

بررسی آشیان بوم شناختی اقلیمی کمرکولی جنگلی (*Sitta europaea*)

در رشته کوه های البرز و زاگرس

سارا یالپانیا^۱، مسعود نظری زاده دهکردی^۱، عاطفه اسدی^۲، مریم امیدی^۳، علی رضائی^۱، محمد کابلی^{۱*}

۱- گروه محیط زیست، دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران

۲- گروه بیوجغرافی و اکولوژی مهره‌داران، مرکز ملی تحقیقات علمی، دانشگاه پاول والری مونت پلیه، فرانسه

۳- اداره کل حفاظت محیط زیست استان اصفهان

(تاریخ دریافت ۹۶/۱۱/۳۰ - تاریخ پذیرش ۹۷/۰۳/۰۶)

چکیده

همواره دو پرسش رقیب برای تفسیر تفاوت‌های مشاهده شده در آشیان‌های بوم شناختی بین آرایه‌های نزدیک به هم در زیستگاه‌های یکسان یا مجاور هم وجود دارد: آیا جمعیت‌های مختلف یک گونه در آشیان‌های بوم شناختی متفاوتی ساکن شده و سپس با قطع جریان ژن بین آنها، گونه‌زایی شکل گرفته است؟ یا این که گونه‌زایی قبلاً بروز کرده و سپس آرایه‌های نزدیک به هم در آشیان‌های بوم شناختی کم و بیش مشابهی ساکن شده‌اند؟ در این مطالعه تفاوت آشیان بوم شناختی اقلیمی دو زیرگونه کمرکلی جنگلی (*rubiginosa*) و *persica*) و تاثیر آن بر گونه‌زایی در این دو زیرگونه با بررسی آشیان بوم شناختی اقلیمی در دوره‌های زمانی مختلف از گذشته تا زمان حال و همچنین آزمون‌های برابری و تشابه آشیان آنها در فضاهای جغرافیایی و محیط‌زیستی در رشته کوه‌های البرز و زاگرس مدل‌سازی شد. نتایج این مطالعه نشان داد که هم‌پوشی آشیان بوم شناختی اقلیمی بین کلادهای البرز و زاگرس اندک و آزمون برابری و تشابه آشیانین دو زیرگونه در این رشته کوه‌ها معنی‌دار بوده است. بر اساس این نتایج می‌توان وقوع پدیده حفاظت‌گرایی را در آشیان بوم شناختی بین این دو زیرگونه کمرکلی محتمل دانست که اشاره بر وقوع فرایند گونه‌زایی در هر یک از آنها در نواحی جغرافیایی دگرجا قبل از مهاجرت به رشته کوه‌های البرز و زاگرس دارد. یافته‌های این مطالعه نشان می‌دهد که هر کدام از جمعیت‌های کمرکلی در این دو رشته کوه را می‌توان یک واحد تکاملی معنی‌دار تلقی نموده و هر دو زیرگونه را در برنامه‌ها و اولویت‌های حفاظتی گنجانند.

کلید واژگان: مدل‌سازی آشیان بوم شناختی، کمرکولی جنگلی، واحد تکاملی معنی‌دار

۱. مقدمه

گسترده‌ای از پژوهش‌های مرتبط با زیست‌شناسی تکاملی را دربر می‌گیرد و همراه با تحلیل‌های تبارشناسی به بسیاری از پرسش‌ها در زمینه روند تنوع و تکامل آشیان در گونه‌های هدف پاسخ می‌دهد (Makowsky *et al.*, 2010). همچنین، این پژوهش‌ها می‌توانند درک بهتری از پیامدهای نوسان اقلیمی در طول دوران یخبندان به دست دهند، چرا که با بررسی آشیان بوم شناختی می‌توان اطلاعاتی راجع به انقراض محلی، کاهش سطح پراکنش موجودات و ادامه بقاء آنها در مناطق پناهگاهی و یخچالی به دست آورد (Rödter and Lötters, 2009; Makowsky *et al.*, 2010). زیستگاه‌های جنگلی البرز و زاگرس به دلیل وجود پناهگاه‌های یخبندانی در دوران کواترنری به عنوان یکی از مهمترین مراکز تنوع‌زیستی در آسیای مرکزی معرفی شده است (Naderi *et al.*, 2014; Ashrafzadeh *et al.*, 2016; Nazarizadeh *et al.*, 2016). دره‌ها و کوه‌های بلند این دو زیستگاه به دلیل وجود اقلیم‌های متفاوت می‌تواند منجر به تکامل گونه‌های چند سنجی^۱ شود. به عبارت دیگر وجود شرایط زیستگاهی و اقلیمی متفاوت در دو رشته‌کوه البرز و زاگرس می‌تواند گونه را به واگرایی سازشی سوق دهد و این واگرایی زمانی به وقوع می‌پیوندد که آشیان بوم شناختی گونه‌ها یا جمعیت‌ها از یکدیگر جدا شده‌اند (Alai-Taleghani, 2015).

کمرکولی جنگلی (*Sitta europaea* Linnaeus, 1758) پرنده ساکن زیستگاه‌های جنگلی پهن‌برگ است و با ۱۸ زیرگونه در دامنه وسیعی از اوراسیا (شرق سیبری تا غرب اورپا) پراکنش دارد (Matthysen and Currie, 1996; Pravosudov,

آشیان بوم شناختی را می‌توان توزیع و پراکندگی گونه‌ها و همچنین نقش و کارکرد آنها در یک بوم سازگان تعریف نمود که بیان کننده وضعیت و شرایط لازم برای تداوم گونه و نقش بوم شناختی آن در بوم سازگان مربوطه است (Soberón, 2007; Holt, 2009). انزوای جغرافیایی و سازگاری با شرایط آب و هوایی منجر به تکامل آشیان بوم شناختی جمعیت‌های مختلف یک گونه می‌شود (Thrope *et al.*, 2008). از سوی دیگر، ساکن شدن جمعیت‌های مختلف یک گونه در آشیان‌های بوم شناختی متفاوت همراه با قطع جریان ژن بین آنها می‌تواند منجر به گونه‌زایی شود (Benítez-Benítez *et al.*, 201). با این وجود همواره دو پرسش رقیب برای تفسیر تفاوت مشاهده شده در آشیان‌های بوم شناختی بین آرایه‌های نزدیک به هم در زیستگاه‌های یکسان یا همسایه هم وجود دارد: آیا جمعیت‌های مختلف اجدادی یک گونه در آشیان‌های بوم شناختی متفاوتی ساکن شده و با قطع جریان ژن بین آنها، گونه‌زایی شکل گرفته است؟ یا این که گونه‌زایی قبلا به دلیل سایر عوامل بروز کرده و سپس آرایه‌های نزدیک به هم در آشیان‌های بوم شناختی کم و بیش مشابهی در زیستگاه‌های یکسان یا همسایه ساکن شده‌اند؟ (McCormack *et al.*, 2010).

پیشرفت‌های اخیر در مدل‌سازی آشیان بوم شناختی گونه‌ها امکان بررسی و مقایسه ویژگی‌های آشیان بوم شناختی آنها را در فضای متغیرهای محیط‌زیستی یا اقلیمی فراهم آورده است (Warren *et al.*, 2010; Rödder and Lötters, 2009; Broennimann *et al.*, 2012). مدل‌سازی آشیان بوم شناختی طیف

1- Polyphyletic

جمعیت‌های مختلف گونه را در جهت افزایش سازگاری با تغییرات محیطی سوق دهند (Hung et al., 2012).

