rastercel, variërend van 0 tot 1 na cloglog-transformatie.

Schatting van soortenrijkdom van slangen en veranderingen onder toekomstige scenario's
De soortenrijkdom van slangen werd geschat onder de huidige landgebruik- en klimaatomstandigheden, evenals onder twee toekomstige klimaatscenario's. Met behulp van de 'mask'-functie uit het 'terra'-pakket (https://github.com/rspatial/terra) werden de continue waarschijnlijkheden van voorkomen binnen het gemaskeerde verspreidingsgebied van elke soort opgeteld om de soortenrijkdom per rastercel te berekenen. Deze aanpak vermijdt de binaire aanwezigheid-afwezigheidsdrempels die vaak worden toegepast bij schattingen van soortenrijkdom en biedt twee belangrijke voordelen. Ten eerste zijn de verspreidingsgebieden van Europese slangensoorten goed bestudeerd en is er voldoende waarnemingsdata beschikbaar om de geschatte verspreidingen te valideren. Hierdoor kunnen fout-positieve voorspellingen worden geminimaliseerd door de berekeningen te beperken tot gebieden binnen het vastgestelde verspreidingsgebied van de soort, in plaats van te vertrouwen op algoritmen voor het bepalen van drempelwaarden, die de voorspelde uitkomst sterk kunnen beïnvloeden. Ten tweede blijven continue waarden van voorkomwaarschijnlijkheid behouden, wat fijnschaliger schattingen van habitatgeschiktheid en een meer genuanceerde inschatting van soortenrijkdom mogelijk maakt. Bovendien toonden Calabrese *et al*. (2013) aan dat het stapelen van continue voorkomwaarschijnlijkheden de voorspellingsbias voorkomt die vaak optreedt wanneer modellen worden omgezet naar binaire aanwezigheid/afwezigheidsdata via drempelwaarden. Talrijke studies hebben een vergelijkbare aanpak gevolgd (zie Fajgenblat *et al*., 2025; Mateo *et al*., 2012; Pouteau *et al*., 2015). Veranderingen in toekomstige klimatologische geschiktheid werden beoordeeld door voorkomwaarschijnlijkheden onder huidige en toekomstige klimaatomstandigheden met elkaar te vergelijken. Voor elke soort werd het verschil stacking continuous occurrence likelihoods prevents the prediction bias commonly associated with thresholding models into binary presence/absence data. Numerous studies followed a similar approach (see Fajgenblat *et al*., 2025; Mateo *et al*.; 2012, Pouteau *et al*., 2015). Changes in future climatic suitability were assessed by comparing occurrence likelihoods under current and future climatic conditions. For each species, the difference between raster predictions under current conditions and those of the two future scenarios was calculated, producing species-specific rasters of change. These rasters allowed for the visualization of predicted increases or decreases in suitability across the entire European range of each species. Next, a composite raster summarizing the overall trends in suitability changes across all species was generated to highlight patterns of range contraction or expansion at a continental scale.

To refine these predictions, species-specific changes in suitability were calculated for each 5x5 km grid cell containing at least one occurrence of the respective species. For each grid cell, the present climatic suitability value was subtracted from the suitability value for the future time periods. To avoid skewing results towards areas with more sampling, each 5x5 km grid cell was treated as a single analytical unit for suitability change, regardless of how many individual records it contained. Additionally, the analysis was limited to only those grid cells within the estimated distribution range that actually had occurrence records, which helped ensure the estimates were as representative as possible. Raster manipulations were performed using the 'aggregate', 'mask', and 'global' functions in the 'terra' package in R (https://github.com/rspatial/terra).

Lastly, the most limiting variable in in regard of prediction modelling was calculated for every grid cell. The limiting factor is the variable whose value at that point most influences the model prediction and was estimated using the 'limiting' function available within the 'rmaxent' package implemented in R (https://github.

berekend tussen rastervoorspellingen onder huidige omstandigheden en die van de twee toekomstige scenario's, wat resulteerde in soortspecifieke rasters van verandering. Deze rasters maakten het mogelijk om voorspelde toenames of afnames in geschiktheid over het volledige Europese verspreidingsgebied van elke soort te visualiseren. Vervolgens werd een samengesteld raster gegenereerd dat de algemene trends in geschiktheidsveranderingen over alle soorten samenvat, om patronen van areaalcontractie of -expansie op continentale schaal te benadrukken.

Om deze voorspellingen verder te verfijnen, werden soortspecifieke veranderingen in geschiktheid berekend voor elke rastercel van 5×5 km die ten minste één waarneming van de betreffende soort bevatte. Voor elke rastercel werd de huidige klimatologische geschiktheidswaarde afgetrokken van de geschiktheidswaarde voor de toekomstige tijdsperioden. Om te voorkomen dat de resultaten worden vertekend in de richting van gebieden met een hogere bemonsteringsintensiteit, werd elke rastercel van 5 × 5 km behandeld als één analytische eenheid voor veranderingen in geschiktheid, ongeacht het aantal individuele waarnemingen dat zij bevatte. Daarnaast werd de analyse beperkt tot uitsluitend die rastercellen binnen het geschatte verspreidingsgebied die daadwerkelijk waarnemingsgegevens bevatten, wat hielp om de schattingen zo representatief mogelijk te maken. Rasterbewerkingen werden uitgevoerd met behulp van de functies 'aggregate', 'mask' en 'global' uit het 'terra'-pakket in R (https://github.com/rspatial/terra).

Ten slotte werd voor elke rastercel de meest beperkende variabele met betrekking tot de voorspellingsmodellering berekend. De beperkende factor is de variabele waarvan de waarde op die locatie de modelvoorspelling het sterkst beïnvloedt en werd geschat met behulp van de 'limiting'-functie die beschikbaar is in het 'rmaxent'-pakket, geïmplementeerd in R (https://github.com/johnbaums/rmaxent). De bijdrage van elke mogelijke beperkende waarde werd samengevat over het geschatte

com/johnbaums/rmaxent). The contribution for every possible limiting value was summarized across the species' estimated distribution range where a negative change in suitability was observed. This was done by

1. Extracting the limiting climatic predictor variables that overlap with a value lower than -0.1 for change in habitat suitability using the 'extract' function from the 'terra' package.
2. Overlaying the species' spatial occurrence points with the extracted raster image from the first step and count the relative contribution of every limiting predictor variable on a species-wise basis.

This renders insights into which climatic variable contributes most to habitat unsuitability for a given snake species throughout its range. Future niches were deliberately projected using only climatic data. This decision was based on the substantial and compounding uncertainties associated with future land use scenarios, which can significantly diminish the interpretability of species distribution models (SDMs) for future predictions (Alexander *et al*., 2016). By contrast, focusing exclusively on climatic data for future predictions allows readers the interpretation of results in the context of climate change, isolating its effects from the influence of future land cover changes on species distributions.

Comparative climatic niche analysis

Nineteen bioclimatic variables from the WorldClim dataset (see 'Environmental variables' section) were extracted at species occurrence locations using the 'terra' package. The number of records per species was limited to 1,500. Spatial thinning of records was performed using the 'thin' function implemented in the 'spThin' package with a distance threshold set to 1km (https://github.com/jeffreyhanson/spThin). To mitigate multicollinearity, highly correlated variables ($r > 0.75$) were excluded using the 'findCorrelation' function from the 'caret' package, resulting in a pruned subset of nine bioclimatic variables (https://github.com/topepo/caret). Next, a PCA was conduct-

verspreidingsgebied van de soort waar een negatieve verandering in geschiktheid werd waargenomen. Dit gebeurde door:

1. het extraheren van de beperkende klimatologische voorspellende variabelen die overlappen met een waarde lager dan –0,1 voor verandering in habitatgeschiktheid, met behulp van de 'extract'-functie uit het 'terra'-pakket;
2. het overlappen van de ruimtelijke waarnemingspunten van de soort met het in de eerste stap geëxtraheerde raster en het tellen van de relatieve bijdrage van elke beperkende voorspellende variabele op soortniveau

Dit levert inzicht op in welke klimatologische variabele het meest bijdraagt aan habitatongeschiktheid voor een bepaalde slangensoort binnen haar volledige verspreidingsgebied. Toekomstige niches werden bewust uitsluitend geprojecteerd op basis van klimatologische gegevens. Deze keuze is gebaseerd op de aanzienlijke en cumulatieve onzekerheden die gepaard gaan met toekomstige landgebruiksscenario's, welke de interpreteerbaarheid van soortenverspreidingsmodellen (SDM's) voor toekomstige voorspellingen aanzienlijk kunnen verminderen (Alexander *et al*., 2016). Daarentegen maakt een exclusieve focus op klimatologische data voor toekomstige voorspellingen het mogelijk om de resultaten te interpreteren in de context van klimaatverandering, waarbij de effecten daarvan worden geïsoleerd van de invloed van toekomstige veranderingen in landbedekking op de verspreiding van soorten.

Vergelijkende analyse van klimatologische niches

Negentien bioklimatologische variabelen uit de WorldClim-dataset (zie de sectie 'Milieuvariabelen') werden geëxtraheerd op locaties waar soorten zijn waargenomen met behulp van het pakket terra. Het aantal waarnemingen per soort werd beperkt tot 1.500. Ruimtelijke uitdunning van de waarnemingen werd uitgevoerd met de functie thin uit het pakket spThin, waarbij een afstandsdrempel van 1 km werd gehanteerd (https://github.com/jeffreyed using the pruned bioclimatic dataset with the 'dudi.pca' function from the 'ade4' package in R (https://github.com/adeverse/ade4). The data were centered and scaled prior to analysis. The first two principal components (PCs), which captured the majority of variance, were used to assess interspecific variation in climatic niches. The PCA results were visualized using the 'ggplot2' package and species centroids were plotted as an overlay (https://github.com/tidyverse/ggplot2). Niche overlap was estimated with both Sørenson and Jaccard overlap metrics using the 'hypervolume' package in R with the first two principal components as input.

