



**Vízimadarak által terjesztett propagulumok:
fajösszetétel és diverzitás**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Tóth Pál János

témavezető:

Dr. Lovas-Kiss Ádám
tudományos munkatárs

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2024.

*Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács **Juhász Nagy Pál Doktori Iskola botanika doktori programja** keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.*

Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Debrecen, 2024.06.12.

.....
Tóth Pál János

*Tanúsítom, hogy **Tóth Pál János** doktorjelölt 2020- 2024. között a **Debreceni Egyetem Juhász Nagy Pál Doktori Iskola botanika doktori programjának** keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.*

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2024.06.12.

.....
Dr. Lovas-Kiss Ádám

Vízimadarak által terjesztett propagulumok: fajösszetétel és diverzitás

Propagule dispersal by waterbirds: species composition and diversity

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a biológiai tudományok tudományágban

Írta: **Tóth Pál János** okleveles környezetkutató ökológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász Nagy Pál doktori iskolája
(botanikai programja) keretében

Témavezető: Dr. Lovas-Kiss Ádám

Az értekezés bírálói:

.....
.....

A bírálóbizottság:

elnök:

.....

tagok:

.....

.....

.....

.....

Az értekezés védésének időpontja: 2024.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	1
1.1. Általános bevezetés.....	1
1.2. Általános célkitűzések.....	4
2. Esettanulmányok.....	5
2.1. Növényi tulajdonságok által befolyásolt récék és ludak általi magterjesztés városi és természetes élőhelyeken.....	5
2.1.1. Irodalmi áttekintés és célkitűzések.....	5
2.1.2. Anyag és módszer.....	8
2.1.3. Eredmények.....	13
2.1.4. Diskusszió.....	22
2.2. Madarak által közvetített endozoochória, mint a csontos halak potenciális terjesztésének mechanizmusa.....	28
2.2.1. Irodalmi áttekintés és célkitűzések.....	28
2.2.2. Anyag és módszer.....	29
2.2.3. Eredmények.....	32
2.2.4. Diskusszió.....	33
2.3. A vízimadarak testmorfológiája és más funkcionális tulajdonságok szerepe a növényi és gerinctelen diszperziós hálózatokban.....	35
2.3.1. Irodalmi áttekintés és célkitűzések.....	35
2.3.2. Anyag és módszer.....	39
2.3.3. Eredmények.....	45
2.3.4. Diskusszió.....	52
3. Összefoglaló/Summary.....	59/62
4. Köszönetnyilvánítás.....	65
5. Irodalomjegyzék.....	66
6. Függelékek.....	87
7. Az értekezés alapjául szolgáló tudományos közlemények listája.....	106

„A világ megértésének kulcsát a természet adja.”

Arisztotelész

1. Bevezetés

1.1. Általános bevezetés

A különböző ökoszisztémákban az egyes élőlények egymással közösségi hálózatokat alkotnak, heterogén funkciókat és szolgáltatásokat biztosítanak (Duffy et al. 2007; Tylianakis et al. 2010). Az élőlényeknek, illetve terjesztőképleteiknek (propagulumainak) rendszeresen új, megfelelő élőhelyekre kell eljutniuk, hogy biztosíthassák a faj hosszú távú túlélését, fennmaradását, különösen az emberi tevékenységeknek a Föld ökológiai rendszereire gyakorolt fokozódó hatásai miatt (Nuñez et al. 2023). Az önálló helyváltoztatásra nem képes szervezetek (növények és számos gerinctelen faj) terjesztőképleteinek különböző abiotikus (szél, víz, stb.) vagy biotikus (állatok, emberek) vektorok általi terjesztése kulcsfontosságú szereppel bír a génáramlás fenntartása, az új területek benépesítése (kolonizáció), a természetes ellenségek (pl. herbivórok, patogének) elkerülése, a klímaváltozás negatív hatásainak kivédése, vagy éppen a biodiverzitás megőrzése szempontjából (Almeida et al. 2022). A propagulumok terjedése tehát hozzájárul az egyes fajok túléléséhez, új közösségek kialakulásához, valamint a globális változások során a fajok elterjedésének eltolódását is lehetővé teheti. Mindemellett fontos megemlíteni, hogy a különböző fajok terjesztése számos ökoszisztéma szolgáltatáshoz (pl. természetes táj kialakítása), illetve ellenszolgáltatáshoz (pl. inváziós fajok betelepülése) is hozzájárul (Green & Elmberg 2014; Whelan et al. 2015; Green et al. 2016; Green et al. 2023). A diszperziós hálózatok kiemelkedő szerepe természetvédelmi szempontból is egyre nyilvánvalóbbá válik, hiszen nem elegendő a fajok megőrzése, a fajok közötti interakciók integritására is szükség van (Traveset et al. 2014).

A terjesztési szindrómákat a magok és termékek morfológiája alapján osztályozzák, és a terjesztés domináns mechanizmusainak előrejelzésére használják. (Green et al. 2022). És bár a morfológiai adaptációk egyértelműen növelik egy bizonyos mechanizmus általi terjedés valószínűségét, ez nem jelenti azt, hogy a propagulumokat ne tudnák más

vektorok terjeszteni, amelyekhez nem alkalmazkodtak különösebben (Higgins et al. 2003). Hasonlóképpen sok faj rendelkezik egyszerű propagulummal, amelyknél nem alakult ki semmilyen specifikus adaptáció a terjedéshez, azonban ez nem zárja ki e magvak sikeres diszperzióját (Cain et al. 1998).

Az állati vektorok közvetítésével történő terjedés /zoochória/ egy nagyon fontos és széles körben elterjedt diszperziós mechanizmus, amely jellemzően nagyobb távolságokba történő terjedést is lehetővé tesz, illetve rendszerint a propagulum nagyobb eséllyel kerül az életben maradása, fejlődése szempontjából megfelelő környezetbe (Kleyheeg et al. 2019).

A madarak táplálkozásuk, viselkedésük, vándorlási szokásaik, valamint tömegességük miatt nagyon fontos szerepet játszanak a növények és más terjesztőképletek terjesztésében (Whelan et al. 2015; Pesendorfer et al. 2016; Green et al. 2023). Edényes növényfajok madarak kültakaróján (tollazat, csőr, láb) /epizoochória/, illetve az emésztőrendszerükben /endozoochória/ történő terjesztéséről már Darwin (1859) is tudósított. Azonban a vízimadarak terjesztői potenciálja, és az így terjedő propagulumok, valamint a terjedési folyamat részletei még mindig meglehetősen alulkutatottak.

A diszperzió különösen fontos olyan dinamikus és efemer élőhelyekhez kötődő szervezetek számára, mint például a vízpartok, folyó és árokpartok, (Soon et al. 2008). Az ilyen, gyakran elszigetelt élőhelyeket egymás után látogató vízimadarak kiváló terjesztői lehetnek az ott előforduló szervezetek számára. A feldarabolódott vizes élőhelyek életközösségeinek sokfélesége nagymértékben függ a bevándorló, az adott területen jelenlévő ökoszisztémába bejutó fajok és a helyi kihalás közötti egyensúlytól (Santamaría et al. 2002).

A vízimadarak általi propagulum terjesztés fontossága ugyan egyre szélesebb körben válik ismertté és elfogadottá, azonban számszerűsítése, illetve a teljes folyamat megértése még mindig jelentős módszertani kihívást jelent. A propagulumok terjedése egy sokszintű, komplex folyamat, a sikeres terjedéshez számos feltételnek kell teljesülnie. Egyrészt ahhoz, hogy a különféle terjesztőképletek madarak közvetítésével eljuthassanak egy új területre, a terjesztő és a terjesztett fajnak valamilyen módon

interakcióba, kölcsönhatásba kell lépnie egymással. Ezt azt jelenti, hogy madarak általi epizoochória esetén a propagulumok a terjesztést végző madár külső felületére (csőrére, tollazatára, lábára) kell rögzülni, endozoochória esetén pedig el kell fogyasztania azt (Green et al. 2016). Ugyanígy az egyes madárfajok terjesztési képessége meglehetősen különböző lehet, ugyanis arra nagy hatást gyakorol a madarak morfológiája, anatómiája, szokásai, illetve a mozgásmintázatuk is (Figuerola et al. 2003; Green et al. 2016; Reynolds & Cumming 2016a, 2016b; Silva et al. 2021a). Fontos továbbá figyelembe venni azt is, hogy a propagulumok terjedési sikerét jelentősen meghatározzák az egyes terjesztett fajok terjesztőképleteinek eltérő tulajdonságai is (Soons et al. 2008; Lovas-Kiss et al. 2020a). Mindezekmellett érdemes kiemelni, hogy a korábbi tanulmányok elsősorban növényi propagulumok, illetve kisebb mértékben gerinctelen szaporítóképletek terjesztésére fókuszáltak (Green et al. 2023), addig meglehetősen kevés ismerettel rendelkezünk más fajcsoportok (pl. kétéltűek, halak) propagulumainak vízimadarak általi terjesztésére vonatkozóan.

A propagulumterjesztési hálózatok olyan interakciójálók, amelyeket a propagulumok terjesztését végző és a terjesztett fajok állományai építenek fel. A propagulumterjesztési hálózatokban (és sok más kölcsönösségben is) gyakran találunk heterogenitást az interakciókban (García 2016). Például egyes állatok sok különböző növényt képesek terjesztetni, míg másoknak kevesebb kölcsönható partnerük van. Hasonlóképpen, a természetben lévő növények eltérnek a magjaikat terjesztetni képes állatok számában. A kölcsönhatásoknak ez a heterogenitása azt jelenti, hogy nem minden terjesztő vagy terjesztett faj egyformán fontos a propagulumterjesztési hálózat fenntartásához (Jordano et al. 2007, Mello et al. 2011). A hálózati struktúra és mögöttes mechanizmusok megértése kulcsfontosságú a közösség és az ökoszisztéma globális változásra adott válaszainak értelmezésében (Tylianakis et al. 2008).

A különböző tulajdonságok, beleértve a növények fenológiai tulajdonságait vagy az állatok morfológiai jellemzőit, befolyásolhatják a magterjesztési hálózatokat alakító szabályokat. A fajok jellemzői és a hálózati struktúra közötti kapcsolat megértése segít megérteni a természetes közösségek szerveződését és működését (Sebastián-González et al. 2017).

Kutatásaink során éppen ezért kiemelt szerepet kapott a növények és gerinctelen állatok vízimadarakkal való terjedési interakciója, valamint a terjesztett propagulum együtteseket meghatározó funkcionális tulajdonságok vizsgálata. Jelen értekezés a vízimadarak által terjesztett propagulum együttesek diverzitásának, illetve vízi ökoszisztémához kötődő fajok egyes funkcionális tulajdonságainak (pl. propagulum méret, madarak testtömege, csőrének mérete; lásd F8.táblázat) propagulum terjesztési hálózat összefüggéseire vonatkozó ismeretekhez kíván hozzájárulni.

A doktori értekezésben három esettanulmány szerepel, amelyek két megjelent és egy bírálóat alatt álló közleményen alapulnak.

1.2. Általános célkitűzések

Noha a korábbi tanulmányok már számos faj esetében bemutatták a vízimadarak általi propagulum terjesztés lehetőségét, illetve annak jelentőségét, a vizsgálatok csak korlátozott számú fajra vonatkoztak, illetve kevés esetben került sor a terjedési folyamatok komplex feltárására (Sebastián-González et al. 2020), valamint az azt befolyásoló tulajdonságok megismerésére (Lovas-Kiss et al. 2020a; Almeida et al. 2022). Fontos megemlíteni továbbá, hogy ugyan már egészen korai publikációk is említést tesznek gerinctelenek endozoochór úton történő terjedéséről (Proctor 1965, 1967), ez a kutatási terület talán még inkább alulkutatottnak számít, mint a vízimadarak általi növényi propagulumok terjedése. És bár számtalan feltételezés létezik, illetve történtek vizsgálatok is (Lovas-Kiss et al. 2020b), hasonló módon hiányosak az ismereteink a vízimadarak által terjesztett gerinces szaporítóképletekre (pl.: halikrákra) vonatkozóan.