اگرچه پژوهش‌های متعددی در زمینه‌ی ژنتیک جمعیت و روابط تبارشناسی کمرکولی جنگلی در ایران و جهان (Hung et al., 2012; Nazarizadeh et al., 2006; Zink et al., 2016) و همچنین در زمینه‌ی مدل‌سازی مطلوبیت زیستگاه (در مقیاس خرد) انجام گرفته است (Khosroshahi et al., 2011)، لیکن تاکنون آشیان بوم شناختی اقلیمی کمرکولی جنگلی و رابطه تکامل در زیرگونه‌های این گونه در ارتباط با تغییرات اقلیمی مطالعه نشده است. هدف از انجام این مطالعه (۱) بررسی جدایی یا عدم جدایی آشیان بوم شناختی اقلیمی و تاثیر آن بر گونه‌زایی جمعیت‌های مختلف کمرکولی جنگلی، (۲) تعیین پهنای آشیان بوم شناختی اقلیمی در دوره‌های زمانی مختلف (حال حاضر، ۲۰ هزار سال گذشته، ۶۰ هزار سال گذشته و ۱۲۰ هزار سال گذشته)، (۳) مدل‌سازی مطلوبیت زیستگاه اقلیمی و (۴) بررسی وقوع پناهگاه‌های یخبندانی این گونه در رشته‌کوه‌های البزر و زاگرس در دوره‌های یخبندان پلیستوسن است. یافته‌های این پژوهش می‌تواند در حفاظت از مراکز تنوع گونه‌ای و گونه‌زایی و همچنین در فراهم آوردن درک درستی از چگونگی سازگاری اقلیمی پرندگان جنگلی در البزر و زاگرس کاربرد داشته باشد.

(Clements et al., 2014; 1993). این پرنده متوسط جثه با سر بزرگ، دم کوتاه و منقار قوی، ضخیم، به نسبت دراز و مستقیم است. نر و ماده تقریباً هم‌شکل و فاقد تغییرات فصلی هستند. در پرنده نر بالغ در دوره جوجه‌آوری تارک سر، پس گردن، روتنه و پوشپره‌های روی بال‌ها خاکستری مایل به آبی است. نوار چشمی سیاه و بلندی دارد که از جلوی پیشانی شروع و تا دو طرف گردن امتداد یافته است. پره‌های کناری دم تیره است، نزدیک به انتها خال‌های سفید دارند و نوک آنها خاکستری دیده می‌شود. زیرگونه *S. e. persica* که در غرب ایران یافت می‌شود، با تنه خاکستری کم‌رنگ، زیرتنه سفید، نوار سفیدی در پیشانی و رگه سفیدی در نوار ابرویی دیده می‌شود (Kaboli et al., 2016).

این پرنده به عنوان یک گونه کانونی^۲ در جنگلهای پهن برگ، می‌تواند در طراحی راهبردهای حفاظتی در این دسته از بوم سازگانه مورد استفاده قرار گیرد (Arif and Khan, 2009; Bianconi et al., 2004; Matthysen and Currie, 1996; Mortelliti et al., 2010; Zuckerberg et al., 2014). چراکه به‌عنوان یک گونه شاخص نشان دهنده وضعیت سیستم‌های بوم شناختی مربوطه است و اطلاعات مناسبی از آسیب جمعیتها به تکه‌شدگی زیستگاه فراهم می‌سازد (Baguette et al., 2012; Matthysen, Bianconi et al., 2003; Mortelliti et al., 2010; 1995). از سوی دیگر طراحی هر نوع برنامه حفاظتی برای گونه‌های کانونی، باید براساس درک درست از روابط بوم شناختی گونه با اجزای زنده و غیر زنده بوم سازگان انجام گیرد تا فرآیندهای تکاملی قادر باشند

² Focal species

۲. مواد و روش ها:

۲.۱. جمع آوری نقاط حضور

این پژوهش در طی سال‌های ۱۳۹۳ تا ۱۳۹۶ انجام شد. برای ثبت نقاط حضور کمرکولی جنگلی در ایران در ابتدا شبکه‌ای از سلول‌ها با مساحت ۲۵×۲۵ کیلومتر تعیین شد و سپس نقاط حضور در هر کدام از شبکه‌ها در فصول زمانی مختلف و با استفاده از دستگاه GPS ثبت شد. همچنین، تمام گزارش و مستندات مورد تایید افراد آموزش دیده و صاحب نظران (متخصصان و کارشناسان حیات‌وحش، زیست‌شناسان، عکاسان طبیعت و محیط‌بانان باتجربه) جمع‌آوری شد. علاوه بر آن به منظور تکمیل نقاط حضور با استفاده از بسته spocc در نرم افزار R نسخه ۳.۳.۴ و از پایگاه‌های اطلاعاتی Bold system, GBIF^۳ (<https://www.gbif.org>) و ebird (<http://www.boldsystems.org>) حضور گونه استخراج شد. شکل ۱ موقعیت نقاط حضور این گونه را در رشته کوه‌های البرز و زاگرس نشان می‌دهد. به منظور مقایسه تاثیر تغییرات اقلیمی از گذشته تا آینده بر وسعت و مطلوبیت زیستگاه کمرکولی جنگلی از ۱۹ متغیر آب و هوایی مستخرج از بانک اطلاعاتی WoldClim استفاده شد. برای بارزسازی وضعیت آب و هوایی کره زمین بعد از آخرین دوره یخبندانی (۲۱۰۰۰ سال پیش) از مدل CCSM4 استفاده شد.

۲.۲. تجزیه تحلیل داده‌ها

به منظور بارزسازی تغییرات آشیان بوم شناختی از دو مفهوم تغییرات آشیان بوم شناختی در فضای

3-Global Biodiversity Information Facility

جغرافیایی^۴ (G-Space) و تغییرات آشیان بوم شناختی در فضای محیط‌زیستی^۵ (E-space) استفاده شد (Wiens and Graham, 2005; Schluter, 2011; Arteaga et al., 2009). به منظور کاهش خود همبستگی مکانی^۶ نقاط حضور گونه، موقعیت‌های حضور در فاصله کمتر از دو کیلومتر با استفاده از شیوه ترقیق مکانی داده‌های حضور^۷ در ArcGIS در ابزار SDM^۸ (Brown, 2014) در نسخه ۱۰/۲ حذف شدند. در نهایت، ۱۹۷ موقعیت حضور برای مدل‌سازی‌ها استفاده شد.

۲.۳. محاسبه آشیان بوم شناختی در فضای

جغرافیایی (G-space)

هم‌خطی^۹ بین ارزش‌ها با استفاده از ضریب همبستگی پیرسون محاسبه و آستانه >0.7 به منظور حذف متغیرهای هم‌خط در نظر گرفته شد. بر این اساس، متغیرهای میانگین دمای سالیانه، بیشینه دمای گرم‌ترین ماه، کمینه دمای سردترین ماه، بارش در مرطوب‌ترین ماه و بارش در خشک‌ترین ماه از تحلیل‌ها حذف و تعداد نه متغیر اقلیمی برای انجام مدل‌سازی‌ها استفاده شدند (جدول ۱).