To investigate climatic niche differentiation in European snakes, species were categorized into four distinct groups based on a combination of their thermal tolerance, life history and biogeographical distribution. These predefined groups were:

1. Iberian
2. Balkan
3. Cold-tolerant
4. Other.

This categorization allowed for a targeted analysis of potential differences in climatic niche dynamics among groups with potentially differing vulnerabilities or adaptive capacities. To evaluate the differences in climatic niches between these predefined groups, a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) was conducted, using principal component (PC) scores of the first five axes as response variables and species and species group as predictors. The PERMANOVA was performed with the 'adonis2' function from the 'vegan' package in R, using Euclidean distances and 10,000 permutations (https://github.com/vegandevs/vegan).

Results

When comparing model performance, the ENM that combines climatic predictors with land cover data scores best with an average AUC score of 0.875 (se = 0.0114) versus a score of 0.819 (se = 0.019) for the climatic

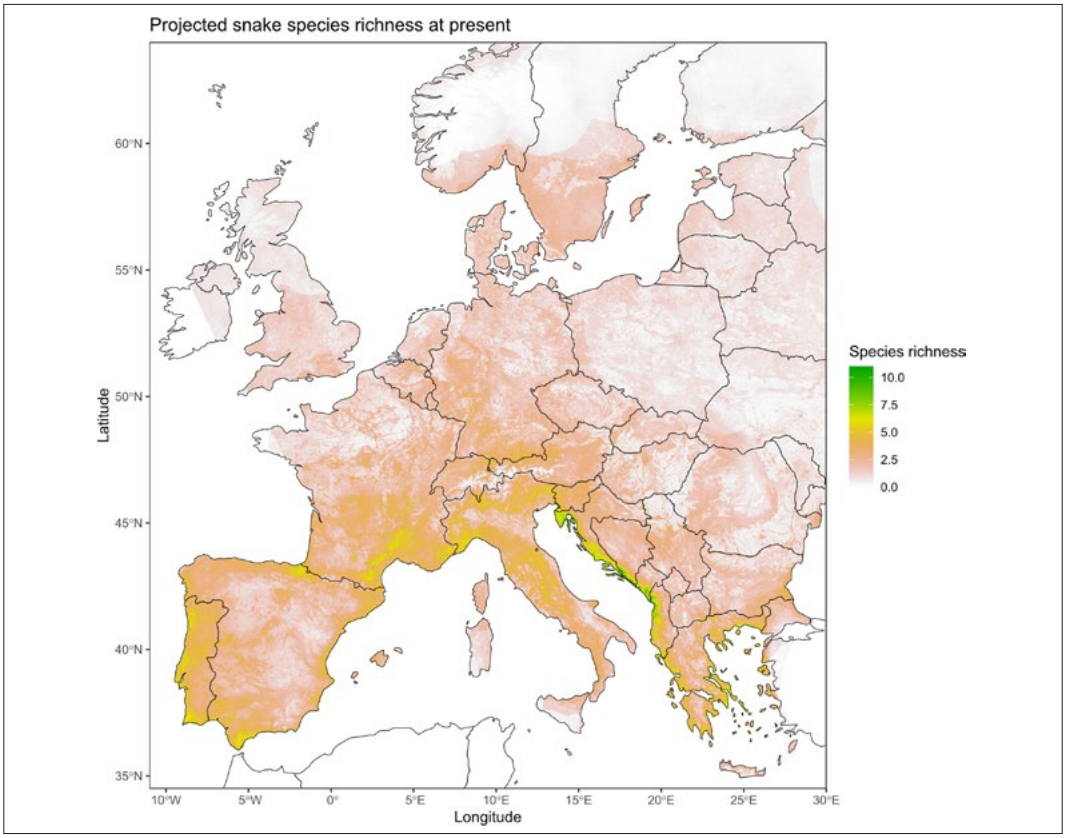
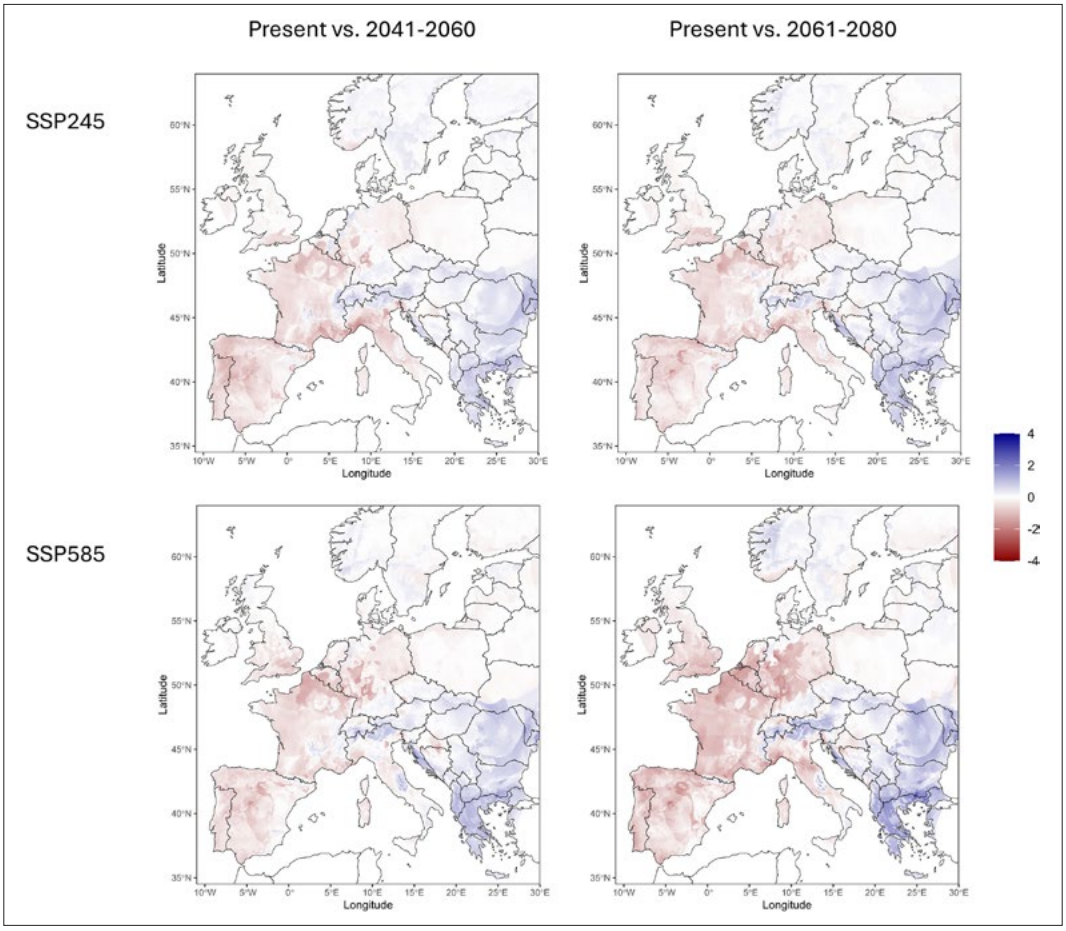


Figure 2. Contemporary snake species richness calculated as the cumulative ecological suitability of 31 European snake species. Ecological suitability was modelled using climatic and land cover data as predictors.

hanson/spThin). Om multicollineariteit te beperken, werden sterk gecorreleerde variabelen ($r > 0{,}75$) uitgesloten met behulp van de functie findCorrelation uit het pakket caret. Dit resulteerde in een gereduceerde set van negen bioklimatologische variabelen (https://github.com/topepo/caret).

Vervolgens werd een principal component analysis (PCA) uitgevoerd op de gereduceerde bioklimatologische dataset met de functie dudi.pca uit het pakket ade4 in R (https://github.com/adeverse/ade4). De gegevens werden vooraf gecentreerd en geschaald. De eerste twee principale componenten (PC's), die het grootste deel van de variantie verklaarden, werden gebruikt om interspecifieke variamodel and a score of 0.828 (se = 0.0155) for the land cover model. The combined model consistently exhibited significantly higher AUC values compared to the climatic and the land use models ($P < 0.001$, Two-Way ANOVA with post-hoc Tukey's HSD tests, Table S1). Interestingly, there was no statistically significant difference in performance between each of the models derived from the two different SSPs (SSP245 vs SSP585), suggesting a consistent high performance of all model types regardless of the specific SSP scenario (Table S1). Since the combined model scored best, estimations provided by this model were used to stack and visualize the contemporary ecological niche suitability as an estimate of snake species richness (Fig. 2). Average snake species richness,