Tanulmányainkban az volt a célunk, hogy kiterjesszük ismereteinket a vízimadarak általi terjesztési mechanizmus tekintetében eddig nem kutatott fajokra, a vizes élőhelyen előforduló közösségeket együttesen, komplexen elemezzük, valamint feltérképezzük miként hatnak a terjesztő, illetve a terjesztett fajok propagulumainak tulajdonságai a terjesztési hálózatokra vízi ökoszisztémák esetében.

2. Esettanulmányok

2.1. Növényi tulajdonságok által befolyásolt récék és ludak általi magterjesztés városi és természetes élőhelyeken

2.1.1. Irodalmi áttekintés és célkitűzések

A száraz terméseket (húsos magköpennyel nem rendelkező termések) fogyasztó madarokról, például a vízimadarokról (úgy mint récék, ludak, hattyúk), ma már ismert, hogy a zárwatermő növények széles skáláját terjeszthetik (Soons et al. 2016; Green et al. 2022; Urgyán et al. 2023). A récefélék a növényi terjesztőképletek kiváló terjesztői lehetnek tavak, izolált tavacskák, és más vizes élőhelyek között, amelyeknél hiányzik a hidrológiai kapcsolat.

Ahogy fentebb is említésre került, a vízimadarak fontos ökoszisztéma-szolgáltatást nyújtanak az őshonos fajok propagulumainak terjesztésével (Green & Elmberg 2014; Green et al. 2016), bár idegenhonos fajokat (Green 2016) és mezőgazdasági gyomokat is terjeszthetnek. Egyes vízimadarak maguk is idegen fajnak minősülnek a helyi ökológiai rendszerekben. Az idegenhonos madarak betelepülése jelentős kedvezőtlen hatással lehet a helyi ökoszisztémákra (Mooney & Cleland 2001; Evans et al. 2021), ugyanakkor pozitív szerepet is játszhatnak a propagulumok terjesztésében, amellyel részben kompenzálhatják az őshonos madarak elvesztését (LaRosa et al. 1985; Kawakami et al. 2009; Martin-Albarracin et al. 2018). Ezáltal gyorsan integrálódhatnak a növény-vektor interakciós hálózatokba (Vizentin-Bugoni et al. 2019).

Egyidejűleg azonban hiányoznak az olyan tanulmányok, amelyek összehasonlíthatják a récék és ludak által ugyanazon az élőhelyen terjesztett növényi propagulumokat, illetve a terjesztett propagulumok tulajdonságait. Ennek vizsgálata érdekében, a két legelterjedtebb angliai vízimadárfajt választottuk tanulmányunk alanyának.

A tőkés réce (*Anas platyrhynchos*) a világ egyik legelterjedtebb récefaja (Birdlife International 2023), valamint opportunista élőhely-generalistaként rengeteg magot fogyaszt és terjeszt növényfajok széles köréből (Kleyheeg et al. 2017a; Soons et al. 2016; Urgyán et al. 2023).

Az Egyesült Királyságban nem őshonos kanadai lúd (*Branta canadensis*) napjainkra szintén az egyik leggyakoribb költő vízimadárrá vált Angliában

(Frost et al. 2019), mely faj erős negatív hatást gyakorolhat a nyilvános városi terek elszennyeződése, a terményfogyasztás, és a repülésbiztonsági kockázat által (Evans et al. 2020). A kanadai lúd hatását vizsgáló költség-haszon elemzések (Reyns et al. 2018) azonban nem veszik figyelembe a magok terjedésében játszott szerepét, annak ellenére, hogy a legújabb tanulmányok azt mutatják, hogy Európában a ludak is fontos magvektorok (Hattermann et al. 2019; Almeida et al. 2022; Lovas-Kiss et al. 2023).

A természetes vizes élőhelyek világszerte tapasztalható folyamatos csökkenésével megfigyelhető, hogy a mesterséges vizes élőhelyek egyre fontosabb élőhellyé válnak a vízimadarak számára (Ma et al. 2010; Murray et al. 2013; Navedo et al. 2012), bár általában nem funkcionális megfelelői a természetes vizes élőhelyeknek (Campbell et al. 2002; Almeida et al. 2020), illetve rendszerint különböző ruderalis és idegenhonos fajok alkotta növénytársulásokkal jellemezhetőek. Mindezek ellenére egyes vízimadarak (pl. tőkés réce és kanadai lúd) sűrűn előfordulnak a városi vizes élőhelyek környezetében, populációik gyakran függenek a természetes és mesterséges vizes élőhelyek kombinációjától, egyedeik pedig rendszeresen mozognak közöttük, elősegítve a különféle terjesztőképletek terjedését (Almeida et al. 2020).

A különféle növényi propagulumok térhódításával kapcsolatban széles körben tartják magukat azok a feltételezések, melyek szerint egyes fajok bizonyos növényi tulajdonságok (pl. szárnyak, lebegő eszközök, tápszövet, ragadós felületek, horgok stb. a magokon) révén adaptálódtak meghatározott terjedési módokhoz, amelyek segítségével megjósolható a terjesztő vektor (Traveset et al. 2014; Albert et al. 2015). Erre tekintettel az egyes zárvatermő fajokat különböző terjedési szindrómákhoz rendelték (lásd a definíciókat az F1.táblázatban) olyan adatbázisokban, mint például a Baseflor (Julve 1998). A növényi funkcionális tulajdonságokat (beleértve a diszperziós szindrómákat is) széles körben alkalmazzák az ökológiai folyamatok tanulmányozására (Funk et al. 2017), azonban számos esetben a meghatározott diszperziós szindrómák nem tükrözik megfelelően a terjesztési mechanizmusokat (Green et al. 2022). A diszperziós szindrómák ugyanakkor lehetnek tájékoztató jellegűek, mivel meghatározott tulajdonságokon alapulnak, pl. a „hidrochór szindrómát” prognosztizáló

lebegést elősegítő adaptációk növelhetik az elérhetőséget a felszínen táplálkozó vízimadarak számára is. Mindezekén túl, számos vízimadarak érendjével foglalkozó tanulmány is azt sugallja, hogy olyan növényi tulajdonságok, mint például a nedvességigény és a magméret, segíthet előre jelezni a vízimadarak általi endozoochór terjesztést (Soons et al. 2016; Almeida et al. 2022).

Esettanulmányunkban ürülékelemzést végeztünk annak érdekében, hogy összehasonlítsuk a két legnagyobb angliai populációval rendelkező vízimadár faj, az őshonos tőkés réce és a nem őshonos kanadai lúd propagulum terjesztését, és feltárjuk funkcionális jellemzők segítségével városi, illetve természetes környezetben terjesztett növényegyüttesek közötti különbségeket. A tőkés réce a legjobban tanulmányozott propagulum terjesztő az Anatidae családban (Soons et al. 2016; Lovas-Kiss et al. 2018; Urgyán et al. 2023), de az Egyesült Királyságban végzett korábbi vizsgálatok csupán a bélcsatorna felső szakaszának tartalmának vizsgálatára korlátozódtak (Sebastian-Gonzalez et al. 2020). A kanadai lúdról pedig ismert, hogy eredeti elterjedési területén, Grönlandon és Észak-Amerikában részt vesz különféle növények terjesztésében (Green et al. 2016, 2018), azonban más területeken, ahová betelepítették őket és ahová elterjedtek, korábban nem vizsgálták növényi vektor szerepét.

Hipotéziseink a következők voltak:

- 1) A tőkés récék (a nagyrészt magevő és vízben táplálkozó récék) és a kanadai ludak (a szárazföldön legelésző növényevők) különböző funkcionális tulajdonságokkal rendelkező növényfajokat terjesztenek egy adott helyen, és a magok száma és fajdiverzitása is eltérő. Korábbi tanulmányok azt sugallják, hogy a tőkés récéhez képest a ludak több szárazföldi és húsos termésű növény magját fogyasztják el táplálkozásuk során (Green et al. 2016, 2018; Almeida et al. 2022), azonban ezt soha nem vizsgálták ugyanazon a területen. Hipotézisünk szerint a tőkés récék több nagy méretű magot fogyasztanak, míg a ludak több apró magot nyelhetnek le, miközben legelnek.
- 2) Városi élőhelyeken a vízimadarak a természetes élőhelyeken előfordulóktól eltérő, különböző tulajdonságokkal rendelkező növényfajokat terjesztenek (Navarro-Ramos et al. 2024), beleértve a

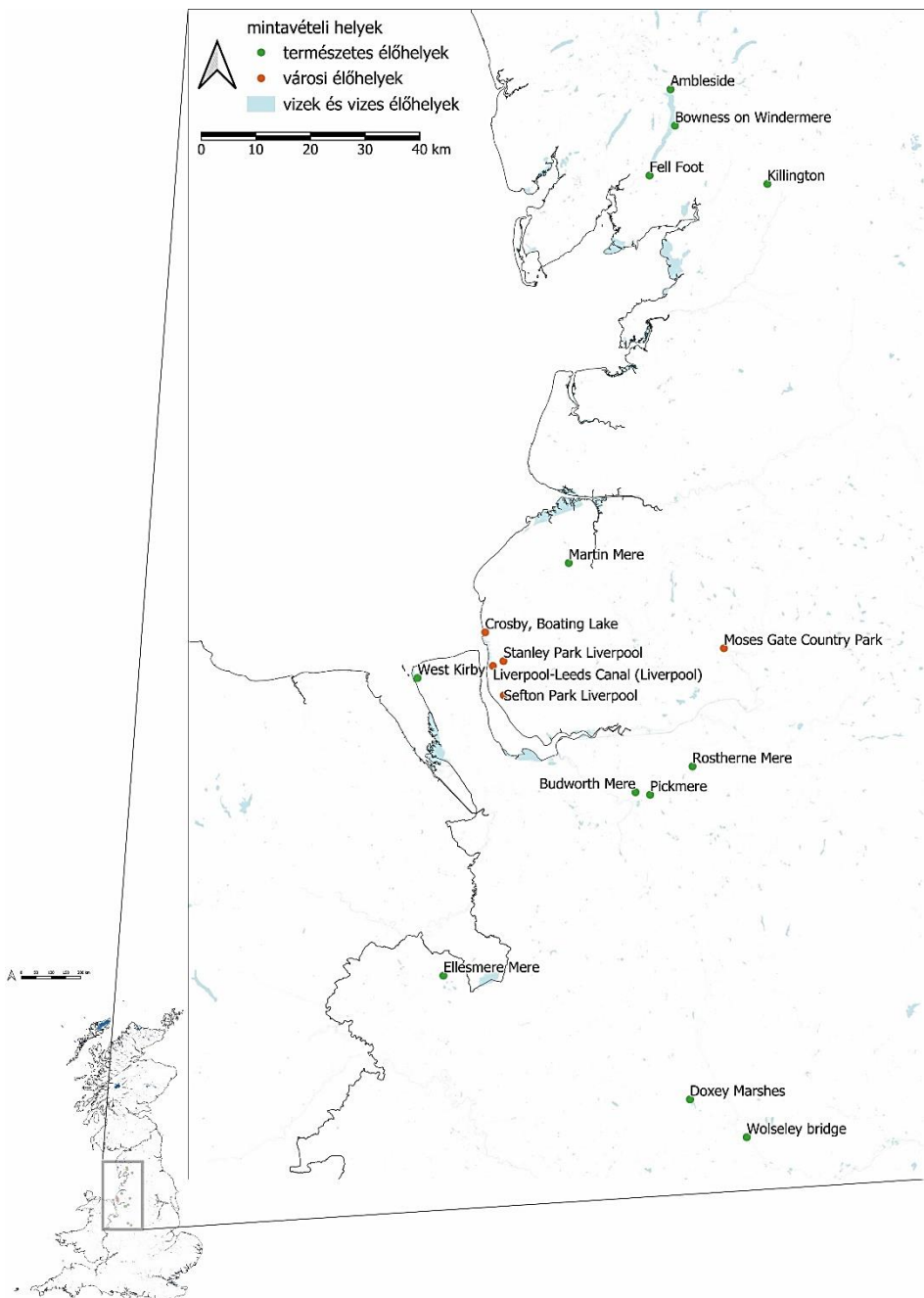
kertekbe és parkokba ültetett idegenhonos dísznövényeket is. Feltehetőleg azonban a városi parkokban számos faj magérlelése korlátozott az intenzív gazdálkodás, például kaszálás és gyomirtó szerek használata miatt.