4-Geographic Space

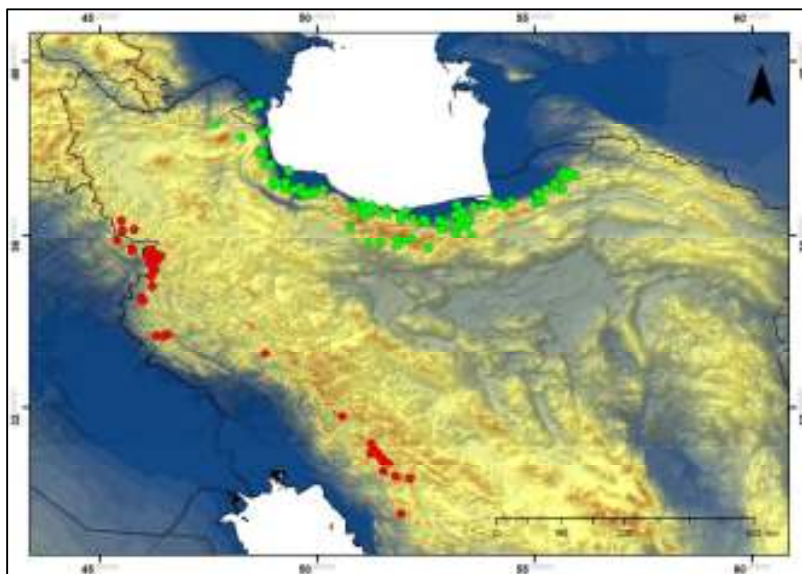
5-Environmental Space

6- Spatial autocorrelation

7- Spatially rarify occurrence data

8 -SDMtoolbox

9 -Co-linearity



شکل ۱- نقاط حضور جمع آوری شده از دو زیرگونه‌ی کمرکولی جنگلی در امتداد جنگل‌های هیرکانی (دایره های سبز) در رشته‌کوه البرز و جنگل‌های بلوط در رشته‌کوه زاگرس (دایره های قرمز).

جدول ۱- متغیرهای مورد استفاده در مدل‌سازی مطلوبیت زیستگاه اقلیمی کمرکولی جنگلی در ایران.

درصد تاثیر هر متغیر		متغیر
زاگرس	البرز	
۲۳	۱۵	میانگین درجه حرارت سالیانه (Bio1)
۰/۱	۳	دامنه میانگین دمای روزانه (Bio2)
۰/۴	۶/۵	درجه حرارت فصلی (Bio4)
۱/۲	۱/۳	میانگین درجه حرارت در گرمترین فصل سال (Bio10)
۵	۸/۲	میانگین درجه حرارت در سردترین فصل سال (Bio11)
۰/۲	۵/۱	میانگین بارندگی سالیانه (Bio12)
۲/۸	۲/۹	بارندگی در خشک‌ترین ماه سال (Bio14)
۴۵/۵	۵۴/۱۸	بارندگی در گرمترین فصل سال
۲۱/۹	۳/۳	میانگین بارش در سردترین فصل سال (Bio19)

شد. سطح زیر منحنی^{۱۰} و ویژگی عامل دریافت کننده^{۱۱} به دست آمده توسط MaxEnt برای ارزیابی اعتبار و کیفیت مدل استفاده شدند. آزمون جک

نقشه مطلوبیت زیستگاه با استفاده از نرم‌افزار MaxEnt 3.3.3.k (Phillips *et al.*, 2006) محاسبه شد. در این تحلیل، ۷۵٪ نقاط حضور به عنوان داده‌های تعلیمی برای ساخت مدل و ۲۵٪ باقیمانده برای آزمون مدل برآورد شده، در نظر گرفته

10- Area under the Curve

11- Receiver Operating Characteristic

2.1.4 (R Development Core Team, 2011) انجام شد. در رویکرد PCA-env، شرایط محیطی قابل استفاده برای یک آرایه در کل زمینه زیستگاهی (محدوده مورد مطالعه) با نقاط حضور آن آرایه مقایسه می‌شود. در ابتدا، تراکم نقاط حضور و آشیان هر آرایه محاسبه شده و فضای محیطی قابل استفاده برای هر یک از محدوده‌های مورد مطالعه، محاسبه می‌شود (بر اساس دو محور اصلی اول در PCA-env). برای برآورد تراکم نقاط حضور در فضای چندمتغیره PCA، از تابع تراکم کرنل^{۱۶} استفاده و تراکم نقاط حضور در هر سلول مکانی برآورد می‌شود. همچنین، تراکم نقاط بر اساس شرایط زمینه^{۱۷} زیستگاه محیطی زمینه‌ای نیز به دست آمد. با استفاده از برآورد این دو تراکم، شرایط محیطی اشغال شده توسط دو آرایه استنتاج می‌شود. در مرحله بعد، هم‌پوشی آشیان بین دو آرایه، در شبی از تغییرات در یک فضای تحلیل چند متغیره با استفاده از سنجه^{۱۸} Schoener's *D* (Warren *et al.*, 2008) محاسبه شد. گستره این سنجه از صفر (بدون هم‌پوشی) تا یک (هم‌پوشی کامل) است. در آخرین مرحله، آزمون‌های آماری برابری^{۱۸} و تشابه^{۱۹} آشیان بوم شناختی (Warren *et al.*, 2008) با استفاده از برآورد تراکم آرایه‌ها در فضای زمینه زیستگاهی محاسبه شدند (Broennimann *et al.*, 2012). برای کمی کردن ویژگی‌های آشیان بوم شناختی دو آرایه در رشته‌کوه‌های البرز و زاگرس، از برخی نمایه‌ها برای ارزیابی میزان هم‌پوشی آشیان بین آنها استفاده شد. پهنای آشیانهر گونه (میزان فضای

نایف^{۱۲} به منظور ارزیابی سهم مشارکت هر لایه در مدل و همچنین منحنی‌های پاسخ به منظور نشان دادن احتمال حضور گونه در هر طبقه از لایه‌های طبقه‌بندی شده در نظر گرفته شدند. به منظور تعیین کارایی هر یک از مدل‌ها، سطح زیر منحنی (AUC^{۱۳}) ناشی از منحنی عامل مشخصه دریافتی محاسبه شد. سطح زیر منحنی برابر با احتمال قدرت تشخیص میان نقاط حضور و عدم نقاط حضور توسط یک مدل است (Philips *et al.*, 2004). برای تعیین پهنای آشیان بوم شناختی اقلیمی و هم‌پوشی آشیان در فضای اقلیمی از دو شاخص پهنای آشیانولین^{۱۴} (Levins, 1968) و شاخص هم‌پوشی آشیانسانر^{۱۵} (Schoener, 1968) در نرم افزار ENMTOOLS 1.4.3 (Warren and Turelli, 2010) استفاده شد. مقادیر این دو شاخص از صفر تا یک متغیر است، بر این اساس هر چقدر به ارزش یک نزدیکتر باشد، نشان دهنده عریض بودن و همچنین هم‌پوشی بیشتر آشیان بوم شناختی دو آرایه است.

۲.۴. محاسبه آشیان بوم شناختی در فضای

محیط‌زیستی (E-space)

به منظور تحلیل هم‌پوشی آشیان اقلیمی بین جمعیت‌های کمرکولی جنگلی در البرز و زاگرس از رویکرد PCA-env (Broennimann *et al.*, 2012) استفاده شد. محاسبات با استفاده از نه متغیر اقلیمی توصیف شده در جدول ۱ و ۱۹۷ موقعیت حضور (۱۴۳ فرد در البرز و ۵۴ فرد در زاگرس) و در R

16 -Kernel density function

17-Background

18 -Equivalency

19 -Similarity

12- Jackknife test

13-Area Under Curve

14 -Levins' index

15-Schoener's D statistic

آزمونوارد نمی‌کند. بر این اساس از تحلیل‌تثابه آشیان بوم شناختی^{۲۳} استفاده شد. این آزمونبررسی می‌کند که آیا میزان تفاوت بین آشیان بوم شناختی دو آرایه با لحاظ نمودن تفاوت‌های شرایط محیطی اطراف نقاط حضور دو آرایه بیش از مقدار تصادفی مورد انتظار است یا خیر (Warren *et al.*, 2010). تفاوت معنی‌دار در آزمون تثابه نیچ نه تنها نشان‌دهنده تفاوت در فضای آشیان بوم شناختی محیطی است که دو گونه اشغال می‌کنند، بلکه همچنین این آزمون نشان می‌دهد که این تفاوت‌ها نمی‌تواند به دلیل عدم دسترسی به شرایط محیطی باشد که از لحاظ جغرافیایی در دسترس نیستند.