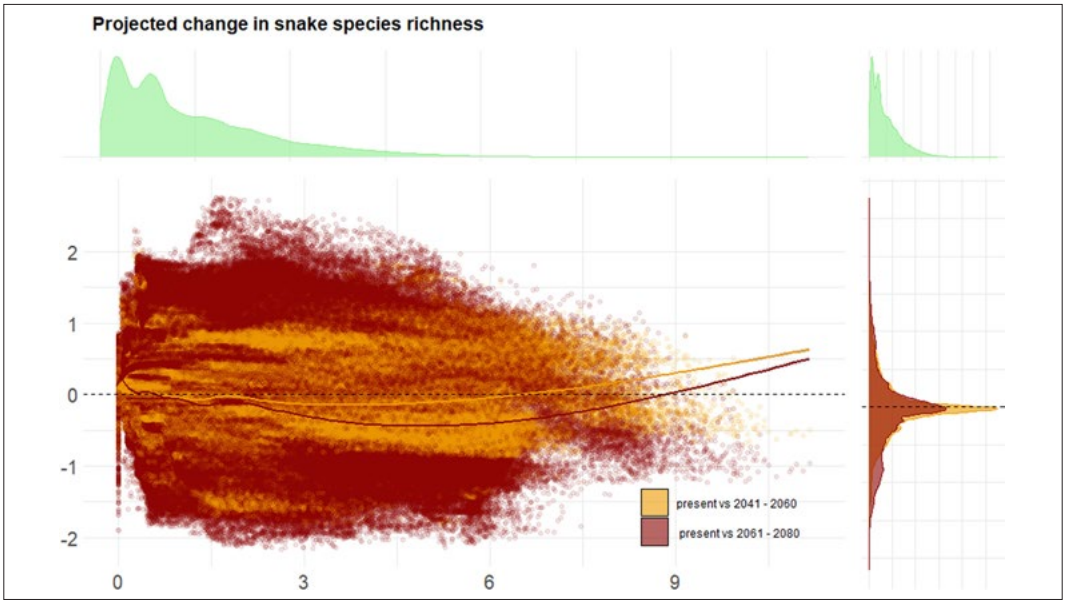


Figuur 3. Verwachte verandering in de soortenrijkdom van slangen voor twee tijdsperioden en twee SSP-scenario's, geschat op basis van klimaatvariabelen. De geschatte verliezen bevinden zich voornamelijk in West-Europa, terwijl toenames in de soortenrijkdom van slangen of een verbeterde klimatologische geschiktheid geassocieerd worden met Oost-Europa en hooggelegen of breedgelegen gebieden.

Figure 3. Projected change in snake species richness for two timeframes and two SSP pathways as estimated using climatic variables. Estimated losses are predominantly located in western Europe, while gains in snake species richness or an increased climatic suitability is associated with eastern Europe and high altitude or latitude regions.

tie in klimatologische niches te beoordelen. De PCA-resultaten werden gevisualiseerd met het pakket ggplot2, waarbij de soortcentroïden als overlay werden weergegeven (github.com/tidyverse/ggplot2). Niche-overlap werd geschat met zowel de Sørenson- als de Jaccard-overlapmaten, met behulp van het pakket hypervolume in R, waarbij de eerste twee principale componenten als invoer dienden.

was 0.747 (sd = 1.153) throughout the study area. Predictor contributions were variable across species with results that are in line with natural history of the species. For instance, for *Zamenis longissimus*, tree cover was the most important predictor variable with a relative contribution of over 35%. Similarly, water availability was scored as an important factor in modelling ecological suitability for *Natrix tesselata* (relative contribution > 22%). Results



Figuur 4: Verwachte verandering in de soortenrijkdom van slangen in Europa voor twee toekomstige tijdsperioden op basis van de klimaatprojecties van SSP245. Opvallend is dat soortenrijke regio's (de staart van het histogram op de x-as) naar verwachting over het algemeen minder geschikt zullen worden voor slangen, terwijl er voor soortenarme regio's geen grote veranderingen in geschiktheid worden verwacht.
Figure 4. Projected change in snake species richness across Europe for two future time periods under SSP245 climatic projections. Notably, species-rich regions (the tail of the histogram on the x-axis) are projected to become less suitable for snakes overall, while species-poor regions are not expected to experience large changes in suitability.

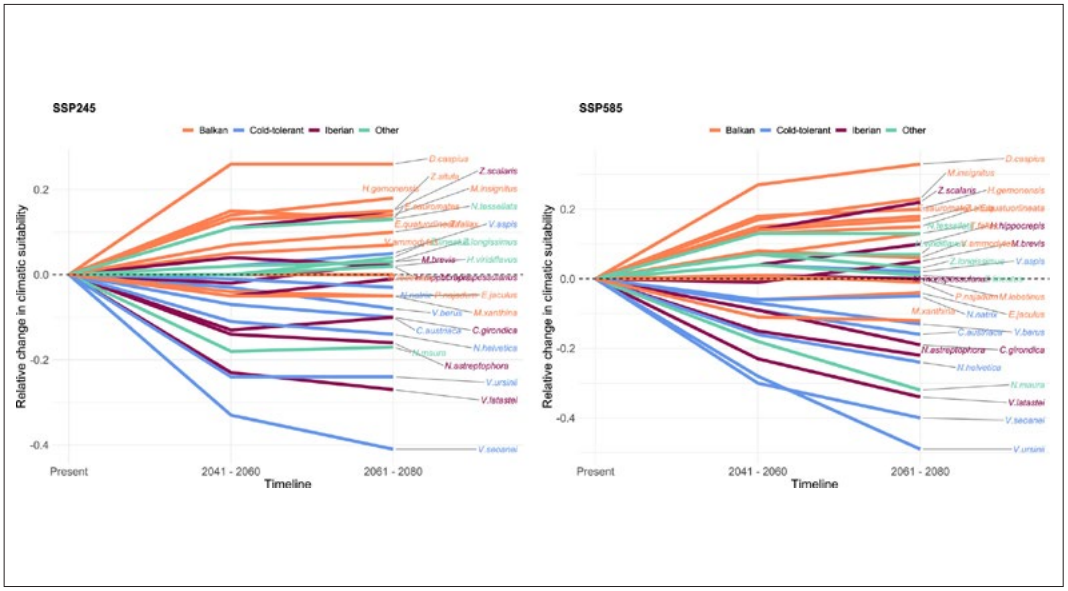
Om differentiatie van klimatologische niches bij Europese slangen te onderzoeken, werden soorten ingedeeld in vier verschillende groepen op basis van een combinatie van hun thermische tolerantie, levensgeschiedenis en biogeografische verspreiding. Deze vooraf gedefinieerde groepen waren:

1. Iberisch
2. Balkan
3. Koudetolerant
4. Overig

Deze indeling maakte een gerichte analyse mogelijk van potentiële verschillen in klimatologische nichedynamiek tussen groepen met mogelijk uiteenlopende kwetsbaarheden of adaptieve capaciteiten. Om de verschillen in klimatologische niches tussen deze vooraf gedefinieerde groepen te evalueren, werd een permutatieve multivariate variantieanalyse (PERMANOVA) uitgevoerd. Hierbij werden de

of ENM for each of the 31 snake species can be consulted on zenodo (https://zenodo.org/records/14620597) as tabulated html reports.

Stacked habitat suitability as an estimate of richness was elevated along the Mediterranean basin with the highest richness found in western Croatia (Fig. 2). The maximum value (11.77) was associated with the Croatian islands of Cres and Krk, which approximates the number of snake species for that region registered on iNaturalist (12 species in 2025). Projected changes in species richness were generally negative to a minor extent across both future time periods. Under SSP245, the mean change was -0.016 (SD = 0.25) for 2041–2060 and -0.017 (SD = 0.27) for 2061–2080. For SSP585, the mean change was -0.016 (SD = 0.28) for 2041–2060 and -0.049 (SD = 0.40) for 2061–2080. However, change in species richness was highly variable across species and large



Figuur 5. Verwachte veranderingen in de klimatologische geschiktheid voor 31 slangensoorten. De verandering wordt weergegeven als het verschil tussen het percentage locaties met een positieve verandering en het percentage locaties met een negatieve verandering.
Fig. 5: Projected changes in climatic suitability for 31 snake species. The change is expressed as the difference between the percentage of sites showing a positive change and the percentage of sites showing a negative change.

PC-scores van de eerste vijf assen gebruikt als responsvariabelen, en soort en soortgroep als verklarende variabelen. De PERMANOVA werd uitgevoerd met de functie adonis2 uit het pakket vegan in R, gebruikmakend van Euclidische afstanden en 10.000 permutaties (https://github.com/vegandevs/vegan).

Resultaten

Bij het vergelijken van de modelprestaties scoorde het ENM dat klimatologische voorspellers combineert met landbedekkingsgegevens het best, met een gemiddelde AUC-score van 0,875 (se = 0,0114), tegenover een score van 0,819 (se = 0,019) voor het klimatologische model en 0,828 (se = 0,0155) voor het landbedekkingsmodel. Het gecombineerde model vertoonde consequent significant hogere AUC-waarden dan zowel het klimatologische als het landgebruiksmodel ($P < 0{,}001$; tweerichtings-ANOVA met post-hoc Tukey's HSD-toetsen, contrasts could be observed among different geographical regions (Fig. 3). Overall, climatic suitability showed the greatest decline in Western Europe, particularly across France and the Iberian Peninsula, while Eastern Europe exhibited the most significant increases in suitability. Higher elevation regions including the Alps, Balkan Mountains, and Carpathians are predicted to become increasingly favourable over the two future time intervals (Generalized additive model, $P < 0.001$, Deviance explained = 5.25%, GCV = 0.258, n = 2865626 for both models; Fig. 3, Fig. S4, Fig. S5).