3) Valószínűsítettük ugyanakkor azt is, hogy az endozoochória aránya a növény fenológiájától is függ. Feltételeztük, hogy a terjesztés mértéke ősszel sokkal magasabb lesz, mint tavasszal (Urgyán et al. 2023). Ennek alátámasztásához figyelembe vettük az endozoochória arányának szezonális trendjeit, és összehasonlítottuk azokat a fajok, illetve élőhelyek között. A növények terjedési irányának fontos meghatározója lehet ugyanis, hogy az endozoochória milyen mértékben párosul a terméséréssel (González-Varo et al. 2021; Urgyán et al. 2023).

2.1.2. Anyag és módszer

Mintavételi időszak és mintavételi helyszínek

Az összehasonlító vizsgálathoz az ürülmintákat Északnyugat-Angliában (1.ábra, F2.táblázat) gyűjtöttük 18 helyszínről, amely területeket, illetve környéküket a vizsgált Angliában őshonos tőkés réce (*Anas platyrhynchos*) és az idegenhonos kanadai lúd (*Branta canadensis*) élő-, táplálkozó- és pihenőterületként használták. A minták 2016. és 2019. évben kerültek begyűjtésre városi (ideértve a parkokat és csatornákat), valamint természetes vizes élőhelyekről. A mintavételi helyszíneinket a környező városi területhasználat mértéke, a városi parkokban és csatornában gyakori mesterséges, burkolt partvonalak jelenléte alapján osztottuk fel „városi” (n = 6) és „természetes” (n = 12) területekre. (F3.táblázat). Bár sok helyszínünket csupán „féltermészetesnek” tekinthetjük, hiszen Angliában már nincsenek emberi tevékenység által érintetlen élőhelyek, ezeket is természetes élőhelyek közé soroltuk.



1.ábra - Észak-Angliában található mintavételezési helyek (narancssárga-városi, zöld-természetes élőhelyek)

Vizsgált fajok

A tőkés réce (kb. 1 kg; Kear 2005) a legelterjedtebb költőrécefaj az Egyesült Királyságban (59000-140000 egyed) és Európa többi részén (Hagemeijer & Blair 1997; Birdlife International 2023). A faj populációja az Egyesült Királyságban helyben maradó és a teljesen vándorló egyedek keverékét tartalmazza, gyűrűzések alapján akár 2827 km-t is elérheti az Egyesült Királyságtól a vándorlás távolsága (Wernham et al. 2002; Robinson et al. 2021).

A tőkés réce szinte minden vizes élőhelytípusban előfordul, főként magokkal és zöld növényi részekkel, valamint sekély vízből és szárazföldről származó gerinctelen állatokkal táplálkozik (Kear 2005; Dessborn et al. 2011).

A kanadai lúd (3-5 kg) Grönlandon és Észak-Amerikában őshonos. 1665-ben telepítették be először az Egyesült Királyságba díszmadárként, ahonnan a 19. század végén kivadult, és mára a második legnagyobb tömegben jelen lévő, nem őshonos madárrá vált (Yalden & Albarella 2009). Angliai populációja rezidens, azonban általánosak a 150 km-t meghaladó mozgások, különösen a májusi/júniusi, majd augusztusi vedlési területekre történő vándorlások során (Brides et al. 2023), melyek alkalmával néhány egyed a kontinentális Európába, sőt az USA-ba is eljutott (Wernham et al. 2002; Robinson et al. 2021). A kanadai lúd a nyílt, füves élőhelyeket, szántóföldeket, parkokat, valamint vizes élőhelyek szélét részesíti előnyben legelés céljából (Jansson et al. 2008). És bár a költési időszakban territoriális, jellemzően a tőkés récékkel együtt fordul elő.

Mindkét faj rendszeresen mozog egy adott régió különböző vizes élőhelyei között (Wernham et al. 2002), emiatt valószínűleg összekötik a városi és a természetes élőhelyeket. Egyes egyedek különböző vizsgálati helyek közötti mozgását gyűrűzési megfigyelések is megerősítik (Brides et al. 2023).

Módszertan

A mintavételezések alkalmával a vizsgált fajok pihenő egyedei vagy csoportjai felé haladtunk, és a madarak elrepülése után szedtük össze a friss ürülékmintákat. Egyetlen esetben sem gyűjtöttünk nagyobb számú mintát,

mint amennyi egyed az adott helyszínen tartózkodott, illetve legalább 1 m távolságot tartottunk a minták között, ezek által csökkentve az ugyanazon egyedtől történő ismételt mintavétel lehetőségét. A mintákat terepen ellenőriztük, szükség esetén eltávolítottuk róluk a rájuk tapadt szennyeződések (talajt, diaspórát). Ezt követően a minták egyesével simítózáras műanyag zacskókba kerültek begyűjtésre, majd feldolgozásig hűtőszekrényben (4°C) tároltuk őket.

A begyűjtött mintákat minden esetben külön-külön dolgoztuk fel. Ehhez először lemértük a tömegüket egy nagy pontosságú mérleg segítségével, majd az esetlegesen előforduló magok (ideértve a *Lemna* sp. vegetatív képleteit is) visszanyerése érdekében a mintát ionmentesített vízzel 100 µm-es szitán átszűrtük. Ezt követően a mintákból sztereomikroszkóp alatt kiválogattuk az ép növényi terjesztőképleteket, melyeket a rendelkezésre álló irodalommal (Bojnanský & Fargašová 2007; Cappars et al. 2012; Preston et al. 2002) történő összehasonlítással morfológiájuk (alak, méret, szín és maghéjmintázat) alapján lehetőség szerint faji szinten beazonosítottunk.

Az azonosított fajokra vonatkozóan a Baseflor adatbázisból (Julve 1998) kinyertük a funkcionális jellemzőket, beleértve a morfológiai jellemzőkön alapuló diszperziós szindrómát és a terméstípusokat (F4.táblázat), valamint Cappars és munkatársai (2012) munkájából a mag hosszát és szélességét. A nedvességigény jelzéséként minden fajra kigyűjtöttük az Ellenberg F indikátorokat (Julve 1998; Hill et al. 1999; Domina et al. 2018), mely alapján az 1–4 értékű növényeket szárazföldinek, az 5–8 értékűeket nedves talajt igénylőknek, a 9–12 értékűeket pedig vízi fajoknak tekintettük.

A sikeres terjedés lehetőségének kimutatása érdekében csíráztatással megvizsgáltuk, hogy az ép magok életképesek-e. Ehhez a magokat agaróz géllal töltött Petri-csészékbe vagy (merült növények és *Lemna* sp. képletek esetén) ablakpárkányon elhelyezett desztillált vízzel töltött laboratóriumi sejttenyésztő edényekbe tettük. A csírázási tesztek legfeljebb két hónapig végeztük.

Adatfeldolgozás

Előrehaladó modellválasztást alkalmaztunk, amelynél minden lépésben egy független változót adtunk a modellekhez. A végső modelleket az AIC

és BIC értékek alapján választottuk ki. Binomiális eloszlású, általános lineáris vegyes modellt alkalmaztunk a madárfajok és élőhelytípusok közötti különbségek vizsgálatára az egyes mintákban a magok jelenlétében (1) vagy hiányában (0) (Bates et al. 2015). A modell prediktor változói a madárfajok és élőhelytípusok (városi vagy természetes) voltak, mint fix tényezők; a mintatömeg, és a gyűjtés időpontja, mint random változók szerepeltek. A GlmmTMB (Brooks et al. 2017) csomagot negatív binomiális eloszlási modellek felépítésére használtuk, hogy teszteljük a madárfajok vagy élőhelytípusok közötti különbségeket a mintánkénti teljes magszámban. Ezt a modellt a fentiek szerint építettük fel, független változóként a madárfajokat, az élőhelyet és a mintatömeget használtuk, míg a gyűjtés időpontjával random változóként kontrolláltunk. A mintánkénti összes fajszám madárfajok és élőhelyek közötti különbségeinek tesztelésekor ismét a madárfajokat, és az élőhelytípust használtuk prediktorként, míg random tényezőként a mintatömeget és a gyűjtés időpontját alkalmaztuk.

Gauss-féle hibaeloszlással lineáris vegyes modelleket (lmer, 'lme4' csomag; Bates et al. 2015) felhasználva összehasonlítottuk az Ellenberg F-értékek gyakoriságát, valamint a különböző madárfajoktól, illetve élőhelyekről származó mintákból kinyert magok hosszát és szélességét, kizárólag a fajszinten azonosított propagulumok adatait felhasználva. Minden mintánál először kiszámítottuk a mag hosszának, szélességének és Ellenberg F értékének súlyozott átlagát, majd ezt használtuk függő változóként, független változóként a madárfajokat és élőhelytípusokat, random faktorként pedig a gyűjtés időpontját.

A terjesztett propagulumközösségek vízimadár-fajok és élőhelytípusok közötti különbségeinek megjelenítéséhez Bayes-féle ordinációs és regressziós elemzési (boral) modelleket használtunk az R-ben található „boral” csomag használatával, amelyben az alapértelmezett paramétereket alkalmaztuk a Markov-lánc Monte Carlo-mintavételének szabályozásához (Hui 2016, 2018) az összes nyers abundanciaadatokkal rendelkező minta felhasználásával. Az ordinációban a mag nélküli minták dominanciája miatt negatív binomiális hibaeloszlást alkalmaztunk, valamint a minták azonosítóit is bevontuk, így a modell a fajok összetételén alapul. A madárfajok és élőhelytípusok prediktorként szerepeltek. A különböző

madárfajok és élőhelyek által terjesztett fajközösségek különbségeit előidéző növényi taxonok azonosításához az R-ben található „mvabund” csomagban elérhető sokváltozós, abundancia adatokra fejlesztett általánosított lineáris modelleket (manyglm) használtuk, negatív binomiális hibaeloszlással és log kapcsolattal, valamint ismeretlen túlszórási paraméterrel (Wang et al. 2012).

A mintánkénti összes terjesztett magok számának minden madárfajra és élőhelyre vonatkozó, áprilistól októberig tartó szezonális trendjeinek meghatározásához, egy nemlineáris regressziós módszert választottunk, azaz a „stats” csomag „loess” függvényét alkalmaztuk a lokális polinomiális regresszió illesztéséhez (R Core Team 2021; 75%-os simítási tartomány (smoothing span) felhasználásával). Az összes magszám (log transzformált) volt a függő változó, és a naptári nap (1-gyel január 1-ével kezdődően) volt a független változó.