۳. نتایج

۳.۱. آشیان اکولوژیکی در فضای جغرافیایی

(G-space)

ارزیابی مدل مطلوبیت زیستگاه بر اساس الگوریتم آنتروپی بیشینه نشان داد که تمامی مدل‌ها از قابلیت تفکیک بسیار مناسبی برخوردار هستند (جدول ۲). مدل‌سازی مطلوبیت زیستگاه‌ها و پراکنش بالقوه کمرکولی جنگلی در زیستگاه‌های جنگلی رشته کوه‌های البرز و زاگرس با استفاده از نه متغیر اقلیمی و در سه دوره‌ی زمانی حال حاضر، آخرین دوره یخبندانی و دوران بین یخبندانی در شکل ۲ ارائه شده است. براین اساس در دوران حال حاضر استان‌های گلستان، مازندران، گیلان و آذربایجان شرقی به‌عنوان مهمترین مناطق از نظر زیستگاه اقلیمی برای *S. e. rubiginosa* در شمال کشور هستند در حالی که زیستگاه‌های کرمانشاه، سنندج و

آشیان بوم شناختی در دسترس برای هر آرایه) بر اساس شاخص لوینز^{۲۰} (Levins, 1968) محاسبه شد. این شاخص از صفر تا یک تغییر می‌کند. همچنین هم‌پوشی آشیانین دو آرایه توسط آماره *D* شانر^{۲۱} (Schoener, 1968; Warren *et al.*, 2008). این آماره بین مقادیر صفر (دو آرایه بدون هم‌پوشی آشیان) تا یک (دو آرایه دارای آشیان کاملاً مشترک) تغییر می‌کند. از آزمون برابری آشیان^{۲۲} برای بررسی این که آیا آشیان بوم شناختی دو آرایه به طور معنی‌داری متفاوت از یکدیگر هستند یا خیر، استفاده شد. این آزمون با مقایسه مقدار مشاهده شده هم‌پوشی آشیان (*D*) بین دو آرایه با توزیع صفر، ۱۰۰ بار شبیه‌سازی از محاسبه هم‌پوشی آشیانین دو آرایه انجام می‌شود. به عبارت دیگر آزمونبرابری دو آرایه بیان می‌کند که آیا آشیاندو آرایه در مجموع دو گستره جغرافیایی از دو آرایه، یکسان است. برای این منظور همه نقاط حضور دو آرایه با هم‌تجمع شده و به طور تصادفی به دو دسته داده تفکیک می‌شوند (برابر با نقاط حضور اولیه هر آرایه). سپس هم‌پوشی آشیانبر اساس آماره *D* شانر محاسبه می‌شود. این مرحله ۱۰۰ مرتبه تکرار می‌شود تا اطمینان کافی برای رد نمودن فرض صفر با حدود اطمینان بالا حاصل شود. اگر هم‌پوشی نیچ مشاهده شده بین نیچ دو آرایه (*D*) درون تراکم ۹۵ درصد از مقادیر شبیه‌سازی شده قرار گیرد، فرض صفر مبنی بر برابری نیچ بین دو آرایه پذیرفته می‌شود. آزمون برابری نیچ دو آرایه یک آزمون محافظه‌کارانه است چرا که برابری نیچ دو آرایه را فقط در نقاط حضور آنها بررسی می‌کند و محیط اطراف نقاط حضور را در

20-Levins' index

21-Schoener's D statistic

22-Niche equivalence test

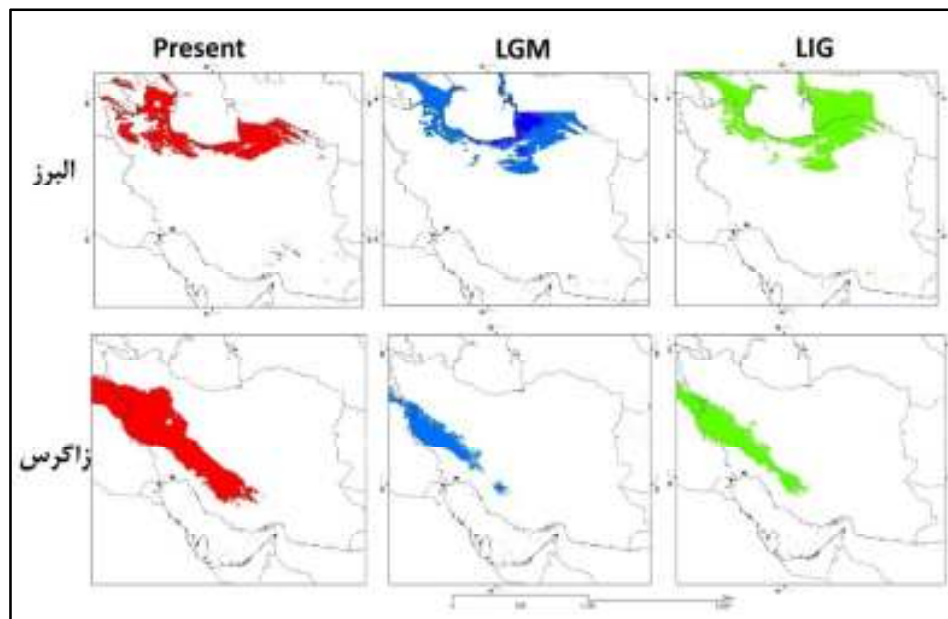
23-Niche similarity test

مقدار آن در دوران بین یخبندانی مشاهده گردید (جدول ۱). از سوی دیگر تحلیل‌های حاصل از این پژوهش نشان داد که مهم‌ترین متغیرها در شناسایی زیستگاه‌های مطلوب در منطقه مورد مطالعه میزان بارندگی در گرمترین فصل سال و میانگین درجه حرارت سالیانه است (جدول ۱).

قسمت‌های از استان فارس به‌عنوان مناطق مطلوب از نظر اقلیمی برای زیرگونه *S. e. persica* به دست آمد. این در حالی است که در آخرین دوره‌ی یخبندانی مناطق مطلوب اقلیمی برای دو زیرگونه *S. e. persica* و *S.e. rubiginosa* به شدت کاهش یافته است به طوری‌که کمترین پهنای آشیان براساس شاخص لوین در آخرین دوران یخبندانی و بیشترین

جدول ۲- نتایج ارزیابی مدل مطلوبیت زیستگاه اقلیمی و پهنای آشیاندر سه دور زمانی حال حاضر، دوران یخبندانی ۲۰ هزار سال قبل در آخرین دوره یخبندان^{۲۴} (LGM) و دوران بین یخبندانی ۱۲۰ هزار سال قبل در آخرین دوران بین یخبندان^{۲۵} (LIG).