Regions within Europe with high species richness are particularly vulnerable to a decline in climatic suitability, jeopardizing their capacity to sustain such diversity in the future (Fig. 4). Stark contrasts across species could be observed. Especially cold-tolerant species such as *Vipera berus* and *Vipera seoanei* are sub-

Tabel S1). Opmerkelijk was dat er geen statistisch significant verschil in prestaties werd vastgesteld tussen de modellen die waren afgeleid van de twee verschillende SSP's (SSP245 versus SSP585), wat wijst op een consistent hoge prestatie van alle modeltypen, ongeacht het specifieke SSP-scenario (Tabel S1).

Aangezien het gecombineerde model het best presteerde, werden de schattingen van dit model gebruikt om de huidige ecologische nichesgeschiktheid te stapelen en te visualiseren als een schatting van de soortenrijkdom van slangen (Fig. 2). De gemiddelde soortenrijkdom van slangen bedroeg 0,747 (sd = 1,153) in het gehele studiegebied. De bijdrage van voorspellers varieerde tussen soorten en de resultaten kwamen overeen met de natuurlijke geschiedenis van de soorten. Zo was bij *Zamenis longissimus* boomdekking de belangrijkste voorspellende variabele, met een relatieve bijdrage van meer dan 35%. Evenzo werd waterbeschikbaarheid aangemerkt als een belangrijke factor bij het modelleren van de ecologische geschiktheid voor *Natrix tesselata* (relatieve bijdrage > 22%). De resultaten van de ENM-analyses voor elk van de 31 slangensoorten zijn beschikbaar op Zenodo (https://zenodo.org/records/14620597) in de vorm van getabelleerde HTML-rapporten.

Gestapelde habitatsgeschiktheid als schatting van soortenrijkdom was verhoogd langs het Middellandse Zeegebied, met de hoogste soortenrijkdom in westelijk Kroatië (Fig. 2). De maximale waarde (11,77) werd aangetroffen op de Kroatische eilanden Cres en Krk, wat overeenkomt met het aantal slangensoorten dat voor deze regio is geregistreerd op iNaturalist (12 soorten in 2025). Geprojecteerde veranderingen in soortenrijkdom waren over het algemeen licht negatief in beide toekomstige tijdsperioden. Onder SSP245 bedroeg de gemiddelde verandering –0,016 (SD = 0,25) voor 2041–2060 en –0,017 (SD = 0,27) voor 2061–2080. Voor SSP585 was de gemiddelde verandering –0,016 (SD = 0,28) voor 2041–2060 en –0,049 (SD = 0,40) voor 2061–2080.
De verandering in soortenrijkdom varieerde

jected to unfavorable climatic conditions in the future with contracting suitable habitat as a consequence (Fig. 5 and species specific html files on the Zenodo repository). Not all species with a projected decline are cold-tolerant species. For instance, *Vipera latastei*, listed as vulnerable on the IUCN red list, is projected to experience a distribution-wide drop in climatic suitability with only higher elevation habitat offering a buffer against climate change (See the html file for '*Vipera latastei*' on the Zenodo repository). Almost all typical Balkan snake species on the other hand will experience an expansion of areas within their climatic niche with the exception of *Montivipera xanthina* and *Eryx jaculus* (Fig. 5).

Climatic niches varied greatly across species as revealed by the PCA (Fig. 6). The first two principal components accounted for the majority of variation in climatic niche among species (PC1 = 37.6% and PC2 = 25.3% explained variation). Taxonomy on the species level as well as the predefined species groups showed a significant association with the climatic niche (Species: R2 = 0.067, F = 250.36, P = 0.02; Group: R2 = 0.31, F = 130.70, P = 0.02). Cold-adapted species were mainly differentiated from other species alongside PC1 under influence of BIO2 (mean diurnal range), BIO10 (temperature of warmest quarter) and BIO17 (precipitation of driest quarter). Niche overlap for Iberian and Balkan taxa could be observed to a certain degree, but both groups still had a significantly different niche (manova, $P < 0.01$, F = 981.24, R2 = 0.08). Niches overlapped for 48.8% between Iberian and Balkan taxa, estimated as hypervolumes using PC1 and PC2 (Table S2, Table S3). Niche overlap between cold-tolerant and Iberian taxa was 28.5% while overlap between cold-tolerant and Balkan taxa was more extensive with 49.0% (Table S3).

Discussion

Snakes often evoke strong reactions, often negative, in the regions they inhabit, yet they play a critical role as bioindicators of ecosystem health (Mullin & Seigel, 2009). This study provides the first comprehensive assessment

echter sterk tussen soorten en er konden grote contrasten worden waargenomen tussen verschillende geografische regio's (Fig. 3). Over het geheel genomen vertoonde de klimatologische geschiktheid de sterkste afname in West-Europa, met name in Frankrijk en op het Iberisch Schiereiland, terwijl Oost-Europa de meest uitgesproken toename in geschiktheid liet zien. Regio's op grotere hoogte, waaronder de Alpen, de Balkanbergen en de Karpaten, zullen naar verwachting in de twee toekomstige tijdsintervallen steeds gunstiger worden (gegeneraliseerd additief model, $P < 0,001$, verklaarde deviantie = 5,25%, GCV = 0,258, n = 2.865.626 voor beide modellen; Fig. 3, Fig. S4, Fig. S5).

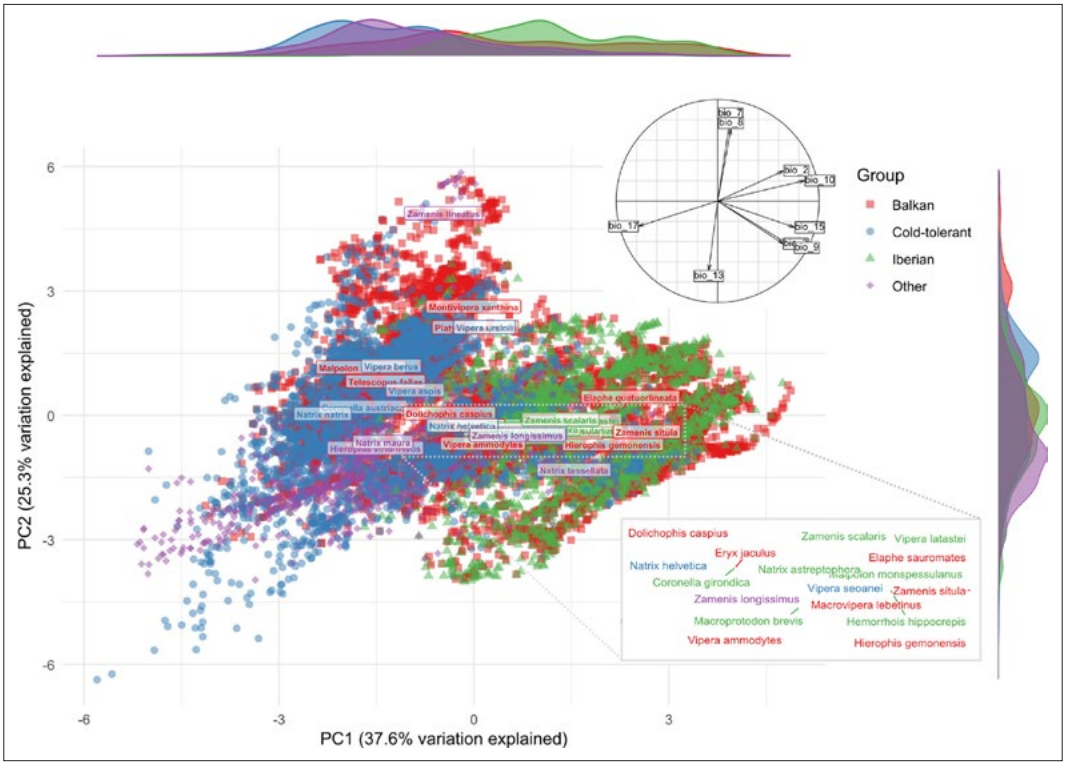
Regio's in Europa met een hoge soortenrijkdom zijn bijzonder kwetsbaar voor een afname van de klimatologische geschiktheid, waardoor hun vermogen om die diversiteit in de toekomst te behouden in gevaar komt (Fig. 4). Er zijn duidelijke contrasten tussen soorten te zien. Vooral koudetolerante soorten zoals *Vipera berus* en *Vipera seoanei* worden in de toekomst blootgesteld aan ongunstige klimatologische omstandigheden, met als gevolg een krimpende geschikte habitat (Fig. 5 en soortspecifieke html-bestanden in de Zenodo-repository). Niet alle soorten waarvan een afname wordt voorspeld, zijn koudetolerante soorten. Zo wordt bijvoorbeeld verwacht dat Vipera latastei, die als kwetsbaar is geclassificeerd op de IUCN Rode Lijst, een afname van de klimatologische geschiktheid in zijn verspreidingsgebied zal ervaren, waarbij alleen habitats op hogere hoogten een buffer vormen tegen klimaatverandering (zie het html-bestand voor 'Vipera latastei' in de Zenodo-repository). Bijna alle typische Balkanslangensoorten daarentegen zullen een uitbreiding van hun klimatologische niche ervaren, met uitzondering van *Montivipera xanthina* en *Eryx jaculus* (Fig. 5).

De klimatologische niches varieerden sterk tussen soorten, zoals blijkt uit de PCA (Fig. 6). De eerste twee hoofdcomponenten verklaarden het grootste deel van de variatie in klimatologische niche tussen soorten (PC1 = 37,6% en

of projected trends in snake species richness across Europe under climate change. Many snake species are already undergoing severe population declines (Llorente & Santos, 2009; Reading *et al*., 2010; Santos *et al*., 2022). For instance, taxa found in southern France and Spain have been identified to undergo severe population declines between 1980 and 2018 as shown by Santos *et al*. (2022) exhaustive citizen-science dataset to model snake population trends in southwestern Europe.