A különböző fajoktól és élőhelyekről gyűjtött mintákban talált fajgazdagság összehasonlítására rarefaction analízist használtuk mintaszám alapú extrapolációval, az „iNEXT” (Chao et al. 2014) csomag segítségével.

Minden statisztikai elemzést az R szoftverben (RStudio 2021.09.2 Build 382; RStudio, PBC, 2021) végeztünk.

2.1.3. Eredmények

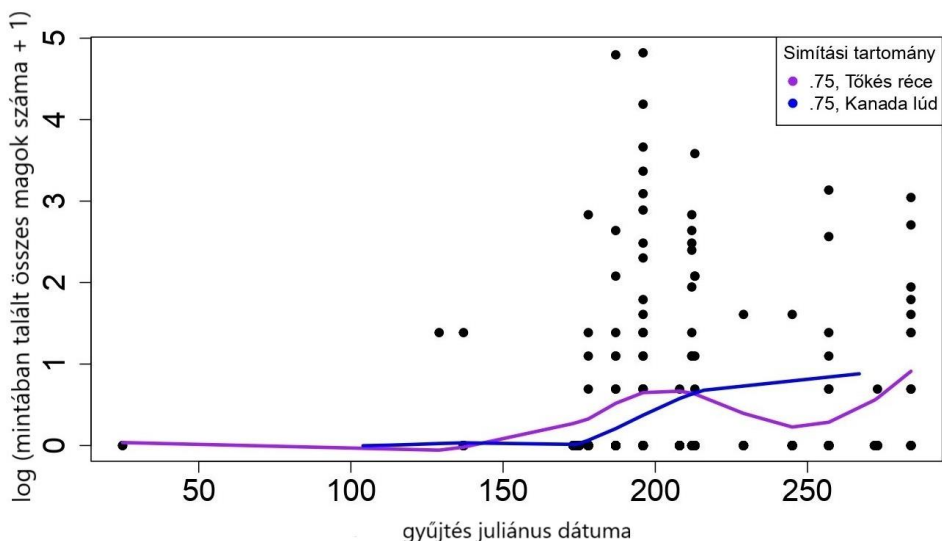
A vizsgálat során gyűjtött mintákban (n=507) 930 propagulum volt megtalálható (F4.táblázat), melyek 39 növényi taxont képviseltek 18 családból, köztük 5 vízi (2 víz alatti (szubmerz), 1 lebegő, 2 kiemelkedő (emerz)), 28 szárazföldi fajt és 6 csupán család szintjén beazonosított taxont. A detektált növényi taxonok közül 4 fajt azonosítottunk Angliában idegenhonosként (F4.táblázat). Az egyes fajokhoz köthető nedvességigény értékek (Ellenberg F) 3 és 12 között mozogtak, azaz a száraztól a teljesen vízi élőhelyekig reprezentálták a visszanyert magok az élőhelyeket.

Terméstípus alapján csupán öt faj rendelkezett húsos terméssel, melynek köszönhetően „endozoochór szindrómát” rendeltek hozzájuk Baseflor adatbázisban (Julve 1998), továbbá 21 faj esetében abiotikus diszperziós szindróma került megállapításra (F4.táblázat).

A tőkés réce és a kanadai lúd növényi vektorként való összehasonlítása

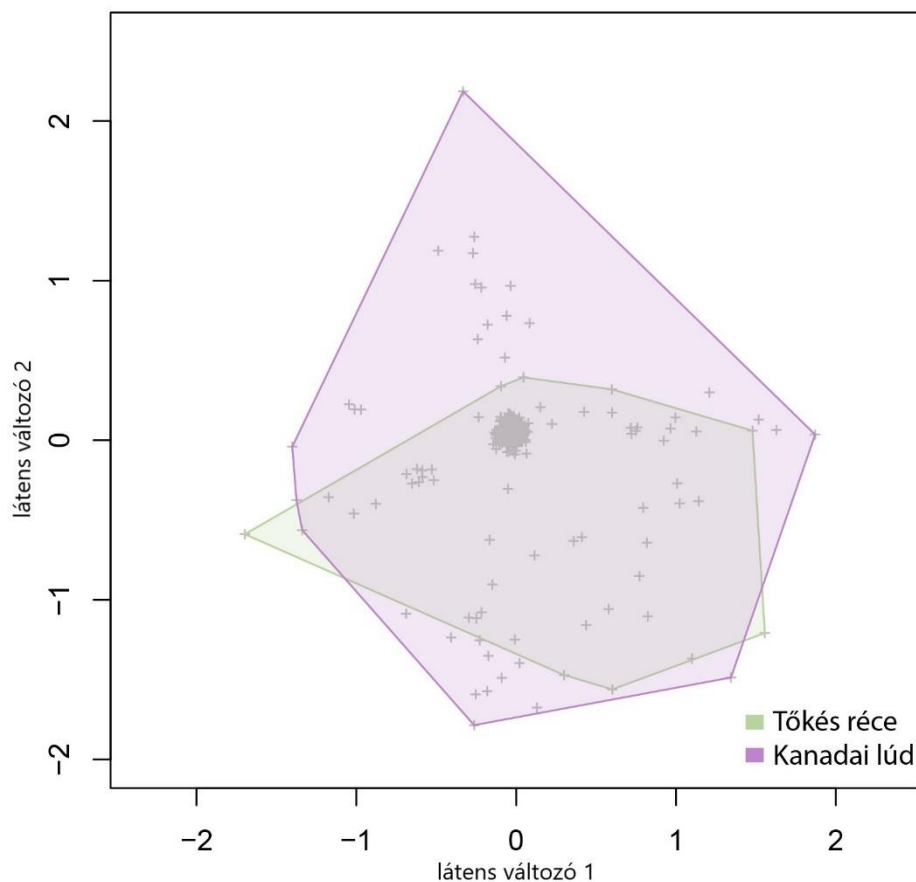
A minták átlagos tömege $3,23 \pm 0,11$ g (\pm SE) volt a tőkés réce ($n = 257$), és $5,16 \pm 0,26$ g kanadai lúd ($n = 250$) esetében. A tőkés réce minták 697 ép magot (25 növényfajból és 6 családból) és 51 vegetatív terjesztőképletet tartalmaztak, míg a kanadai lúd mintákból 328 magot (14 növényfajból és 2 családból) és 2 vegetatív képletet nyertük vissza. A tőkés réce minták 26,1%-a ($n = 67$) tartalmazott legalább egy ép propagulumot, szemben a lúdminták 8,4%-ával ($n = 21$). A GLMM-ekben a madárfajok közötti különbségek a magok előfordulásában (z-érték: 1,908, $P = 0,056$) marginálisan szignifikánsak voltak. A tőkés récénél szignifikánsan több növényfaj (z-érték: 2,266, $P = 0,024$), és szignifikánsan több mag (z-érték: 3,689, $P < 0,001$) volt mintánként. Az idegenhonos fajok propagulumainak aránya (F4.táblázat) is magasabb volt a tőkés récék esetében (5,70%, $n = 53$), mint a kanadai ludaknál (1,2%, $n = 3$).

A mintánkénti terjesztett magok száma szezonális mintázatot mutatott mindkét vizsgált faj esetében. Bár az endozoochória útján történő terjedést májustól októberig rögzítettük, az év második felében egyértelműen emelkedett a mintánkénti magok száma (2.ábra).



2.ábra - A tőkés réce és kanadai lúd minták összes (log-transzformált) magszámának nem-lineáris (Loess) regressziós modellje a gyűjtés időpontja szerint, 75%-os simítási tartomány (smoothing span) alkalmazásával.

A tőkés réce és a kanadai lúd által terjesztett növényegyüttesek szignifikánsan különböztek egymástól (manylm, $P=0,001$, 3.ábra). A fésűs békaszőlő (*Potamogeton pectinatus*) kizárólag a tőkés réce mintákban volt megtalálható, és jelentősen hozzájárult a közösségek összetételének különbségéhez ($P=0,041$).

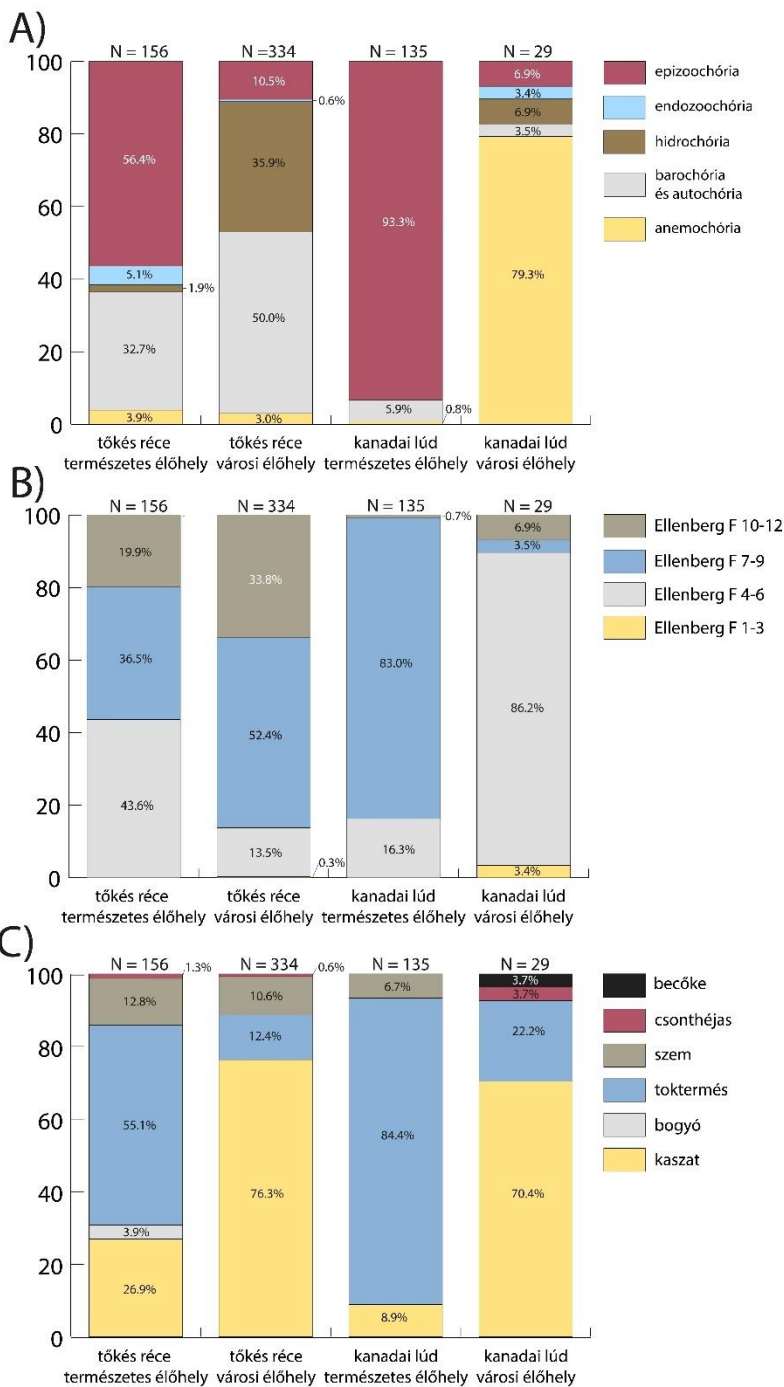


3.ábra - A tőkés réce és a kanadai lúd által terjesztett növényegyüttes közötti különbségeket bemutató Bayes-féle ordinációs és regressziós elemzési (boral) modellek ordinációja. A tengelyek az 1. és 2. látens (latent) változót jelentik. Minden szürke kereszt egy mintát jelöl (a propagulum nélküli minták nincsenek kizárva).