منطقه مورد مطالعه	تعداد نقاط	AUC	شاخص پهنای نیچ Levin's B2
البرز	حال حاضر		۰/۷۵
	آخرین دوران یخبندانی LGM	۱۴۳	۰/۷۰
	دوران بین یخبندانی LIG		۰/۸۰
زاگرس	حال حاضر		۰/۸۳
	آخرین دوران یخبندانی LGM	۵۴	۰/۷۳
	دوران بین یخبندانی LIG		۰/۸۶



شکل ۲- نقشه‌ی مدل‌سازی مطلوبیت زیستگاه کمرگولی جنگلی در کوه‌های البرز (شکل‌های راست) و زاگرس (شکل‌های چپ) در دوره‌های زمانی حال حاضر، آخرین دوره یخبندان در ۲۰ هزار سال قبل (LGM) و دوران بین یخبندانی ۱۲۰ هزار سال قبل (LIG).

- 24- Last Glacial Maximum
- 25- Last Interglacial

جدول ۳ مقادیر هم‌پوشی آشیان بوم شناختی اقلیمی را براساس شاخص‌های D شانر و همچنین شاخص I هلینگر (Hellinger's Iindex) نمایش می‌دهد. براساس این دو شاخص، به ترتیب کمترین و بیشترین هم‌پوشی آشیان در آخرین دوران یخبندانی و دوران بین یخبندانی برآورد شده است.

جدول ۳ - هم‌پوشی آشیان دو زیرگونه کمرکولی جنگلی در دوران حال حاضر در کوه‌های البرز و زاگرس براساس شاخص‌های D شانر و I هلینگر.

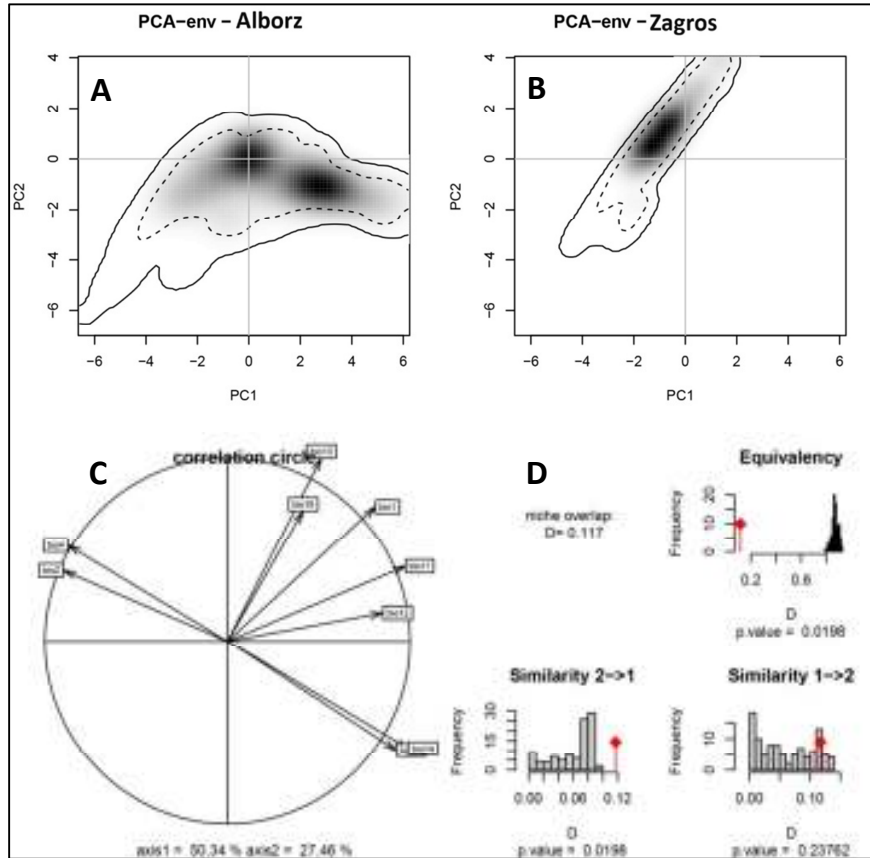
شاخص I هلینگر	شاخص D شانر		
		حال حاضر	
۰/۲۰	۰/۰۷	زاگرس	البرز
		آخرین دوران یخبندانی LGM	
۰/۱۷	۰/۰۷۰	زاگرس	البرز
		دوران بین یخبندانی LIG	
۰/۲۵	۰/۰۸۹	زاگرس	البرز

است ($p=0/117$). همچنین، آزمون برابری نیچ این دو زیرگونه در رشته‌کوه‌های البرز و زاگرس معنی‌دار بوده و فرض صفر رد می‌شود. بر این اساس آشیان بوم شناختی دو گونه برابر نیست. به علاوه بر اساس آزمون تشابه، هم‌پوشی آشیان‌های شبیه‌سازی شده (مدل صفر) و مشاهده شده در کلادهای البرز و زاگرس به ترتیب در حدود ۰/۲۳۷ و ۰/۰۱۹ برآورد شد. بنابراین، این دو زیرگونه اختلاف‌های معنی‌داری در آشیان بوم شناختی اقلیمی خود با یکدیگر دارند و فرضیه‌ی صفر براساس ۱۰۰ بار تکرار تصادفی رد می‌شود (شکل ۳).

۳.۲. آشیان بوم شناختی در فضای محیط‌زیستی

(E-space)

بر اساس تحلیل PCA-env، محورهای اول ($PC1$) و دوم ($PC2$) تجزیه به مولفه‌های اصلی به ترتیب ۴۹/۶ درصد و ۲۸/۳ درصد تغییرات را برای نه متغیر اقلیمی مورد استفاده در تحلیل توجیه می‌کنند (جدول ۴). هم‌پوشی آشیان بوم شناختی اقلیمی بین کلادهای البرز و زاگرس در حدود $D=0/117$ محاسبه شد که نشان‌دهنده هم‌پوشی اندک بین این کلادها



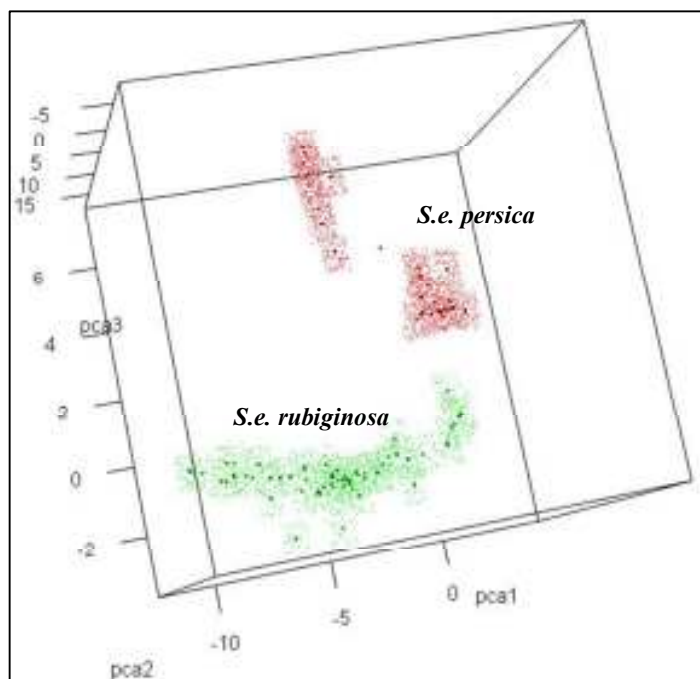
شکل ۳- نتایج مقایسه زوجی آشیان‌های بوم شناختی اقلیمی دو زیرگونه کمرکلی *S. e. persica* و *S. e. rubiginosa* البرز و زاگرس بر اساس نه متغیر اقلیمی. دو نمودار A و B آشیان بوم شناختی اقلیمی هر یک از زیرگونه‌ها را در امتداد دو محور اول و دوم تجزیه به مولفه‌های اصلی نشان می‌دهند. خطوط کامل و خطوط نقطه چین به ترتیب ۱۰۰ درصد و ۵۰ درصد فضای محیطی (زمینه زیستگاهی) در دسترس هر زیرگونه را نشان می‌دهند. با افزایش تیرگی سلول‌ها تراکم حضور هر یک از زیرگونه‌ها در آشیان بوم شناختی اقلیمی خود افزایش می‌یابد. نمودار C نیز مشارکت متغیرهای اقلیمی در دو محور اول (افقی) و دوم (عمودی) آنالیز مربوطه را نشان می‌دهد. نمودارهای D میزان هم‌پوشی آشیان بوم شناختی اقلیمی مشاهده شده (خط قرمز و لوزی قرمز رنگ) با آشیان‌های شبیه‌سازی شده (توزیع مدل صفر) در آزمون‌های برابری (Equivalency) و تشابه (Similarity) را نشان می‌دهد. اعداد یک و دو به ترتیب مربوط به زیرگونه‌های کمرکلی جنگلی البرز و زاگرس بوده است.