Their specialized habitat requirements make snakes sensitive to environmental changes, and their presence is tightly linked to the well-being of broader herpetofauna communities and prey species (Reading *et al*., 2010; Mullin & Seigel, 2009). By examining trends in snake diversity under future climatic scenarios, we can offer a valuable means of monitoring shifts in reptile assemblages and ecosystem health. Consistent with existing literature, results presented here confirm that the regions with the highest current snake species richness are concentrated along the Mediterranean basin (Fig. 2, Speybroeck *et al*. 2016). Conversely, northern latitudes and high-altitude areas are naturally species-poor due to the physiological constraints of ectotherms in cooler environments (Fig. 2, Speybroeck *et al*. 2016).

In general, a declining trend in regard of snakes species richness within Europe is to be expected in future projections (Fig. 3, Fig. 4). Areas with higher species richness are particularly prone to losing snake species, as the likelihood of species loss naturally increases in regions that host a greater number of species (Fig. 4). Future projections reveal a stark divergence in the fate of snakes on the species level. Species adapted to temperate or cold climates, or those specialized in high-altitude habitats, are likely to experience significant losses in climatic suitability. Meanwhile, most species associated with arid environments and prolonged warm summers are projected to gain more suitable habitat as such conditions expand under climate change (Fig. 5). The meadow viper (*Vipera ursinii*), classified as vulnerable on the



Figuur 6. Gerealiseerde klimatologische niche van 31 Europese slangensoorten. Elk punt representeert een dimensie-gereduceerde projectie van de gerealiseerde klimatologische niche voor een individuele waarneming, afgeleid via principale componentenanalyse (PCA). De centroiden van de soorten geven de gemiddelde nichepositie aan, met de soortnamen op deze centroiden geplaatst. De punten zijn kleur- en vormgecodeerd volgens soortgroepen. De bijdragen van de variabelen aan elke principale component (PC)-as worden in de rechterbovenhoek weergegeven als richtingsvectoren binnen een correlatiecirkel, die de sterkte en richting van hun invloed op elke as aangeven. Hoewel er een grote overlap bestaat in de klimatologische niches van de soorten, zijn er duidelijke contrasten zichtbaar tussen specialistische soorten.

Figure 6. Realized climatic niche of 31 European snake species. Each point represents a dimensionality-reduced projection of the realized climatic niche for an individual observation, derived through principal component analysis (PCA). Species centroids indicate the average niche position, with species names placed at these centroids. Points are color- and shape-coded according to species groups. The variable contributions to each principal component (PC) axis are depicted in the top-right corner as directional vectors within a correlation circle, indicating the strength and direction of their influence on each axis. Although broad overlap exists in species' climatic niches, pronounced contrasts are evident among specialist species.

PC2 = 25,3% verklaarde variantie). Taxonomie op soortniveau, evenals de vooraf gedefinieerde soortgroepen, vertoonden een significante associatie met de klimatologische niche (Soort: R2 = 0,067, F = 250,36, P = 0,02; Groep: R2 = 0,31, F = 130,70, P = 0,02). Koude-aangepaste soorten werden voornamelijk onderscheiden van andere soorten langs PC1 onder invloed van BIO2 (gemiddelde dagelijkse temperatuurschommeling), BIO10 (temperatuur van het warmste kwart) en BIO17 (neerslag van het IUCN Red List, is projected to face a nearly 50% decline in climatic suitability across its range under the SSP585 scenario. Similarly, Seoanei's viper (*Vipera seoanei*), another vulnerable high-altitude specialist, is expected to undergo a comparable reduction in suitable habitat. It is important to note that the analysis could not include a substantial number of obscured records for these two species, potentially affecting the accuracy of the projections. In contrast, species adapted to dry and

droogste kwart). Er was tot op zekere hoogte sprake van niche-overlap tussen Iberische en Balkan-taxa, maar beide groepen hadden nog steeds een significant verschillende niche (MANOVA, $P < 0,01$, $F = 981,24$, $R^2 = 0,08$). De niches van Iberische en Balkan-taxa overlapten voor 48,8%, geschat als hypervolumes met behulp van PC1 en PC2 (Tabel S2, Tabel S3). De niche-overlap tussen koudetolerante en Iberische taxa bedroeg 28,5%, terwijl de overlap tussen koudetolerante en Balkan-taxa met 49,0% groter was (Tabel S3).

Discussie

Slangen roepen in de regio's waar zij voorkomen vaak sterke, veelal negatieve reacties op, maar zij vervullen een cruciale rol als bio-indicatoren van de gezondheid van ecosystemen (Mullin & Seigel, 2009). Deze studie biedt de eerste uitgebreide beoordeling van verwachte trends in de soortenrijkdom van slangen in Europa onder klimaatverandering. Veel slangensoorten vertonen reeds sterke populatieafnames (Llorente & Santos, 2009; Reading et al., 2010; Santos et al., 2022). Zo is vastgesteld dat taxa die voorkomen in Zuid-Frankrijk en Spanje tussen 1980 en 2018 ernstige populatieafnames hebben doorgemaakt, zoals aangetoond door de uitgebreide citizen-science-dataset van Santos et al. (2022), die werd gebruikt om populatietrends van slangen in Zuidwest-Europa te modelleren.

Hun gespecialiseerde habitatvereisten maken slangen bijzonder gevoelig voor veranderingen in het milieu, en hun aanwezigheid is nauw verbonden met het welzijn van bredere herpetofaunagemeenschappen en prooisoorten (Reading et al., 2010; Mullin & Seigel, 2009). Door trends in slangendiversiteit onder toekomstige klimaatscenario's te analyseren, kan een waardevol instrument worden geboden voor het monitoren van verschuivingen in reptielengemeenschappen en de gezondheid van ecosystemen. In overeenstemming met bestaande literatuur bevestigen de hier gepresenteerde resultaten dat de regio's met de hoogste huidige soortenrijkdom aan slangen geconcentreerd zijn rond het Middellandhot environments, such as the Caspian whip snake (*Dolichophis caspius*), the Balkan whip snake (*Hierophis gemonensis*), and the Eastern Montpellier snake (*Malpolon insignitus*), are anticipated to do well under climate change scenarios, with expanding ranges likely driven by increasing aridity and mild winters (Fig. 5).

Interestingly, species richness trends differ markedly between the Iberian Peninsula and the Balkans (Fig. 3). Spain and Portugal exhibit a declining trend, while the Balkan region shows a positive trend in species richness under future climate projections. Similar patterns were reported for European reptiles as a whole by Araújo, Thuiller, and Pearson (2006), who modelled projected changes in reptile species richness by 2050 using climate data. Their study found that gains were predominantly concentrated in Eastern Europe, while losses were primarily observed in the Iberian Peninsula, consistent with the findings presented here (Carvalho *et al*., 2010).

This disparity between western and eastern Europe likely stem from an interplay between topographic heterogeneity, climate and differences in species ecology. The Iberian Peninsula and the Balkan region exhibit distinct climates under the Köppen classification (Beck et al., 2018), which likely contribute to the contrasting projections for snake species richness. The Iberian Peninsula, dominated by Mediterranean climates (Csa, Csb codes) with hot, dry summers, is increasingly affected by desertification and habitat desiccation (Peel et al., 2007). This could in turn reduce suitability for many snakes, particularly in lowlands with limited opportunities to find a suitable climatic refuge. In contrast, the Balkans' mix of Mediterranean and continental climates, combined with significant topographic heterogeneity (Fig. 1), provides climatic refugia and escape routes for species under rising temperatures (Peel *et a*l., 2007). Additionally, the high seasonality and cold winter temperatures in parts of Eastern Europe currently restrict the distribution of many species. For instance, Dolichophis caspius is currently restricted in the northern part of its

se Zeegebied (Fig. 2; Speybroeck *et al*., 2016). Daarentegen zijn noordelijke breedtegraden en hooggelegen gebieden van nature soortenarm, als gevolg van de fysiologische beperkingen van ectotherme organismen in koelere omgevingen (Fig. 2; Speybroeck *et al*., 2016).