A tőkés récék által terjesztett magok (a súlyozott átlagok mediánja: 7,14) szignifikánsan magasabb nedvességigényűek (Ellenberg F) voltak, mint a kanadai ludak mintáiban előforduló magok (a súlyozott átlag mediánja: 6) (t -érték = 2,125, $P = 0,037$). A tőkés récék hasonló arányban terjesztettek vízi és szárazföldi növények magjait, miközben a kanadai ludak főleg a szárazföldi növények magjait (4B.ábra) hordozták. Nyíltvízi növényfajok ($F = 12$) magjait kanadai lúd mintákban egyáltalán nem is találtunk.

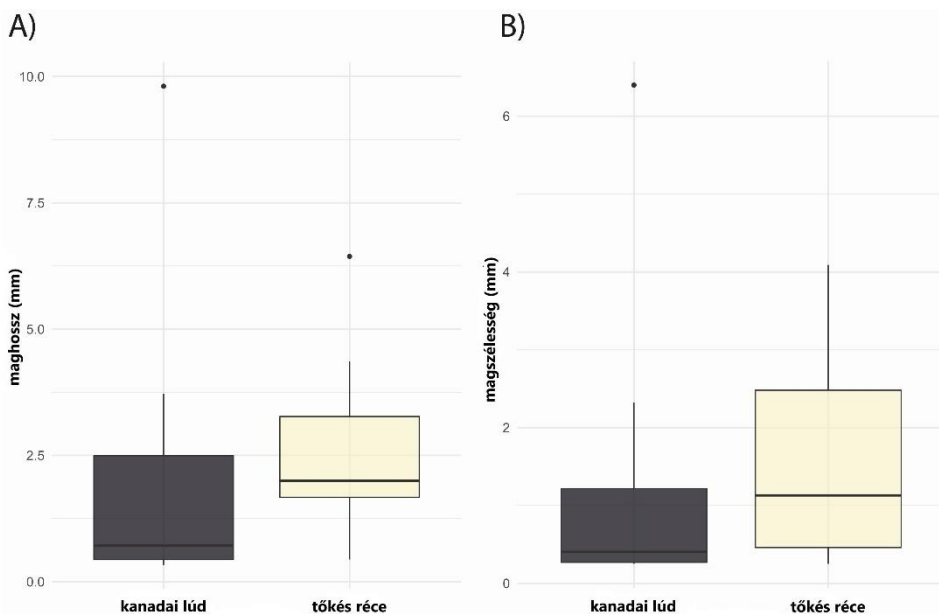
A húsos termésű növényfajok a tőkés réce esetében (5 faj, a magok 2,0 %-a) nagyobb mértékben voltak reprezentálva, mint a kanadai lúdnál (1 faj, a magok 0,6 %-a). Ezzel együtt a terjesztett fajok terméstípusainak aránya változatos volt (4C.ábra), a tőkés récék főként kaszat (achene) terméstípust (a magok 76,3%-a), a ludak pedig főleg tokterméseket (capsule) (74,1%) terjesztettek.

Egyetemi doktori (PhD) értekezés



4. ábra - Tulajdonsággyakorisági hisztogramok A) terjedési szindrómákra, B) Ellenberg F-értékekre és C) tőkés réce és kanadai lúd által különböző élőhelyeken terjesztett magok terméstípusaira. (A mintaszámok (N) az egyes oszlopok felett vannak megadva.)

A tőkés réce minták szignifikánsan hosszabb (t -érték=2,947, $P=0,005$) és marginálisan szignifikánsan szélesebb ($t=1,970$, $P=0,053$) magokat tartalmaztak, mint a kanadai lúdtól származó minták (5.ábra).

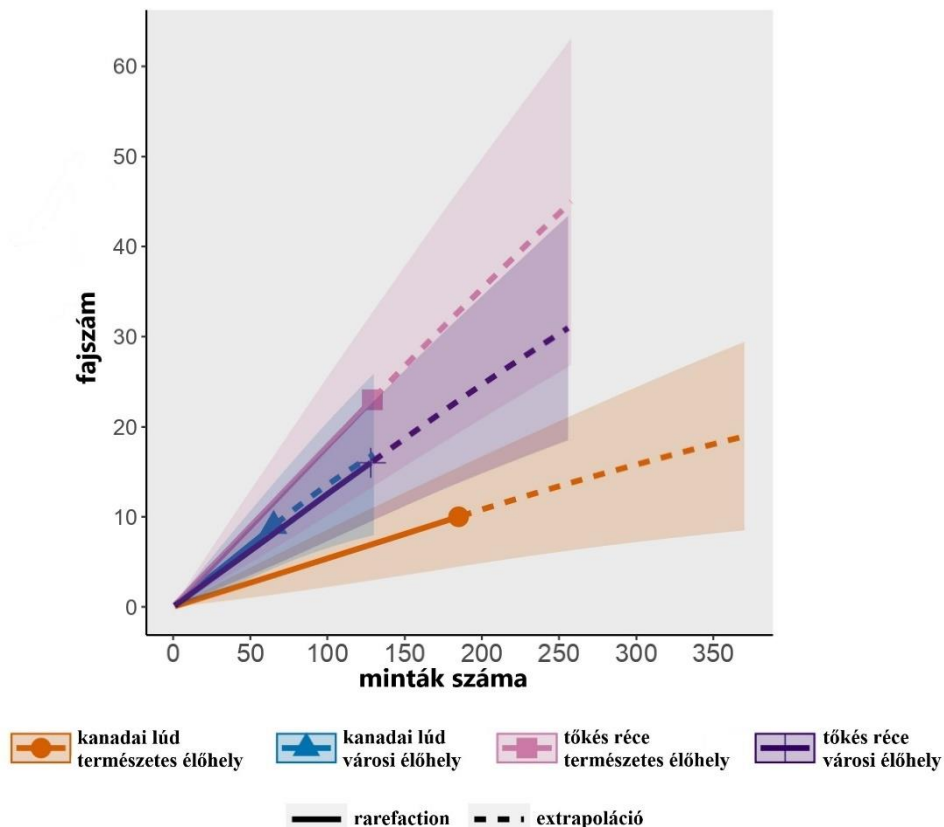


5.ábra - A vizsgált madárfajoktól származó mintákból kinyert magok hosszának (A) és szélességének (B) súlyozott átlaga + SE. Az SD és a kiugró értékek is megjelennek. Egy adott minta esetében az összes jelenlévő mag átlagos értékét kiszámoltuk, mielőtt az ábrán látható általános eloszlásokat kiszámítottuk volna.

Tőkés réce mintákból származó magok közül 12 ($n = 70$ mag), míg a kanadai lúd mintákban talált ép propagulumokból 6 ($n = 44$ mag) faj magjai csíráztak ki (F4.táblázat). Az ürülmintákból visszanyert szemcsés békalencse (*Lemna minuta*) vegetatív képletei a kezdeti egészséges megjelenés ellenére a laboratóriumban nem nőttek és szaporodtak vegetatívan (F4.táblázat).

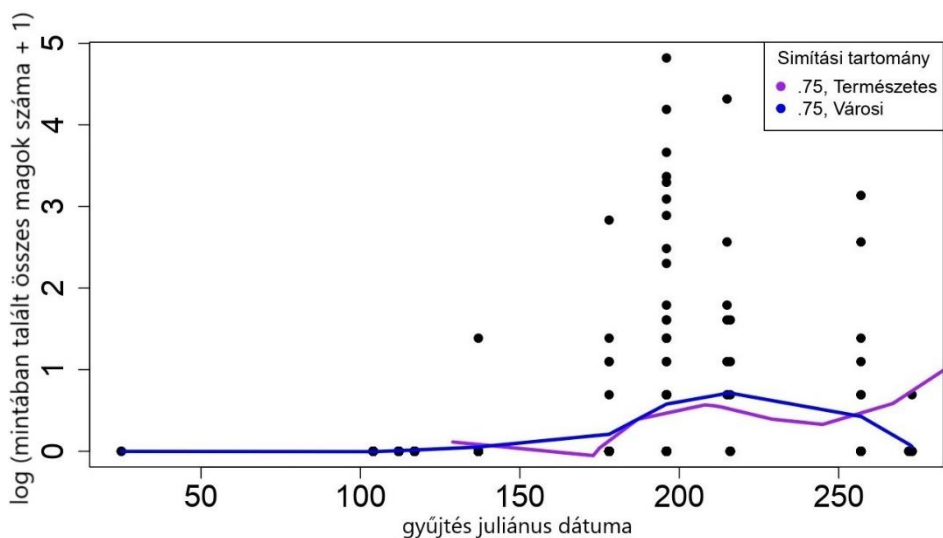
Endozoochória összehasonlítása természetes és városi élőhelyeken

Rarefaction analízis alapján természetes környezetben a tőkés récék szignifikánsan több növényfajt terjesztettek és terjeszthetnek, ezzel szemben városi környezetben nem volt különbség a vizsgált madárfajok között (6.ábra). Összességében 17 növényfajt (4 család) terjesztettek a városi élőhelyeken, míg a természetes élőhelyeken 23 növényfaj (5 család) terjesztőképletét találtuk meg a mintákban.



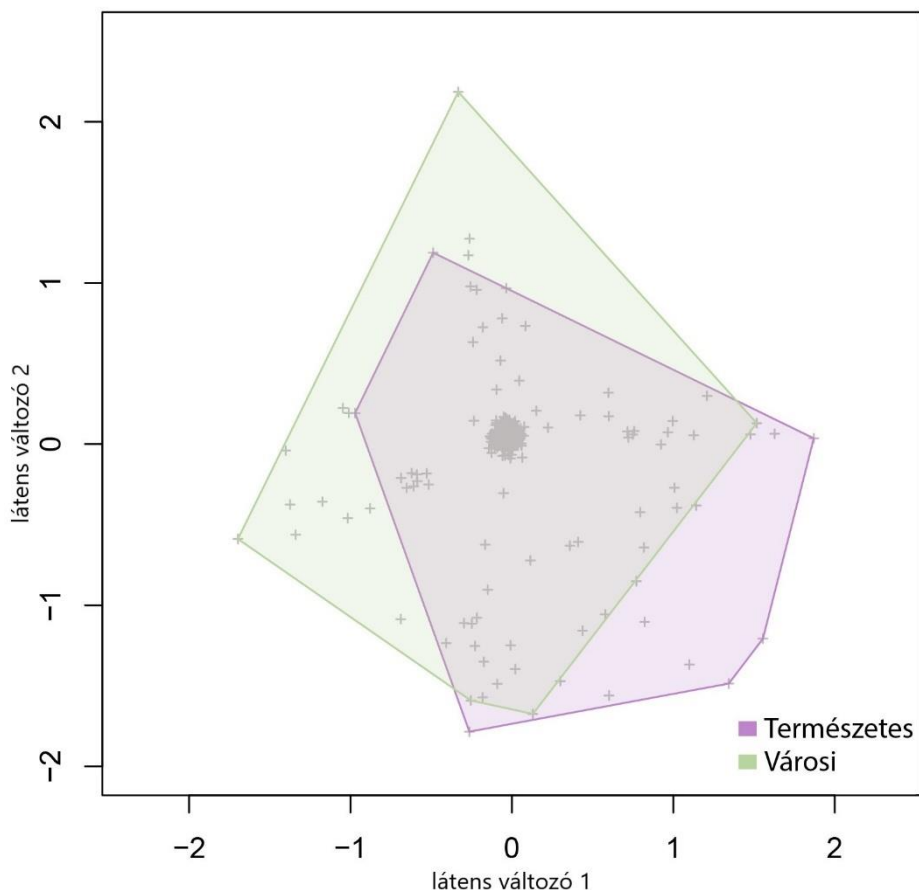
6.ábra – A kanadai lúd és tókécs réce ürülékmintáiban talált növényfajok halmazott számát mutató ritkaságfaktor elemzés az egyes élőhelytípusok mintaszáma szerint. A hibasávok 95%-os konfidenciaintervallumot jelentenek.