جدول ۴- نتایج مقادیر ویژه و تجزیه به مولفه‌های اصلی را بر اساس ۱۹ متغیر اقلیمی نشان می‌دهد. برای اساس بیشترین و کمترین درصد واریانس توصیف شده و مقادیر ویژه به ترتیب در محور PC1 و PC4 محاسبه شده است.

متغیر	توصیف متغیر	PC1	PC2	PC3	PC4
Bio1	دمای متوسط سالانه	۰/۰۴	۰/۹۷	۰/۲۰	-۰/۰۳
Bio2	دامنه میانگین دمای روزانه	-۰/۷۷	-۰/۳۴	۰/۵۱	-۰/۰۲
Bio3	(همدمای) ایزوترمال	-۰/۳۶	-۰/۲۹	۰/۷۴	-۰/۴۱
Bio4	فصلی بودن دما	-۰/۸۱	۰/۰۹	-۰/۱۹	۰/۵۲
Bio5	حداکثر دمای گرم‌ترین ماه	-۰/۴۵	۰/۷۳	۰/۲۴	۰/۲۲
Bio6	حداقل دمای سردترین ماه	۰/۵۱	۰/۸۳	۰/۱۰	-۰/۱۸
Bio7	محدوده سالانه دما	-۰/۸۸	-۰/۲۴	۰/۰۹	۰/۳۳
Bio8	میانگین دمای مرطوب‌ترین فصل	۰/۴۰	۰/۷۵	-۰/۰۸	۰/۲۸
Bio9	میانگین دمای خشک‌ترین فصل	-۰/۳۲	۰/۹۰	۰/۱۱	۰/۰۵
Bio10	میانگین دمای گرم‌ترین فصل	-۰/۲۵	۰/۹۴	۰/۱۲	۰/۱۶
Bio11	میانگین دمای سردترین فصل	۰/۳۶	۰/۸۷	۰/۲۴	-۰/۲۲
Bio12	بارش سالانه	۰/۹۴	-۰/۱۵	۰/۲۲	۰/۱۶
Bio13	بارش مرطوب‌ترین ماه	۰/۹۰	-۰/۱۹	۰/۲۹	۰/۲۴
Bio14	بارش خشک‌ترین ماه	۰/۹۷	-۰/۰۲	۰/۰۱	۰/۰۶
Bio15	فصلی بودن بارش	-۰/۴۸	-۰/۲۷	۰/۶۹	۰/۲۹
Bio16	بارش مرطوب‌ترین فصل	۰/۹۰	-۰/۱۹	۰/۲۹	۰/۲۳
Bio17	بارش خشک‌ترین فصل	۰/۹۷	-۰/۰۳	-۰/۰۷	۰/۰۶
Bio18	بارش گرم‌ترین فصل	۰/۹۲	-۰/۰۶	۰/۰۵	۰/۱۵
Bio19	بارش سردترین فصل	۰/۸۴	-۰/۲۲	۰/۳۵	۰/۰۸
	مقادیر ویژه	۹/۴۳	۵/۳۷	۱/۸۸	۱/۰۴
	درصد واریانس توجیه شده	۴۹/۶۲	۲۸/۲۸	۹/۹۱	۵/۴۸

این نمودار به خوبی نشان می‌دهند که نیچ اقلیمی این دو زیرگونه در امتداد محورهای آنالیز مذکور جدایی قابل توجهی داشته است.

همچنین جدایی آشیان‌های بوم شناختی این دو زیرگونه در رشته‌کوه‌های البرز و زاگرس در نمودار سه بعدی زیر (شکل ۴) در امتداد محورهای اول، دوم و سوم تجزیه به مولفه‌های اصلی نشان داده شده است.



شکل ۴ - تفکیک کامل آشیان بوم شناختی دو زیرگونه کمرکلی جنگلی در جنگل‌های البرز و زاگرس در امتداد سه محور اولیه آنالیز PCA.

عمل می‌کنند (Zink, 2014). نتایج این مطالعه نشان داد که دو زیرگونه کمرکلی جنگلی در زیستگاه‌های جنگلی رشته‌کوه‌های البرز و زاگرس در آشیان‌های متفاوتی ساکن شده‌اند که این امر می‌تواند به سرعت و شدت بخشیدن به فرآیندهای تکاملی انتخاب طبیعی در فرایند گونه‌زایی در آنها منجر گردد. این مسئله توسط پژوهش‌های ژنتیکی این دو زیرگونه در این مناطق نیز تأیید شده است (Nazarizadeh, 2016). از سوی دیگر مطالعات متعددی نشان داده‌اند که زیستگاه جنگلی در رشته‌کوه‌های البرز و زاگرس به عنوان پناهگاه‌ها در دوران یخبندان توسط طیف وسیعی از جانوران و گیاهان مورد استفاده قرار گرفته است (Nazarizadeh et al., 2016; Ashrafzadeh et al., 2016; Naderi et al., 2014; Akhane et al., 2010; Darvish et al., 2014).

۴. بحث و نتیجه‌گیری

این مطالعه با هدف بررسی جدایی آشیان بوم شناختی اقلیمی کمرکولی جنگلی در زیستگاه‌های البرز و زاگرس انجام شد. آزمون G-Space مقادیر پایینی از هم‌پوشی آشیان اقلیمی را بین دو زیرگونه *persica* و *rubiginosa* برآورد شد. مقادیر پایین شاخص‌های هم‌پوشی آشیان در ابعاد جغرافیایی می‌تواند به عنوان یک عامل موثر در وقوع فرآیند گونه‌زایی دگرجایی عمل کرده باشد (Zink, 2014). چراکه جمعیت‌های یک گونه بامنزوی شدن در زیستگاه‌های جدا از هم بدون امکان برقراری تماس و به اشتراک گذاشتن ژن با یکدیگر، تحت تاثیر فرایندهای تکاملی انتخاب طبیعی، تجمع جهش‌های منحصر به فرد و رانش ژنتیکی قرار گرفته و به این ترتیب فرآیندهایی واگرایی ژنتیکی در جهت گونه‌زایی