Over het algemeen is in toekomstige projecties een dalende trend te verwachten wat betreft de soortenrijkdom van slangen in Europa (Fig. 3, Fig. 4). Gebieden met een hogere soortenrijkdom zijn met name vatbaar voor het verlies van slangensoorten, omdat de kans op soortenverlies van nature groter is in regio's met een groter aantal soorten (Fig. 4). Toekomstige projecties laten een duidelijke divergentie zien in het lot van slangen op soortniveau. Soorten die zijn aangepast aan gematigde of koude klimaten, of soorten die gespecialiseerd zijn in habitats op grote hoogte, zullen waarschijnlijk een aanzienlijk verlies aan klimaatgeschiktheid ondervinden. Tegelijkertijd wordt verwacht dat de meeste soorten die geassocieerd worden met droge omgevingen en langdurige warme zomers, een geschikter leefgebied zullen krijgen naarmate dergelijke omstandigheden zich uitbreiden onder klimaatverandering (Fig. 5). De weideadder (*Vipera ursinii*), die op de Rode Lijst van de IUCN als kwetsbaar is geclassificeerd, zal naar verwachting een afname van bijna 50% in klimaatgeschiktheid in zijn verspreidingsgebied ondervinden onder het SSP585-scenario. Ook de Seoanei-adder (Vipera seoanei), een andere kwetsbare soort die gespecialiseerd is in hooggelegen gebieden, zal naar verwachting een vergelijkbare afname van het geschikte leefgebied ondervinden. Het is belangrijk op te merken dat de analyse een aanzienlijk aantal onbekende gegevens voor deze twee soorten niet kon omvatten, wat mogelijk de nauwkeurigheid van de projecties beïnvloedt. Soorten die zijn aangepast aan droge en hete omgevingen, zoals de Kaspische zweepslang (*Dolichophis caspius*), de Balkanzweepslang (*Hierophis gemonensis*) en de Oostelijke Montpellier-slang (*Malpolon insignitus*), zullen het daarentegen naar verwachting goed doen onder klimaatveranderingsscenario's, waarbij hun verspreidingsgebied range in Romania by cold winter temperatures and a large diurnal temperature range but is expected to gain suitable area under climate change (see html report for the species in the Zenodo repository). Rising temperatures could potentially create climatic conditions that enable range expansions for some snake species. Lastly, the Balkan might consist of a snake species assemblage that is more resilient to heat and drought stress in general and thus might cope better with increasing temperatures under climate change. The differences in climatic niche between Iberian and Balkan snakes as revealed by the PCA highlight the contribution of BIO3 (isothermality), BIO9 (temperature of driest quarter) and BIO15 (precipitation seasonality) in explaining the niche divergence between the two groups (Fig. 6) and could be a part of the explanation why Iberian and Balkan taxa are affected differently by a changing climate. Naturally, it is important to approach general patterns in species diversity with caution, as species' ecologies vary widely, and each species is likely to respond differently to climate change. Moreover, the bioclimatic niche models presented here highlight impact of climate change and do not incorporate other complex factors such as biotic interactions and anthropogenic disturbances such as habitat fragmentation. It's important to acknowledge that the influence of unmodeled factors will differ among species; therefore, climate-driven suitability estimates must be understood within this context. Additionally, obscured occurrence records, particularly for vulnerable taxa, may have influenced the accuracy of the projections. Especially manipulations by iNaturalist that obscure IUCN Redlist species by default are troublesome for gathering ecological data about threatened species. Although obscuring observations can be a good practice for aiding in the conservation of sensitive species, it can limit conservation efforts by researchers, especially for highly threatened taxa and this strategy might need re-evaluation (Contreras-Díaz et al., 2023).

This study highlights the pressing need for targeted conservation measures to safeguard Europe's snake diversity in the face of climate

waarschijnlijk zal toenemen door de groeiende droogte en milde winters (Fig. 5).

Interessant genoeg verschillen de trends in soortenrijkdom sterk tussen het Iberisch schiereiland en de Balkan (Fig. 3). Spanje en Portugal vertonen een dalende trend, terwijl de Balkanregio een positieve trend in soortenrijkdom laat zien onder toekomstige klimaatprojecties. Soortgelijke patronen werden gerapporteerd voor Europese reptielen als geheel door Araújo, Thuiller en Pearson (2006), die de verwachte veranderingen in de soortenrijkdom van reptielen tot 2050 modelleerden met behulp van klimaatgegevens. Hun studie toonde aan dat de toename voornamelijk geconcentreerd was in Oost-Europa, terwijl de afname vooral werd waargenomen op het Iberisch schiereiland, in overeenstemming met de hier gepresenteerde bevindingen (Carvalho *et al*., 2010).

Deze discrepantie tussen West- en Oost-Europa is waarschijnlijk het gevolg van een wisselwerking tussen topografische heterogeniteit, klimaat en verschillen in de ecologie van soorten. Het Iberisch schiereiland en de Balkanregio hebben verschillende klimaten volgens de Köppen-classificatie (Beck *et al*., 2018), wat waarschijnlijk bijdraagt aan de contrasterende projecties voor de soortenrijkdom van slangen. Het Iberisch schiereiland, dat wordt gedomineerd door een mediterraan klimaat (Csa, Csb-codes) met hete, droge zomers, wordt steeds meer getroffen door woestijnvorming en uitdroging van habitats (Peel *et al*., 2007). Dit zou op zijn beurt de geschiktheid voor veel slangen kunnen verminderen, met name in laaglanden waar de mogelijkheden om een geschikt klimaatvluchtgebied te vinden beperkt zijn. Daarentegen biedt de mix van mediterrane en continentale klimaten op de Balkan, in combinatie met een aanzienlijke topografische heterogeniteit (Fig. 1), klimaatvluchtgebieden en ontsnappingsroutes voor soorten bij stijgende temperaturen (Peel et al., 2007). Bovendien beperken de grote seizoenswisselingen en koude wintertemperaturen in delen van Oost-Europa momenteel de verspreiding van veel soorten. change with an emphasis on cold-tolerant, but also Iberian taxa. Snakes have limited dispersal capabilities, making range expansion to more suitable areas highly constrained, especially in the context of severe habitat fragmentation (Bonnet *et al*., 1999; Cabrelli *et al*., 2014; Graitson *et al*., 2020; Tan *et al*., 2023). Protecting and restoring structurally diverse habitats that offer microclimatic refugia will be crucial to mitigate the impacts of global warming and enables snakes to actively switch between microhabitats when experiencing thermoregulatory stress (Graitson *et al*., 2025; Mizsei et al., 2024; Mulhall, Sitters & Di Stefano, 2022). Restoring blue-green structures in the landscape as a nature-base solution to mitigate impacts of climate change has been proposed by various experts (Calliari *et al*., 2022; Chausson *et al*., 2020; Milad *et al*., 2011). This is particularly critical in Western Europe, where intense anthropogenic pressures from intensified agriculture and urbanization coincide with the projected loss of climatic suitability for snakes (Fig. 3). Consequently, a substantial improvement in conservation and land-use strategies is essential to ensure sustainable reptile populations under future climate change (Graitson, Ursenbacher & Lourdais, 2020; Santos *et al*. 2022; Todd *et al*., 2017). Additionally, collaborative efforts, such as long-term population monitoring and the integration of citizen-science data, are vital to understanding species responses and guiding effective interventions (Santos et al., 2022). Lastly, results of this study utilized the SSP245 and SSP595 scenarios to illustrate a broad spectrum of future conditions. It is anticipated that results from intermediate pathways, would generally fall within the range of changes observed under these two scenarios, but this remains to be tested.

Data availability

Species distribution models for each of the 31 species are available as html reports on Zenodo: https://zenodo.org/records/14620597. An RMarkdown document to run species-wise ENM under current and future conditions, including the calculation of changes in suitability

Zo wordt Dolichophis caspius momenteel in het noorden van zijn verspreidingsgebied in Roemenië beperkt door koude wintertemperaturen en een groot temperatuurverschil tussen dag en nacht, maar er wordt verwacht dat het geschikte gebied onder klimaatverandering zal toenemen (zie het html-rapport voor de soort in de Zenodo-repository). Stijgende temperaturen zouden potentieel klimaatomstandigheden kunnen creëren die de uitbreiding van het verspreidingsgebied van sommige slangensoorten mogelijk maken. Ten slotte zou de Balkan een slangensoortengemeenschap kunnen omvatten die over het algemeen beter bestand is tegen hitte- en droogtestress en daardoor beter kan omgaan met stijgende temperaturen onder klimaatverandering. De verschillen in klimatologische niche tussen Iberische en Balkanslangen, zoals onthuld door de PCA, benadrukken de bijdrage van BIO3 (isothermie), BIO9 (temperatuur van het droogste kwart) en BIO15 (seizoensgebondenheid van neerslag) aan de verklaring van de niche-divergentie tussen de twee groepen (Fig. 6) en zouden een deel van de verklaring kunnen zijn waarom Iberische en Balkansoorten verschillend worden beïnvloed door een veranderend klimaat. Het is natuurlijk belangrijk om algemene patronen in soortendiversiteit met de nodige voorzichtigheid te benaderen, aangezien de ecologie van soorten sterk varieert en elke soort waarschijnlijk anders zal reageren op klimaatverandering. Bovendien benadrukken de hier gepresenteerde bioclimatische nichemodellen de impact van klimaatverandering en nemen ze geen andere complexe factoren mee, zoals biotische interacties en antropogene verstoringen zoals habitatfragmentatie. Het is belangrijk te erkennen dat de invloed van niet-gemodelleerde factoren per soort zal verschillen; daarom moeten klimaatgedreven geschiktheidsschattingen in deze context worden begrepen. Bovendien kunnen verborgen waarnemingsgegevens, met name voor kwetsbare taxa, de nauwkeurigheid van de projecties hebben beïnvloed. Vooral manipulaties door iNaturalist, waarbij soorten van de IUCN Rode Lijst standaard worden verborgen, zijn problematisch voor het verzamelen van ecologische gegevens over bedreigde soorten.

is available on my github page (github.com/thesnakeguy/SDM_BioClim-and-LandUse).

Ethics statement

The conduct of this research strictly conformed to all applicable ethical guidelines. No animal specimens were used during the investigation. Conflict of interest statement. The author declares no conflicts of interest.

Previously published in English in Biological Diversity, September 2025, Vol. 2(2–3): 73–84. **doi.org/10.1002/bod2.70005**. Published bilingually with the author's permission.