A GLMM elemzés alkalmazásával nem találtunk szignifikáns különbséget az élőhelytípusok között a legalább egy magot tartalmazó ürülékminták arányában, a mintánkénti fajgazdagságban, vagy a mintánkénti magok mennyiségében (F5.táblázat). Mindkét élőhelytípusnál jól látható volt ugyanakkor a szezonális, mindkét élőhelytípus esetében több mag terjedése volt tapasztalható mintánként az év második felében (7.ábra).



7.ábra A városi és természetes élőhelyeken gyűjtött minták összes (log-transzformált) magszámának nem-lineáris (Loess) regressziós modellje gyűjtési időpontok szerint, 75%-os simítási tartomány (smoothing span) alkalmazásával.

A terjesztett növényegyüttesek tekintetében jelentős eltérések voltak a városi és természetes élőhelyeken gyűjtött mintákban ($P=0,001$; 8.ábra). Ehhez a szignifikáns különbséghez négy faj járult hozzá, melyek nagyobb számban fordultak elő a városi élőhelyeken: szemcsés békalencse (*Lemna minuta*; $P=0,001$), fésűs békaszőlő (*Potamogeton pectinatus*; $P=0,002$), lecsüngő sás (*Carex pendula*; $P=0,008$) és közönséges nyír (*Betula pendula*; $P=0,034$). Mindezeket túl megfigyelhető volt, hogy valamennyi idegenhonos növényfaj magja városi környezetben szedett mintákból származott.



8.ábra - A tőkés réce és a kanadai lúd (kombináltan) különböző élőhelyeken terjesztett magegyüttesek közötti különbségeket bemutató Bayes-féle ordinációs és regressziós elemzési (boral)modellek ordinációja. A tengelyek az 1. és 2. látens (latent) változót jelentik. Minden szürke kereszt egy mintát jelöl (a propagulum nélküli minták nincsenek kizárva)

Nem volt ugyanakkor szignifikáns különbség a nedvességigényben (4B. ábra), a magok hosszában vagy szélességében az élőhelytípusok között. A diszperziós szindrómák és a terméstípusok azonban élőhelytípusonként eltérőek voltak (4.ábra). Természetes élőhelyeken az epizoochória (tőkés réce - a magok 56%-a; kanadai lúd - 93%) és a barochória/autochória (tőkés réce-33%; kanadai lúd - 6%) volt a legjellemzőbb hozzárendelt terjesztési mechanizmus, míg a városi élőhelyeken a tőkés récenél a barochória/autochória (50%) és a hidrochória (36%), a kanadai lúd esetében pedig az anemochória (79%) dominált (4A.ábra).

Terméstípus tekintetében természetes élőhelyeken mindkét madárfaj esetében a „toktermés” típus volt meghatározó (tőkés réce - a magok 55%-a; kanadai lúd - 84%), míg városi területeken a kaszat terméstípus volt a legjelentősebb (tőkés réce - 76%; kanadai lúd - 70%) (4C.ábra).

2.1.4. Diskusszió

Az Egyesült Királyságban természetes és városi környezetben egy őshonos és egy betelepített vízimadár faj endozoochóriájának részletes összehasonlítása jelentős különbségeket mutatott magvektorként betöltött szerepükben és a terjesztett növények tulajdonságaiban. A tőkés récék több magot és változatosabb növényközösséget, több vízi és nagyobb magvú fajt terjesztettek, mint a kanadai ludak (6.ábra).

Kimutatható volt, hogy a városi területeken mindkét vizsgált faj nagyobb valószínűséggel terjesztette a magas nedvességigényű növényfajokat, illetve az idegen fajokat. A diszperziós szindrómák madárfajok és élőhelyek között különböztek, ami arra utal, hogy funkcionális tulajdonságaik (S3 táblázat) hasznos információkkal szolgálnak a vízimadarak általi endozoochória valószínűségéről.

Őshonos növények figyelmen kívül hagyott vektorai az Egyesült Királyságban

A vízimadarak általi zoochória valószínűsíthetően fontos terjesztési mechanizmus sok általunk feljegyzett őshonos növény számára (Green & Elmberg 2014, Green et al. 2016), mely elősegítheti a propagulumok nagy távolságú terjedését (LDD) a vizes élőhelyek vízgyűjtői között. Így például a magas csírázási képességgel rendelkező lecsüngő sás (*Carex pendula*) utóbbi évtizedben tapasztalható gyors angliai terjedésében is feltehetőleg jelentős szerepe van a vízimadaraknak (Preston et al. 2002).-Ezzel szemben sok a vizsgálatunk során talált növényhez abiotikus diszperziós szindróma került megállapításra az adatbázisokban, ami által nem lennének képesek terjedni a vízgyűjtők között (lásd még Green et al. 2022; Urgyán et al. 2023). Számos fajból csupán egy-egy magot rögzítettünk, ugyanakkor nagyobb mintavétellel valószínűleg további vízimadarak által terjesztett növényfajok propagulumait is ki lehetne mutatni. A vízimadarak tehát létfontosságú vektorok lehetnek ahhoz, hogy a növények módosítsák

elterjedésüket a globális változások hatására (Lovas-Kiss et al. 2023; Nuñez et al. 2023; Urgyán et al. 2023).

Idegen fajok zoonozórája

Mind az 56 Angliában nem őshonos propagulum városi környezetből származó ürülékből került elő. A városi területekre gyakran telepítenek be nem őshonos növényfajokat, illetve a kertekből is rendszeresen szabadulnak ki idegenhonos növények, ahonnan a táplálkozó madarak nagy valószínűséggel terjeszthetik ezeknek a fajoknak magjait természetes területekre, elősegítve ezzel a biológiai inváziójukat. Az idegen növények terjedése a madárvektorok és az őshonos növények közötti interakciókat is megzavarhatja (van Leeuwen 2018; Costa et al. 2022). Bár a kanadai lúd Észak-Amerikában hozzájárul a nem őshonos fűfélék terjedéséhez is (Best & Arcese 2009), nem találtunk bizonyítékot arra, hogy ez az Egyesült Királyságban idegen lúdfaj nagyobb valószínűséggel terjesztette volna az idegenhonos növényeket, mint az őshonos réce.

Az általunk feljegyzett terjesztett növények (beleértve az őshonos fajokat is) között sok olyan van, amelyet kertekbe és parkokba ültetnek. E fajok egy része természetbe kikerülve könnyen terjed, és hatással van az őshonos flórára. Ilyen például a korábban már említett lecsüngő sás (*Carex pendula*), mely az Egyesült Királyságban őshonos ugyan, azonban az Amerikai Egyesült Államok partvidékein jelentős természeti problémát jelentő inváziós fajként tartják számon (United States Department of Agriculture 2013).

A négy idegenhonos növényfaj közül, amelyeknek a terjedését detektáltuk, a torzsás szömörce (*Rhus typhina*) Észak-Amerikában őshonos, 1629-ben kezdték népszerű kerti növényként ültetni Nagy-Britanniában (Preston et al. 2002). A dél-amerikai eredetű sárga varjúláb (*Lepidium dydimus*) napjainkra már Föld mindkét féltekéjén elterjedt idegen növényfaj (Preston et al. 2002). A kétszínű tátika (*Kickxia spuria*) egy Nagy-Britanniába régen behurcolt, archeofiton faj, mely Európában és Ázsiában őshonos, de más kontinensekre is betelepült, ahol olykor ártalmas gyomnak tekintik (Preston et al. 2002).

A szintén Amerikában őshonos szemcsés békalencsét (*Lemna minuta*) 1977-ben jegyezték fel először Nagy-Britanniában, majd az 1980-as évek

vége óta gyorsan elterjedt, részben emberi vektorokon keresztül (Preston et al. 2002; Stace & Crawley 2015). Bizonyított, hogy kiszorítja az őshonos *Lemna* fajokat, de megtelepedhet az őshonos békalencse-fajok számára alkalmatlan területeken is, ami által befolyásolhatja vízi biodiverzitást (Ceschin et al. 2020). Valószínűleg könnyen terjed a vízimadarak általi epizoochória útján is (Coughlan et al. 2015), de Paolacci és munkatársai (2023) bütykös hattyú (*Cygnus olor*) ürülékében találtak élő, őshonos *Lemna* terjesztőképletet, ami azt mutatja, hogy az endozoochória szintén fontos terjesztési mechanizmus lehet. A közeli rokon vízidara (*Wolffia* sp.) esetében is bizonyították már, hogy terjedhet a vízimadarak endozoochóriája által (Silva et al. 2018).

A récék és ludak feltehetőleg sokkal több idegenhonos növényfaj, valamint az idegenhonos vízi gerinctelen terjedéséhez járulnak hozzá az Egyesült Királyságban, mint amennyit a tanulmányunkban azonosítottunk (Green 2016; Green et al. 2023).

Különbségek az úszórécék és ludak által terjesztett növények és azok tulajdonságai között

A terjesztett növényközösség szignifikánsan különbözött a tőkés réce és a kanadai lúd között (2.ábra), valamint különbségeket találtunk a terjesztő fajokat összevetve az egyes fajok propagulumaihoz kapcsolt terjedési szindrómákban is.

Az abiotikus terjesztési mechanizmusok alapvetően alacsonyabb medián és maximális terjedési távolságot biztosítanak, mint az endozoochória (Bullock et al. 2017). Azok a széles körben elterjedt feltételezések, hogy a morfológiai jellemzőkön alapuló diszperziós szindrómák közvetlenül tükrözik a természetben előforduló terjedési mintákat, alapvetően hibásnak tűnnek (Green et al. 2022). Mindazonáltal a diszperziós szindrómák újraértelmezhetők olyan tulajdonságokként, melyek rávilágítanak arra, hogy a vízimadarak hogyan nyelik le a diasporákat.

A tőkés réce mintákban talált magok esetében a barochória/autochória és a hidrochória gyakorisága volt magasabb, míg a kanadai lúdtól származó mintákban lévő magoknál az epizoochória és anemochória volt a domináns. Az epizoochória szindrómához rendelt magok esetében a vizsgálatunk során megfigyelt magas endozoochór terjedési arány hasonló az

úszórécéknél tapasztalt korábbi eredményekhez (Green et al. 2022). Mindezeket figyelembe véve, célszerű lenne vizsgálni, hogy a vízimadarak hogyan és miért nyelnek le magokat horgokkal vagy más, az epizoochór szindrómához köthető tulajdonságokkal.

A két vizsgált madárfaj vízi-szárazföldi gradiens mentén található táplálkozó mikroélőhelyei közötti különbségek nagyobb mértékben megmagyarázhatják ezeket a szindrómák közötti különbségeket, mivel például a hidrohória szindróma a vízi növényekhez, az anemochória pedig a szárazföldi növényekhez kapcsolódik. A terjesztett növényfajok Ellenberg F értékei azt mutatják, hogy a tőkés récék általában nagyobb nedvességigényű fajokat terjesztettek, míg a kanadai ludak víz alatti növényeket egyáltalán nem. Ez összhangban van az úszórécék vizesebb táplálkozási helyeivel és a ludak rendszeresebb szárazföldi legelésével (lásd még Almeida et al. 2022).