دگرجا و مستقل از گونه‌زائی ناشی از ساکن شدن در نیچ‌های بوم شناختی متفاوت، به وقوع پیوسته و سپس این آرایه‌ها با گسترش تدریجی نواحی پراکنش خود به نواحی مجاور یا منطبق بر پراکنش دیگری رسیده و با هم تماس حاصل نموده‌اند. لذا تفاوت‌های ریختی و ژنتیکی مشاهده شده بین دو آرایه ناشی از ساکن شدن در نیچ‌های متفاوت و در نتیجه قطع جریان ژن بین آنها نیست و تفاوت در ویژگی‌های نیچه‌های مورد مقایسه بین دو آرایه ناشی از گسترش تدریجی و ساکن شدن در چنین نیچه‌هایی پس از تکمیل گونه‌زائی بوده است (Wooten and Gibbe, 2008; Price, 2012). این نتایج با یافته‌های نظری زاده و همکاران (2016) تطابق دارد که نشان دادند دو زیرگونه کمرکولی جنگلی (*persica* و *rubiginosa*) در این رشته‌کوه‌ها مسیر تبارشناختی^{۲۷} و تبارگیتاشناختی^{۲۸} متفاوتی را تجربه نموده‌اند به نحوی که زیرگونه *persica* ساکن در جنگل‌های بلوط رشته‌کوه البرز از جمعیت‌های کمرکولی جنگلی قفقاز در حدود ۳۰۰ هزار سال قبل و جمعیت‌های *rubiginosa* ساکن در رشته‌کوه البرز در حدود ۱/۵ میلیون سال قبل از جمعیت‌های کمرکولی جنگلی آسیاتکامل یافته‌اند. لذا می‌توان استنباط نمود که تفاوت‌های آشیان اقلیمی بین زیرگونه‌های کمرکولی جنگلی در این دو رشته‌کوه عامل وقوع گونه‌زائی نبوده و این پدیده قبل از مهاجرت کمرکولی از آسیا به البرز و از قفقاز به زاگرس به وقوع پیوسته است. براین اساس یافته‌های این مطالعه نشان می‌دهد که هر کدام از جمعیت‌های کمرکولی در این دو رشته‌کوه را می‌توان یک واحد تکاملی معنی‌دار (Significant

مدل‌سازی مطلوبیت زیستگاه کمرکولی جنگلی در فضای جغرافیایی در سه دوره‌ی زمانی حال، آخرین دوره یخبندان (LGM) و آخرین دوران بین یخبندان (LIG) نشان داد که پهنای نیچ دو زیرگونه‌ی کمرکولیکماری در طی این دوران‌ها تغییر چندانی نداشته است. لذا با توجه به اینکه وسعت زیستگاه مطلوب و پهنای نیچ در همه‌ی دوران‌ها بر هم هم‌پوشی داشته و دچار انقباض و انبساط‌های متعدد ناشی از دوره‌های یخچالی و بین یخچالی نشده است (Carnaval et al., 2009; Waltari et al., 2007). می‌توان تصور نمود که این زیستگاه‌های جنگلی در طی نوسان اقلیمی در دوره پلیستوسن پناهگاه گونه‌های جانوری و گیاهی بوده است. از سوی دیگر، نتایج آشیان بوم شناختی اقلیمی با رویکرد فضای محیط‌زیستی (E-space) همانند رویکرد جغرافیایی مقادیر اندکی از هم‌پوشی نیچ ($D=0.117$) را نشان داده و آزمون برابری با رد فرضیه صفر، جدایی آشیان بوم‌شناختی اقلیمی دو گونه کمرکولی جنگلی را اثبات نمود. همچنین، آزمون تشابه به صورت یک سویه وجود یک رابطه‌ی معنی‌دار را در بین مقادیر شاخص مشاهده شده‌ی هم‌پوشی نیچ با مقادیر تصادفی نشان داد (Warren et al., 2008). بنابراین، از آنجایی که مقادیر هم‌پوشی نیچ مشاهده شده به صورت معنی‌داری از مقادیر تصادفی آن بیشتر است، در نتیجه می‌توان وقوع پدیده حفاظت‌گرایی در نیچ^{۲۶} را بین دو زیرگونه البرز و زاگرس استنباط نمود (McCormack et al., 2010; Arteaga et al., 2011). وقوع پدیده حفاظت‌گرایی در نیچ در بین دو آرایه، اشاره بر آن دارد که فرایند گونه‌زائی برای آنها قبلاً در نواحی

27- Phylogeny

28-Phylogeography

26-Niche conservatism

سیاسگزاری

نویسندگان برخود لازم می‌دانند از آقای محسن احمدی به خاطر کمک‌های ایشان در طول انجام این پژوهش تشکر نمایند.

Conservation Unit) تلقی نموده و برای هر دو زیرگونه را در برنامه‌ها و اولیتهای حفاظتی گنجانند.

References

- Akhani, H., Djamali, M., Ghorbanalizadeh, A., and Ramezani, E. 2010. Plant biodiversity of Hyrcanian relict forests, N Iran: an overview of the flora, vegetation, palaeoecology and conservation. *Pakistan Journal of Botany*, 42(Special Issue), 231-258.
- Alai-Taleghani, M. 2015. Geomorphology of Iran, Tehran: Publication Ghomes, 155 pp.
- Artega, M.C., McCormack, J.E., Eguiarte, L.E., and Medellín, R.A. 2011. Genetic admixture in multidimensional environmental space: asymmetrical niche similarity promotes gene flow in armadillos (*Dasypus novemcinctus*). *Evolution*, 65(9), 2470-2480.
- Araújo, M.B., and Peterson, A.T. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93(7), 1527-1539.
- Arif, I.A., and Khan, H.A. 2009. Molecular markers for biodiversity analysis of wildlife animals: a brief review. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32(1), 9-17.
- Ashrafzadeh, M.R., Kaboli, M., and Naghavi, M.R. 2016. Mitochondrial DNA analysis of Iranian brown bears (*Ursus arctos*) reveals new phylogeographic lineage. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 81(1), 1-9.
- Baguette, M., Freville, H., Legrand, D., Ducatez, S. 2012. Dispersal Ecology and Evolution, Chapter: 30, pp.381-391.
- Benítez-Benítez, C., Escudero, M., Rodríguez-Sánchez, F., Martín-Bravo, S. and Jiménez-Mejías, P., 2018. Pliocene-Pleistocene ecological niche evolution shapes the phylogeography of a Mediterranean plant group. *Molecular ecology*, 27(7), 1696-1713.
- Bianconi, M., Ferraro, L., Traina, G.C., Zanolli, G., Antonelli, T., Guberti, A., Ricci, R., and Massari, L. 2003. Pharmacokinetics and efficacy of ropivacaine continuous wound instillation after joint replacement surgery. *British Journal of Anaesthesia*, 91(6), 830-835.
- Bianconi, R., Battisti, C., and Zapparoli, M. 2003. Pattern of richness, abundance and diversity of four interior bird species in a hilly landscape in Central Italy: a contribution to assess their sensitivity to habitat fragmentation. *Journal of Mediterranean Ecology*, 4, 37-44.
- Blair, M.E., Sterling, E.J., Dusch, M., Raxworthy, C.J., and Pearson, R.G. 2013. Ecological divergence and speciation between lemur (*Eulemur*) sister species in Madagascar. *Journal of evolutionary biology*, 26(8), 1790-1801.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Zimmermann, N. E., and Graham, C. H. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global ecology and biogeography*, 21(4), 481-497.
- Brown, J.L. 2014. SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(7), 694-700.