References

- Adhikari, P., Shin, M. S., Jeon, J. Y., Kim, H. W., Hong, S., & Seo, C. (2018). Potential impact of climate change on the species richness of subalpine plant species in the mountain national parks of South Korea. Journal of Ecology and Environment, 42(1), 36. https://doi.org/10.1186/s41610-018-0095-y
- Alexander, P., Prestele, R., Verburg, P. H. et al. (2016) Assessing uncertainties in land cover projections. Global Change Biology. https://doi.org/10.1111/gcb.13447
- Alexandre, R. J. R., Bergamini, F. M., Spigoloni, Z. A., Dias-Silva, K., Vieira, R. R. S., Guerra, V., Bastos, R. P., & Vieira, T. B. (2024). Squamate reptiles as indicators in fragments of Brazilian cerrado. Studies on Neotropical Fauna and Environment. https://doi.org/10.1080/01650521.2023.2276228
- Amarasinghe, A. A. T., Putra, C. A., Henkanaththegedara, S. M., Dwiyahreni, A. A., Winarni, N. L., Sunaryo, Margules, C., & Supriatna, J. (2021). Herpetofaunal diversity of West Bali National Park, Indonesia with identification of indicator species for long-term monitoring. Global Ecology and Conservation, 28, e01638. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01638
- Araújo M. B., Thuiller W. & Pearson R. G. (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe, Journal of Biogeography, https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x.
- Archis, J. N., Akcali, C., Stuart, B. L., Kikuchi, D., & Chunco, A. J. (2018). Is the future already here? The impact of climate change on the distribution of the eastern coral snake (Micrurus fulvius). PeerJ, 6, e4647. https://doi.org/10.7717/peerj.4647
- Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., & Wood, E. F. (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. Scientific Data, 5(1), 180214. https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214
- Bednar-Friedl, B., R. Biesbroek, D.N. Schmidt et al. (2022) Europe. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge,

Hoewel het verbergen van waarnemingen een goede praktijk kan zijn om de bescherming van gevoelige soorten te bevorderen, kan het de inspanningen van onderzoekers op het gebied van natuurbehoud beperken, vooral voor ernstig bedreigde taxa. Deze strategie moet daarom mogelijk opnieuw worden geëvalueerd (Contreras-Díaz et al., 2023).

Deze studie benadrukt de dringende noodzaak van gerichte beschermingsmaatregelen om de slangendiversiteit van Europa te beschermen tegen klimaatverandering, met de nadruk op koudetolerante, maar ook Iberische soorten. Slangen hebben beperkte verspreidingsmogelijkheden, waardoor uitbreiding naar meer geschikte gebieden sterk wordt beperkt, vooral in de context van ernstige habitatfragmentatie (Bonnet et al., 1999; Cabrelli et al., 2014; Graitson et al., 2020; Tan et al., 2023). Het beschermen en herstellen van structureel diverse habitats die microklimatische refugia bieden, is cruciaal om de gevolgen van de opwarming van de aarde te beperken en stelt slangen in staat om actief tussen microhabitats te wisselen wanneer ze thermoregulatorische stress ervaren (Graitson et al., 2025; Mizsei et al., 2024; Mulhall, Sitters & Di Stefano, 2022). Het herstellen van blauwgroene structuren in het landschap als een op de natuur gebaseerde oplossing om de gevolgen van klimaatverandering te verzachten, is door verschillende experts voorgesteld (Calliari et al., 2022; Chausson et al., 2020; Milad et al., 2011). Dit is met name cruciaal in West-Europa, waar intense antropogene druk door intensievere landbouw en verstedelijking samenvalt met het verwachte verlies van klimaatgeschiktheid voor slangen (Fig. 3). Een substantiële verbetering van de strategieën voor natuurbehoud en landgebruik is daarom essentieel om duurzame reptielenpopulaties te garanderen onder toekomstige klimaatverandering (Graitson, Ursenbacher & Lourdais, 2020; Santos et al., 2022; Todd et al., 2017). Daarnaast zijn samenwerkingsverbanden, zoals langetermijnmonitoring van populaties en de integratie van data uit burgerwetenschap, van vitaal belang om de reacties van soorten te begrijpen en effectieve interventies

UK and New York, NY, USA, pp. 1817–1927, https://doi:10.1017/9781009325844.015.
- Bellard, C., Leclerc, C., Leroy, B., Bakkenes, M., Veloz, S., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2014). Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. Global Ecology and Biogeography, 23(12), 1376–1386. https://doi.org/10.1111/geb.12228
- Bonnet, X., Naulleau, G., & Shine, R. (1999). The dangers of leaving home: Dispersal and mortality in snakes. Biological Conservation, 89(1), 39–50. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00140-2
- Cabrelli, A. L., Stow, A. J., & Hughes, L. (2014). A framework for assessing the vulnerability of species to climate change: A case study of the Australian elapid snakes. Biodiversity and Conservation, 23(12), 3019–3034. https://doi.org/10.1007/s10531-014-0760-0
- Calabrese, J. M., Certain, G., Kraan, C., & Dormann, C. F. (2013). Stacking species distribution models and adjusting bias by linking them to macroecological models. Global Ecology and Biogeography, 23(1), 99–112. doi:10.1111/geb.12102
- Calliari, E., Castellari, S., Davis, M., Linnerooth-Bayer, J., Martin, J., Mysiak, J., Pastor, T., Ramieri, E., Scolobig, A., Sterk, M., Veerkamp, C., Wendling, L., & Zandersen, M. (2022). Building climate resilience through nature-based solutions in Europe: A review of enabling knowledge, finance and governance frameworks. Climate Risk Management, 37, 100450. https://doi.org/10.1016/j.crm.2022.100450
- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Crespo, E. J., & Possingham, H. P. (2010). From climate change predictions to actions – conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. Global Change Biology, 16(12), 3257–3270. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02212.x
- Chausson, A., Turner, B., Seddon, D., Chabaneix, N., Girardin, C. A. J., Kapos, V., Key, I., Roe, D., Smith, A., Woroniecki, S., & Seddon, N. (2020). Mapping the effectiveness of nature-based solutions for climate change adaptation. Global Change Biology, 26(11), 6134–6155. https://doi.org/10.1111/gcb.15310
- Contreras-Díaz, R. G., Nori, J., Chiappa-Carrara, X., Peterson, A. T., Soberón, J., & Osorio-Olvera, L. (2023). Well-intentioned initiatives hinder understanding biodiversity conservation: Cloaked iNaturalist information for threatened species. Biological Conservation, 282, 110042. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110042
- Cox, N. A. & Temple, H. J. (2009) European Red List of Reptiles. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.
- Deng, Z., Xia, X., Zhang, M., Chen, X., Ding, X., Zhang, B., Deng, G., & Yang, D. (2024). Predicting the Spatial Distribution of the Mangshan Pit Viper (Protobothrops mangshanensis) under Climate Change Scenarios Using MaxEnt Modeling. Forests, 15(4), Art. 4. https://doi.org/10.3390/f15040723
- Dyugmedzhiev, A., Naumov, B., & Tzankov, N. (2024). Interpopulation and seasonal variations in habitat and microhabitat use of Vipera ammodytes (Linnaeus, 1758). Acta Herpetologica. https://doi.org/10.36253/a_h-15928
- Elbahi, A., Lawton, C., Oubrou, W., El Bekkay, M., Hermas, J., & Dugon, M. (2023). Assessment of reptile response to habitat degradation in arid and semi-arid regions. Global Ecology and Conservation, 45, e02536. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02536
- Fajgenblat et al. (2025) Leveraging Massive Opportunistically Collected Datasets to Study Species Communities in Space and Time. Ecology Letters. https://doi.org/10.1111/ele.70094

te sturen (Santos et al., 2022). Tot slot werden in deze studie de SSP245- en SSP595-scenario's gebruikt om een breed spectrum aan toekomstige omstandigheden te illustreren. Naar verwachting zullen de resultaten van tussenliggende trajecten over het algemeen binnen het bereik van de waargenomen veranderingen in deze twee scenario's vallen, maar dit moet nog worden getest.

Beschikbaarheid van gegevens

Verspreidingsmodellen voor elk van de 31 soorten zijn beschikbaar als HTML-rapporten op Zenodo: https://zenodo.org/records/14620597. Een RMarkdown-document om soortspecifieke ENM-modellen uit te voeren onder huidige en toekomstige omstandigheden, inclusief de berekening van veranderingen in geschiktheid, is beschikbaar op mijn GitHub-pagina (github.com/thesnakeguy/SDM_BioClim-and-LandUse).

Ethische verklaring

Dit onderzoek is strikt uitgevoerd in overeenstemming met alle toepasselijke ethische richtlijnen. Er zijn geen dierlijke specimens gebruikt tijdens het onderzoek. De auteur verklaart geen belangenconflicten te hebben.

Eerder gepubliceerd in het Engels in Biological Diversity, September 2025, Vol. 2(2-3): 73-84. **doi.org/10.1002/bod2.70005-**
Tweetalig gepubliceerd met toestemming van de auteur.