Megállapítottuk továbbá, hogy a tőkés récék átlagosan nagyobb magokat terjesztenek, mint a kanadai ludak. A túlnyomó részt magevő tőkés récék nagyobb, tápláló magokat célozhatnak meg, míg a ludak nagyobb valószínűséggel nyelnek le kisebb magokat a szárazföldi növények zöld részeivel együtt, illetve a lebegő magokat szándékosan is kiszűrhetik a víz felszínéről. A nagyobb magoknak általában hosszabb a bélben töltött retenciós ideje, ami valószínűbbé teszi az endozoochória általi nagy távolságra történő terjedést (García-Álvarez et al. 2015; Lovas-Kiss et al. 2020b). A terjesztett magok mérete szempontjából meghatározó a csőr morfológiája is, így például ugyanazokon az élőhelyeken táplálkozva a tőkés récék általában nagyobb magokat terjesztenek, mint a csörgőrécék (*Anas crecca*), mivel a csörgőréce csőrében nagyobb a szűréshez használt csőrlemellák sűrűsége (Green et al. 2016).

Az általunk elemzett minták természetesen az egyes egyedek napi ürülék mennyiségének csupán egy kis részét tették ki (Hahn et al. 2008), melyet figyelembe véve eredményeink mindkét madárfaj esetében alulreprezentáltak és magas endozoochória arányra utalnak. Tekintettel egyedszámára, teljes biomasszájára és mobilitására, a tőkés réce valószínűleg az egyik legfontosabb vektor az Egyesült Királyságban (Frost et al. 2019; Brides et al. 2023). Mindazonáltal a kanadai lúd tömegessége

meghaladhatja a tőkés récéét a városi élőhelyeken, és valószínűleg fontosabbak sok szárazföldi növény városi területek közötti, illetve a városi élőhelyekről a természetes élőhelyekre történő terjesztése szempontjából. Mint Európa nagy részén, a nyári lúd (*Anser anser*) az Egyesült Királyságban is elterjedt (Frost et al. 2019), a kanadai lúddal gyakran vegyes állományokat alkot, és hasonló módon táplálkozik. Ezt figyelembe véve arra számíthatunk, hogy ez a két lúdfaj hasonló növénycsoportokat terjeszt, bár ez jövőbeli kutatások témája. Eredményeink azt mutatják, hogy egy réce- és egy lúdfaj közösen valószínűleg diverzebb növényi fajkészletet terjeszt, mint ha csak két réce-, vagy csak két lúdfaj fordulna elő egy adott területen (lásd még Almeida et al. 2022). Az általunk rögzített mintázatok relevánsak lehetnek tehát az északi félteke nagy részén, ahol a tőkés récék és a ludak (gyakran nyári lúd, vagy kanadai lúd) domináns vízimadarak.

Különbségek a városi és a természetes helyszínek terjesztett növényei és azok tulajdonságai között

A rarefaction analízis rámutatott arra, hogy míg a tőkés réce több növényfajt terjeszt természetes környezetben, mint a kanadai lúd, a városi környezetben nincs ilyen különbség (6.ábra). A fajok táplálkozási szokásaiból eredő különbségek a homogénebb városi élőhelyeken csökkenhetnek.

A terjesztett növényekhez rendelt terjedési szindrómáknál is azonosíthatók voltak különbségek az élőhelyek között. Az epizoochória szindrómával jellemzett növényfajok aránya magasabb volt a természetes élőhelyeken, miközben városi környezetben a hidrochória és anemochória volt meghatározó (4A.ábra).

A terjesztett magok terméstípusai is eltérőek voltak: a természetes élőhelyeken a toktermés, a városi környezetben pedig a kaszat terméstípus domináltak (4C.ábra).

Kimutatható volt továbbá, hogy városi környezetben több, magasabb Ellenberg F értékű, azaz partmenti és teljesen vízi növényfaj magját terjesztették a vizsgált madárfajok (4B. ábra).

A fenti terjedési szindrómára, terméstípusra és nedvességigényre vonatkozó megállapítások összefüggenek egymással, hiszen pl. a teljesen

vízi növényeknél nagyobb valószínűséggel fordul elő hidrochória és kaszat terméstípus. Ennek az általános mintázatnak részben a városi környezetben előforduló nagymértékű zavarás lehet az oka, mivel ezeken az élőhelyeken a megriasztott madarak gyakran a vízben keresnek menedéket, vagy nyugodtabb környezetként eleve ott táplálkoznak. Mindemellett a városi területeken jellemzően korlátozottabbak a megfelelő legelőhelyek, amelyeket utak vagy lakóházak határolnak, ezeket a szárazföldi élőhelyeket pedig gyakran gondolják, nyírják, hogy az emberek számára vonzó pázsitot biztosítsanak. Így a gyakori élőhelykezelések csökkenthetik a növényi terjesztőképletek elérhetőségét a legelő madarak számára. Ugyanakkor a mesterségesen kialakított városi vizes élőhelyek gyakran sekély, viszonylag stabil vízmélységgel rendelkező, többnyire eutróf jellegű élőhelyek, melyek megfelelő életteret biztosítanak víz alatti növényeknek, mint például a fésűs békaszőlő (*P. pectinatus*) és az apró békalencse (*L. minor*) számára.

Szezonális

Az endozoochória aránya általában magasabb volt az év második felében, ahogy azt az angliai zárvatermők diaspora termelésének fenológiája alapján vártuk. Mivel az endozoochória nyár végi csúcsa nem volt erős, hanem ősszel is folytatódott, eredményeink arra is utalnak, hogy az endozoochória magas arányban fordulhat elő még hónapokkal a magérés után, amint azt már Közép- és Dél-Európában a récék esetében is kimutatták (Brochet et al. 2010; Figuerola et al. 2003; Urgyán et al. 2023). A vízimadarak általi magterjesztés tehát nem kapcsolódik olyan erősen a gyümölcsérés fenológiájához, mint a frugivórok esetében (González-Varo et al. 2021), ami valószínűleg kedvez a pólusok felé történő terjedésnek az éghajlatváltozás hatásainak kompenzálására (Lovas-Kiss et al. 2023; Urgyán et al. 2023).

2.2. Madarak által közvetített endozoochória, mint a csontos halak potenciális terjesztésének mechanizmusa

2.2.1. Irodalmi áttekintés és célkitűzések

A halak gyakran megtalálhatók olyan víztestekben, amelyeknek nincs kapcsolatuk más felszíni vizekkel, annak ellenére, hogy nem tudnak aktívan mozogni ezen elszigetelt víztestek között. A passzív diszperzió lehetőséget biztosíthat a halak számára az ilyen élőhelyen történő megtelepedésére, különösen mivel a halikrák kis mérete lehetővé teszi, hogy a szárazföldi vektorok hordozzák azokat (Suetsugu & Togashi 2020). A halak terjedése jelentős szerepet játszik a vízi ökoszisztémák, közösségi struktúrák kialakításában, de olyan alapvető folyamatokat is befolyásol, mint a tápanyag-ciklus, a táplálékhálózatok és az élőhelyek struktúrái. Így például az őshonos halak terjedése kulcsfontosságú mechanizmus a helyi halközösségek összetettségének és rugalmasságának fenntartásában, azonban a különböző hal taxonok elterjedése jelentős veszélyt is jelenthet a vízi közösségekre (pl. homogenizálhatja azokat Rahel 2000; Rahel 2002). A terjedési folyamatok, különösen az elszigetelt vízhálózatok közötti mozgás megismerése elengedhetetlen a vízi ökoszisztéma dinamikájának megértéséhez, valamint a hatékony megőrzési és helyreállítási erőfeszítések irányításához. Ugyanakkor kihívást jelent annak bizonyítása, hogy a halak szaporítóképletei valóban madár által közvetített kolonizációs esemény következtében került az adott víztestbe, ott ezek az ikrák sikeresen kikelnek, és végül önfenntartó populációt hoznak létre (Garcia et al. 2023). A halak terjedési potenciáljának feltárásában az egyik kritikus szempont annak megfejtése, hogy a vízimadarak szolgálhatnak-e a halak terjedési vektoraiként (Green et al. 2023). Ez különösen fontos, mivel a vízimadarak előszeretettel fogyasztják a halak ikráit (Street 1977; Bayer 1980), és könnyen mozoghatnak a különböző vizes élőhelyek között. A legújabb genetikai vizsgálatok azt sugallják, hogy ezek lehetséges események, amint azt a sügér (*Perca fluviatilis*) esetében is leírták (Garcia et al. 2023). Mindemellett empirikus bizonyítékok is rendelkezésre állnak, amelyek a vízimadarak emésztőrendszerén áthaladó halikra túlélőképességét igazolják (Silva et al. 2019; Lovas-Kiss et al. 2020b).

Noha ezek a vizsgálatok rávilágítottak az endozoochória potenciális

mechanizmusára, mint a halak terjedésének lehetséges módjára, azonban kizárólag pontyfélékre (*Cyprinidae*) korlátozódtak. Tanulmányunkban az volt a célunk, hogy ezeket a vizsgálatokat kiterjesszük, és kilenc taxonómiai családból származó édesvízi halfaj endozoochória általi terjedésének lehetőségét vizsgáljuk. A vizsgálatunkba bevont halfajok között több, hazánkra nézve idegenhonos halfaj is volt, melyek ikráinak átjutása a vízimadár emésztőrendszerén, alátámaszthatja, hogy a vízimadarak nem csupán a természetvédelem számára is előnyös ökoszisztéma szolgáltatásokhoz járulhatnak hozzá, hanem úgynevezett ökoszisztéma-ellenszolgáltatásokat is nyújthatnak (Green & Elmberg 2014).

2.2.2. Anyag és módszer

Vizsgált fajok

A vizsgálatunkhoz hibrid afrikai harcsa (*Clarias gariepinus* × *Heterobranchus longifilis*), amur (*Ctenopharyngodon idella*), közönséges ponty (*Cyprinus carpio*), naphal (*Lepomis gibbosus*), amurgéb (*Perccottus glenii*), kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*), fogassüllő (*Sander lucioperca*), európai harcsa (*Silurus glanis*) és compó (*Tinca tinca*) ikráit használtuk. Az összes ikrát az Nemzeti Agrárkutatási és Innovációs Központ Halászati Kutatóintézet (HAKI) szerezte be.

Módszertan

A lágy ikraburokkal rendelkező halfajok túlélési lehetőségének tesztelésére kilenc etetési kísérletet végeztünk fogságban nevelt tőkés récékkel (*Anas platyrhynchos*). A legtöbb faj szaporítóképleteit fogságban tenyésztett populációkból, míg a kínai razbóra, az amurgéb és a naphal ikráit természetes élőhelyekről gyűjtöttük elektromos horgászszerszög segítségével (F5.táblázat). A kínai razbóra és az amurgéb esetében féltermészetes szaporodást (mind a hím, mind a nőstény hormon indukáltak voltak, de nem voltak lefejve) alkalmaztunk akváriumokban. A megtermékenyített ikrákat közvetlenül az ikracsomókból gyűjtöttük össze. A naphalnál peteérésben lévő példányokat gyűjtöttünk, amelyeket a gyűjtés után rögtön lefejtünk.

A kísérletekben használt összes ikra mesterséges megtermékenyítésen esett

át, amit 24 órás inkubáció követett. Az inkubáció során a víz hőmérsékletét az egyes halfajok igényeihez igazítottuk (F6.táblázat), más kezelést (pl. a ragadósság eltávolítása) nem alkalmaztunk az ikrákon. Az embriók hozzávetőlegesen morula (szedercsíra) stádiumban voltak az etetés pillanatában.