- Burbrink, F.T. 2002. Phylogeographic analysis of the cornsnake (*Elaphe guttata*) complex as inferred from maximum likelihood and Bayesian analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25(3), 465-476.
- Buermann, W., Saatchi, S., Smith, T.B., Zutta, B. R., Chaves, J.A., Milá, B., and Graham, C.H. 2008. Predicting species distributions across the Amazonian and Andean regions using remote sensing data. *Journal of Biogeography*, 35(7), 1160-1176.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F., Rodrigues, M.T., and Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323(5915), 785-789.
- Coyne, J.A., and Orr, H.A. 2004. Speciation. Sinauer. Sunderland, MA.
- Clements, J. F., Schulenberg, T.S., Iliff, M.J., Sullivan, B. L., Wood, C. L., and Roberson, D. 2014. The eBird/Clements checklist of birds of the world: Version 6.9. Available: <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download>.
- Darvish, J., Mohammadi, Z., Mahmoudi, A., and Siahsarvie, R. 2015. Faunistic and taxonomic study of Rodents from northwestern Iran. *Iranian Journal of Animal Biosystematics*, 10(2), 119-136.
- Guisan, A. and Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9), 993-1009.
- Hutchinson, G.E. 1957. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding remarks*, 22, 415-427.
- Holt, R.D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19659-19665.
- Hung, C.M., Drovetski, S.V., and Zink, R.M. 2012. Multilocus coalescence analyses support a mtDNA-based phylogeographic history for a widespread Palearctic Passerine bird, *Sitta europaea*. *Evolution*, 66(9), 2850-2864.
- Khosroshahi, F. B., Shabani, A. A., Kaboli, M., Karami, M., Najafabadi, M. S., and Ahmadi-Mamaqani, Y. 2011. A probabilistic model for presence of Eurasian Nuthatch (*Sitta europaea*) in the Alborz mountains, northern Iran. *The Wilson Journal of Ornithology*, 123(4), 741-747.
- JiménezValverde, A. 2012. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 498-507.
- Knouft, J.H., Losos, J.B., Glor, R.E., and Kolbe, J.J. 2006. Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology*, 87, 29-38.
- Kaboli, M., Aliabadian, M., Tohidifar, M., and Hashemi, A. 2012. Atlas of birds of Iran. Department of Environment Islamic Republic of Iran, 628.
- Kozak, K.H., Graham, C.H., and Wiens, J.J. 2008. Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends in ecology and evolution*, 23(3), 141-148.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 132 pp.
- McCormack, J.E., Zellmer, A.J., and Knowles, L.L. 2010. Does niche divergence accompany allopatric divergence in Aphelocoma jays as predicted under ecological speciation? insights from tests with niche models. *Evolution*, 64(5), 1231-1244.
- Makowsky, R., Marshall Jr, J.C., McVay, J., Chippindale, P.T., and Rissler, L.J. 2010. Phylogeographic analysis and environmental niche modeling of the plain-bellied watersnake (*Nerodia erythrogaster*) reveals low levels of genetic and ecological differentiation. *Molecular phylogenetics and evolution*, 55(3), 985-995.

- Matthysen, E., Adriaensen, F., and Dhondt, A.A. 1995. Dispersal distances of nuthatches, *Sitta europaea*, in a highly fragmented forest habitat. *Oikos*, 72, 375-381.
- Matthysen, E., and Currie, D. 1996. Habitat fragmentation reduces disperser success in juvenile nuthatches *Sitta europaea*: evidence from patterns of territory establishment. *Ecography*, 19(1), 67-72.
- Mortelliti, A., Fagiani, S., Battisti, C., Capizzi, D., and Boitani, L. 2010. Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on forest-dependent birds. *Diversity and Distributions*, 16(6), 941-951.
- Mayr, E., and Provine, W.B. 1998. The evolutionary synthesis: *perspectives on the unification of biology*. Harvard University Press, Massachusetts, 487 pp.
- Naderi, G., Kaboli, M., Koren, T., Karami, M., Zupan, S., Rezaei, H.R., and Krystufek, B. 2014. Mitochondrial evidence uncovers a refugium for the fat dormouse (*Glis glis* Linnaeus, 1766) in Hyrcanian forests of northern Iran. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 79(3), 202-207.
- Nazarizadeh, M., Kaboli, M., Rezaie, H.R., Harisini, J.I., and Pasquet, E. 2016. Phylogenetic relationships of Eurasian Nuthatches (*Sitta europaea* Linnaeus, 1758) from the Alborz and Zagros Mountains, Iran. *Zoology in the Middle East*, 62(3), 217-226.
- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O., and Randin, C.F. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(3), 149-158.
- Peterson, A.T., Soberón, J., and Sánchez-Cordero, V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285(5431), 1265-1267.
- Philips, Z., Ginnelly, L., Sculpher, M., Claxton, K., Golder, S., Riemsma, R., Glanville, J. 2004. Review of guidelines for good practice in decision-analytic modeling in health technology assessment, 8(36), 1-158.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., and Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modeling*, 190(3-4), 231-259.
- Pianka, E. 1975. Niche relations of desert lizards. *Ecology and evolution of communities*, 292-314.
- Pravosudov, V.V. 1993. Social organization of the Nuthatch *Sitta europaea asiatica*. *Ornis Scandinavica*, 44(24), 290-296.
- Price, T. 2008. *Speciation in Birds*. Roberts, Boulder, CO, USA.
- Raxworthy, C.J., Ingram, C.M., Rabibisoa, N. and Pearson, R.G. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology*, 56(6), 907-923.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2011. Available in: <<http://www.r-project.org>>. Access in: 31 Jan. 2011.
- Rissler, L.J. and Apodaca, J.J. 2007. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology*, 56(6), 924-942.
- Rödger, D. and Lötters, S. 2009. Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography*, 18(6), 674-687.
- Schluter, D. 2009. Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*, 323(5915), 737-741.
- Schoener, T.W. 1968. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4), 704-726.

- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters*, 10(12), 1115-1123.
- Soberon, J. and Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19644-19650.
- Thorpe, R.S., Surget-Groba, Y. and Johansson, H. 2008. The relative importance of ecology and geographic isolation for speciation in anoles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1506),3071-3081.
- Waltari, E., Hijmans, R. J., Peterson, A. T., Nyári, Á. S., Perkins, S. L., and Guralnick, R. P. 2007. Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS one*, 2(7), e563.
- Wang, Z. L., Zhang, D. Y., and Wang, G. 2005. Does spatial structure facilitate coexistence of identical competitors?. *Ecological Modelling*, 181(1), 17-23.
- Warren, D. L., Glor, R. E., and Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868-2883.
- Wiens, J. J., and Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519-539.
- Wooten, J. A., and Gibbs, H. L. 2012. Niche divergence and lineage diversification among closely related *Sistrurus* rattlesnakes. *Journal of evolutionary biology*, 25(2), 317-328.
- Zink, R. M., Drovetski, S. V., and Rohwer, S. 2006. Selective neutrality of mitochondrial ND2 sequences, phylogeography and species limits in *Sitta europaea*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 40(3), 679-686.
- Zink, R. M. 2014. Homage to Hutchinson, and the role of ecology in lineage divergence and speciation. *Journal of biogeography*, 41(5), 999-1006.
- Thorpe, R.S., Surget-Groba, Y. and Johansson, H., 2008. The relative importance of ecology and geographic isolation for speciation in anoles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1506), pp.3071-3081.
- Zuckerberg, B., Carling, M., Dor, R., Ferree, E., Spellman, G., and Townsend, A. 2014. Differential relationships between habitat fragmentation and within-population genetic diversity of three forest-dwelling birds. *bioRxiv*, 004903.