- Falaschi, M., Manenti, R., Thuiller, W., & Ficetola, G. F. (2019). Continental-scale determinants of population trends in European amphibians and reptiles. Global Change Biology, 25(10), 3504–3515. https://doi.org/10.1111/gcb.14739
- Graitson, E., Duchesne, T., Cayuela, H., Goffart, F. (2025) La gestion des habitats est-elle efficace pour assurer la conservation des populations de vipère péliade Vipera berus (Linnaeus, 1758) ? Synthèse d'un suivi à long terme en Wallonie (Belgique). Bulletin de la Société Herpétologique de France, 2025, 186, pp.1-14
- Graitson, E., Ursenbacher, S., & Lourdais, O. (2020). Snake conservation in anthropized landscapes: Considering artificial habitats and questioning management of semi-natural habitats. European Journal of Wildlife Research, 66(3), 39. https://doi.org/10.1007/s10344-020-01373-2
- Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J. J., Elith, J. (2014) Maxent Is Not a Presence-Absence Method: A Comment on Thibaud et al. Methods in Ecology and Evolution. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12252.
- Habibullah, S., Din, B. H., Tan, S. H. et al. (2022) Impact of climate change on biodiversity loss: global evidence. Environ Sci Pollut Res, 29, 1073–1086.https://doi.org/10.1007/s11356-021-15702-8
- Hellmann, F., Alkemade, R., & Knol, O. M. (2016). Dispersal based climate change sensitivity scores for European species. Ecological Indicators, 71, 41–46. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.06.013
- Jins, V. J., Mukherjee, A., Arun, P. R., Michael, D. R., & Bhupathy, S. (2022). Microhabitat preferences and guild structure of a tropical reptile community from the Western Ghats of India: Implications for conservation. Journal of Tropical Ecology, 38(5), 295–303. https://doi.org/10.1017/S0266467422000190
- Lehikoinen, A., Brotons, L., Calladine, J., Campedelli, T., Escandell, V., Flousek, J., Grueneberg, C., Haas, F., Harris, S., Herrando, S., Husby, M., Jiguet, F., Kålås, J. A., Lindström, Å., Lorrillière, R., Molina, B., Pladevall, C., Calvi, G., Sattler, T., … Trautmann, S. (2019). Declining population trends of European mountain birds. Global Change Biology, 25(2), 577–588. https://doi.org/10.1111/gcb.14522
- Li, Q., Shao, W., Jiang, Y., Yan, C., & Liao, W. (2024). Assessing Reptile Conservation Status under Global Climate Change. Biology, 13(6), 436. https://doi.org/10.3390/biology13060436
- Llorente, G. A., & Santos, X. (2009). Decline of a common reptile: Case study of the viperine snake Natrix maura in a Mediterranean wetland. Acta Herpetologica : 4, 2, 2009, 161–169. https://doi.org/10.1400/181688
- Lourenço-de-Moraes, R., Lansac-Toha, F. M., Schwind, L. T. F. et al. (2019) Climate change will decrease the range size of snake species under negligible protection in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. Scientific Reports, 9, 8523. https://doi.org/10.1038/s41598-019-44732-z
- Martínez-Freiría, F., Argaz, H., Fahd, S. et al. (2013) Climate change is predicted to negatively influence Moroccan endemic reptile richness. Implications for conservation in protected areas. Naturwissenschaften, 100, 877–889. https://doi.org/10.1007/s00114-013-1088-4.
- Mateo, R. G., de la Estrella, M., Felicisimo, A. M., Muñoz, J., & Guisan, A. (2012). A new spin on a compositionalist predictive modelling framework for conservation planning: A tropical case study in Ecuador. Biological Conservation, 160, 150–161
- Milad, M., Schaich, H., Bürgi, M., & Konold, W. (2011). Climate change and nature conservation in Central European forests: A review of consequences, concepts and chal-

lenges. Forest Ecology and Management, 261(4), 829–843. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.038
- Mizsei, E., Budai, M., Rák, G., Bancsik, B., Radovics, D., Szabolcs, M., Móré, A., Vadász, C., Dudás, G., & Lengyel, S. (2024). Microhabitat selection of meadow and steppe vipers enlightened by digital photography and image processing to describe grassland vegetation structure. Journal of Zoology, 322(2), 168–178. https://doi.org/10.1111/jzo.13129
- Mulhall S. J., Sitters H., Di Stefano J. (2023) Vegetation cover and configuration drive reptile species distributions in a fragmented landscape. Wildlife Research, 50, 792-806. https://doi.org/10.1071/WR21063
- Mullin, S. J., Seigel, R. A. (2009) Snakes: Ecology and Conservation. Cornell University Press. Ithaca, New York. ISBN 978-0-8014-4565-1.
- Myers, B. J. E., Lynch, A. J., Bunnell, D. B., Chu, C., Falke, J. A., Kovach, R. P., Krabbenhoft, T. J., Kwak, T. J., & Paukert, C. P. (2017). Global synthesis of the documented and projected effects of climate change on inland fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 27(2), 339–361. https://doi.org/10.1007/s11160-017-9476-z
- Pouteau, R., Bayle, E., Blanchard, E., Birnbaum, P., Cassan, J.-J., Hequet, V., Vandrot, H. (2015). Accounting for the indirect area effect in stacked species distribution models to map species richness in a montane biodiversity hotspot. Diversity and Distributions, 21, 1329–1338
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and Earth System Sciences, 11(5), 1633–1644. https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007
- Reading, C. J., Luiselli, L. M., Akani, G. C., Bonnet, X., Amori, G., Ballouard, J. M., Filippi, E., Naulleau, G., Pearson, D., & Rugiero, L. (2010). Are snake populations in widespread decline? Biology Letters, 6(6), 777–780. https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0373
- Santos, X., Pleguezuelos, J. M., Chergui, B., Geniez, P., & Cheylan, M. (2022). Citizen-science data shows long-term decline of snakes in southwestern Europe. Biodiversity and Conservation, 31(5), 1609–1625. https://doi.org/10.1007/s10531-022-02415-8
- Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J. C., Linsenmair, K. E., Nauss, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.-D., Vogt, J., Wöllauer, S., & Weisser, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. Nature, 574(7780), 671–674. https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3
- Sillero, N., & Barbosa, A. M. (2021). Common mistakes in ecological niche models. International Journal of Geographical Information Science, 35(2), 213–226. https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968
- Sillero, N., Campos, J., Bonardi, A., Corti, C., Creemers, R., Crochet, P.-A., Isailović, J. C., Denoël, M., Ficetola, G. F., Gonçalves, J., Kuzmin, S., Lymberakis, P., Pous, P. de, Rodríguez, A., Sindaco, R., Speybroeck, J., Toxopeus, B., Vieites, D. R., & Vences, M. (2014). Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. Amphibia-Reptilia, https://doi.org/10.1163/15685381-00002935
- Soroye, P., Newbold, T., & Kerr, J. (2020). Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents. Science, 367(6478), 685–688. https://doi.org/10.1126/science.aax8591
- Speybroeck, J. W., Bok, B., Van Der Voort, J., & Velikov, I. (2016) Field guide to the amphibians and reptiles of Britain and Europe. Bloomsbury publishing. ISBN 9781472970428
- Speybroeck, J., Beukema, W., Dufresnes, C., Fritz, U., Jablonski, D., Lymberakis, P., Martínez-Solano, I., Razzetti, E., Vamberger, M., Vences, M., Vörös, J., & Crochet, P. (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-bja10010Storch, D., Šímová, I., Smycka, J., Bohdalková, E., Toszogyova, A., & Okie, J. G. (2022). Biodiversity dynamics in the Anthropocene: How human activities change equilibria of species richness. Ecography, 2022(4). https://doi.org/10.1111/ecog.05778
- Tan, W. C., Herrel, A., & Rödder, D. (2023). A global analysis of habitat fragmentation research in reptiles and amphibians: What have we done so far? Biodiversity and Conservation, 32(2), 439–468. https://doi.org/10.1007/s10531-022-02530-6
- Thompson, S. A., Thompson, G. G., & Withers, P. C. (2008). Rehabilitation index for evaluating restoration of terrestrial ecosystems using the reptile assemblage as the bio-indicator. Ecological Indicators, 8(5), 530–549. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.07.001
- Todd, B. D., Nowakowski, A. J., Rose, J. P., Price, S. J. (2017) Species traits explaining sensitivity of snakes to human land use estimated from citizen science data, Biological Conservation, https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.013
- Trew, B. T., & Maclean, I. M. D. (2021). Vulnerability of global biodiversity hotspots to climate change. Global Ecology and Biogeography, 30(4), 768–783. https://doi.org/10.1111/geb.13272
- Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. Science, 348(6234), 571–573. https://doi.org/10.1126/science.aaa4984
- Ursenbacher, S., Carlsson, M., Helfer, V., Tegelström, H., & Fumagalli, L. (2006). Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (Vipera berus) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. Molecular Ecology, 15(11), 3425–3437. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03031.x
- Ursenbacher, S., Guillon, M., Cubizolle, H., Dupoué, A., Blouin-Demers, G., & Lourdais, O. (2015). Postglacial recolonization in a cold climate specialist in western Europe: Patterns of genetic diversity in the adder (Vipera berus) support the central–marginal hypothesis. Molecular Ecology, 24(14), 3639–3651. https://doi.org/10.1111/mec.13259
- Ursenbacher, S., Schweiger, S., Tomović, L., Crnobrnja-Isailović, J., Fumagalli, L., & Mayer, W. (2008). Molecular phylogeography of the nose-horned viper (Vipera ammodytes, Linnaeus (1758)): Evidence for high genetic diversity and multiple refugia in the Balkan peninsula. Molecular Phylogenetics and Evolution, 46(3), 1116–1128. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.11.002
- Wang, F., Yuan, X., Sun, Y., & Liu, Y. (2024). Species distribution modeling based on MaxEnt to inform biodiversity conservation in the Central Urban Area of Chongqing Municipality. Ecological Indicators, 158, 111491. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111491
- Wilson, J. W., Sexton, J. O., Todd Jobe, R., & Haddad, N. M. (2013). The relative contribution of terrain, land cover, and vegetation structure indices to species distribution models. Biological Conservation, 164, 170–176. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.021