Az egyes vizsgált halfajok ikráinak endozoochór terjedési potenciálját több egymás után következő kísérletben teszteltük, mivel több fajnak nem fedt át a szaporodási periódusa. Az összes kísérletet májusban és júniusban valósítottuk meg, kivéve a fogassüllőt, amely esetében már március végén elvégeztük a vizsgálatot.

A sikeresen megtermékenyített ikrák mértéke a kísérletben használt fajok között változott, mely arány megállapításához véletlenszerűen kiválasztottunk három 100 ikrából álló adagot, és fénymikroszkóp alatt meghatároztuk a megtermékenyített ikrák mennyiségét. A termékenységi arányt ezután a három adag átlagaként számítottuk ki. A szaporítóképletet akkor tekintettük megtermékenyítettnek, ha fejlődő embrió volt látható az ikra belsejében. A kiválasztott három, 100 ikrából álló tételt szintén 0,001 g-os pontossággal lemértük (Ohaus PA413 analitikai mérleg segítségével), és a három tömegmérés átlagából számítottuk ki az etetni kívánt mennyiségnek megfelelő becsült tömeget.

Az etetéshez a fogassüllő, a ponty, az európai harcsa és a compó ikráit karalábé (*Brassica oleracea*) levelekkel kevertük össze, amelyekhez az ikrák hozzá tudtak tapadni, utánozva előfordulásukat a természetes vizekben. A többi halfaj ikráit növényi anyag hozzáadása nélkül etettük.

Az etetési kísérlethez modellfajként tőkés récét használtunk, amely egy kozmopolita vízimadár, és amely fajt sokféle élőlény (pl. növények, gerinctelenek, gerincesek; Lovas-Kiss et al. 2020b; Urgyán et al. 2023) fontos terjedési vektoraként azonosítottak már. A vizsgálatokban részt vevő összes madarat fogságban tenyésztették, és szabadon elhelyezett létesítményekben nevelték, lehetővé téve ezáltal számukra az emésztéshez szükséges kis kavicsokat (grit) elérhetőségét. A kísérletben alkalmazott minden madár azonos korú volt, és ugyanattól a tenyésztőtől származott. Az etetési vizsgálatba bevont récéket a kísérletek között, valamint azokat követően visszavittük a tenyésztő szabadtartási helyére.

Az etetett récék száma kísérletenként változott a rendelkezésre álló halikra

mennyiségének megfelelően (lásd F7.táblázat). A récék egyéni azonosítókkal rendelkeztek, amelyeket következetesen használtunk a kísérletek során. A kutatás során a récéket árnyékos, zárt helyiségben (kb. 25°C hőmérsékletű) hálós aljzattal rendelkező külön ketrecekben (60×40×50 cm) helyeztük el, melyekben ad libitum biztosítottunk táplálékot (kukorica, búza, zab és zöld növényi részek keveréke: például *Stellaria media*, *Taraxacum officinale*) és vizet. Mindegyik ketrec alá műanyag tálcát helyeztünk az ürülék összegyűjtéséhez.

Az ürülmintákat az etetés után 1, 2, 4, 6, 8 és 12 órával szedtük össze a tálcákról, majd fénymikroszkóp alatt azonnal ellenőriztük őket, kiválogatva az épségben átjutott ikrákat. A látszólag sértetlenül átjutott szaporítóképletek életképességének tesztelésére akváriumba helyeztük őket áramló vízzel (50% klórmentesített csapvíz, 50% ionmentesített víz) az egyes fajok keltetése során alkalmazott hőmérsékleten. A kelést vizuálisan ellenőriztük, és szükség esetén sztereomikroszkóp alatt megerősítettük.

Adatfeldolgozás

A mintaszám és a kapott eredmények nem tették lehetővé statisztikai módszerek alkalmazását.

2.2.3. Eredmények

Az ikrák átjutási aránya jelentősen változott a haltaxonok között. A kilenc tesztelt faj közül hat faj esetében találtunk ép ikrákat élő embrióval (1.táblázat, F7.táblázat).

halfaj	ikrák termékenysége (%)	etetett ikrák száma récénként	etetett récék száma	összes átjutó ikrák	átjutó ikrákban lévő élő embrió	kikelt egyed
hibrid afrikai harcsa (<i>Clarias gariepinus</i> x <i>Heterobranchus longifilis</i>)	100	4000	8	3	1	0
amur (<i>Ctenopharyngodon idella</i>)	100	4000	8	0	-	-
közönséges ponty (<i>Cyprinus carpio</i>)	100	1000	8	1	1	0
naphal (<i>Lepomis gibbosus</i>)	53	2000	8	29	7	0
amurgéb (<i>Percottus glenii</i>)	100	1700	1	0	-	-
kínai razbóra (<i>Pseudorasbora parva</i>)	100	1000	4	4	2	1
fogassüllő (<i>Sander lucioperca</i>)	100	500	8	0	-	-
európai harcsa (<i>Silurus glanis</i>)	100	750	8	2	0	0
compó (<i>Tinca tinca</i>)	100	2000	8	5	5	3

1.táblázat - A vizsgálatokba bevont halfajok, az etetett ikrák termékenységi aránya, a kísérlethez felhasznált ikrák száma, az etetésben részt vevő récék száma, az épen átjutó szaporítóképletek és élő embriók száma, valamint a kikelt egyedek száma (részletesebben kifejtve lásd F7.táblázat)

Figyelemre méltó, hogy csak három faj: az amur (*Ctenopharyngodon idella*), az amurgéb (*Percottus glenii*) és a fogassüllő (*Sander lucioperca*) ikrája nem jutott át a madarak emésztőrendszerén. A vizsgált taxonok közül a naphal (*Lepomis gibbosus*) mutatta a legmagasabb ikrátjutási arányt, 29 ép ikrát azonosítottunk, ami az összes etetett ikrák 0,18%-ának felel meg. Négy ikrával (0,1%) a kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) esetében volt a második legnagyobb az átjutás. Hasonló átjutási arányt (0,03%)

figyeltünk meg az öt ikrás compó (*Tinca tinca*) és a két ikrával rendelkező európai harcsa (*Silurus glanis*) esetében. Egy és három ikrával (0,01%, illetve 0,009%) a ponty (*Cyprinus carpio*) és az afrikai harcsa hibrid (*Clarias gariepinus* × *Heterobranchus longifilis*) mutatta a legalacsonyabb áthaladási arányt.

Két fajnál figyeltük meg a magasabb kelést, amelyek közül a compónak volt a legmagasabb, 60%-kal (3 ikrában volt élő embrió). A második legtöbb kikelt ikrát a kínai razbóránál figyeltünk meg: 1 ikra kelt ki (25%, az ikrák közül csak kettőben volt életképes embrió). A naphal esetében a magas átjutás ellenére csak hétben volt élő embrió, és egyik sem kelt ki gombás fertőzés következménye miatt. A ponty, a hibrid afrikai harcsa és az európai harcsa átjutott ikrái közül egyik sem kelt ki, de az előbbi kettő ikrájában élő embriók voltak.

Megjegyzendő, a több récével végzett kísérletekben azt figyeltük meg, hogy a récéken való átjutás aránya nagyon heterogén, legtöbbször csupán egyetlen egyedben (a kísérletek között azonban nem mindig ugyanazon az egyedben) jutott át ikra. Ezenkívül két olyan eset is előfordult, amikor három récén is átjutott ikra.

Három halfajnál az etetést követő két órán belül megfigyelhető volt az ikrák átjutása, azonban a naphalnál még négy és nyolc óra közötti időszakban is megfigyeltünk átjutó ikrákat. Fontos, hogy az etetés után minden madarat szorosán figyelemmel kísértünk, de nem tapasztaltunk visszaöklendezést, minden kinyert ikra egyértelműen az ürülékből származott.

Összefoglalva, vizsgálatunk kimutatta, hogy a vizsgált halfajok 66%-a (9-ből 6) képes volt átjutni a tőkés récék emésztőrendszerén, amelyből kettő (a compó és a kínai razbóra) ki is kelt.

2.2.4. Diszkusszió

Eredményeink arra utalnak, hogy a vízimadarak általi endozoochór terjedés jelentős és valószínűleg széles körben elterjedt mechanizmus a csontos halak tekintetében. Fontos ugyanakkor megjegyezni, hogy a sértetlenül áthaladó ikrák száma mindegyik kísérletben alacsony volt, ami azt jelzi, hogy az életképes halembriók endozoochória útján történő terjedése ritka esemény lehet.

Érdekes tény, hogy a közönséges ponty szaporítóképleteinek áthaladási aránya jelentősen alacsonyabb volt, mint azt a korábbi publikációban (Lovas-Kiss et al. 2020b) leírták. Ez több tényezővel is magyarázható, mint például a tőkés récék emésztési folyamatának egyéni változékonysága, valamint az ikrák minősége is magyarázat lehet. Az ilyen terjedések sikerességét természetes környezetben tovább nehezítik olyan tényezők, mint a megfelelő élőhelyekre érkezés valószínűsége, vagy a kelést befolyásoló tényezők, például a gombás fertőzések. Ennek ellenére az ívási események során a halikra mennyisége jelentős lehet, amelyeket a vízimadarak előszeretettel fogyasztanak, és ennek következtében megnő az ilyen táplálékot szolgáltató vizes élőhelyeken a vízimadarak sűrűsége és sokfélesége (Wetlands International 2023). Tekintettel a nagy számokra, az életképes halembriók viszonylag ritka sikeres terjesztése is jelentősen hozzájárulhat a génáramláshoz, különösen akkor, ha az elszigetelt vízhálózatok között történik, még akkor is, ha a távolság minimális (Lovas-Kiss et al. 2020b).

Fontos egyidejűleg megjegyezni, hogy a tőkés récék a vándorlási időszakon kívül is jelentős napi mozgást végeznek, gyakran 10 kilométert meghaladó távolságokra (Bengtsson et al. 2014; Kleyheeg et al. 2017b), illetve megfigyelték, hogy a tőkés récék akár megközelítőleg 80 km/h sebességgel is mozoghatnak az elszigetelt vizes élőhelyek között (Urgyán et al. 2023). Vizsgálataink során a legtöbb épségben áthaladó halikra az etetés után egy órával történt, ami megerősíti a korábbi kutatások eredményeit (Lovas-Kiss et al. 2020b), és az előzőeket figyelembe véve azt sejteti, hogy ezeknek a fajoknak a szaporítóképletei akár 70-90 km-es távolságra is eljuthatnak ilyen módon.

Bár a kísérleteinkben a gombás fertőzések nagymértékben veszélyeztették az áthaladó ikrák kelési sikerét, több halfaj élő embriókat tartalmazó ikráinak az átjutása rávilágít arra, hogy a vízimadarak általi endozoochóriának nagy jelentősége lehet a halak számára új élőhelyek elérése és kolonizációja tekintetében.

2.3. A vízimadarak testmorfológiája és más funkcionális tulajdonságok szerepe a növényi és gerinctelen terjedési hálózatokban

2.3.1. Irodalmi áttekintés és célkitűzések

Habár a növényi terjesztőképletek gyümölcssevő és gyűjtögető-raktározó madarak általi terjesztését már elég alaposan tanulmányozták (Gomez et al. 2019; Beckman & Sullivan 2023), azonban a nem gyümölcssevő vektorok, például a vízimadarak szerepe még mindig kevésbé kutatott (Green et al. 2022, 2023). Az európai zárvatermő fajok mindössze 8%-a rendelkezik húsos terméssel (Vargas et al. 2023), a fennmaradó 92% nem gyümölcssevő madarak általi terjesztéséről pedig meglehetősen hiányosak az az ismereteink.

A vízimadarak kiváló terjesztő vektorai a különböző növény- és gerinctelen fajoknak nagy távolságú vándorlásaik, széleskörű elterjedésük és nagy populációik miatt (Green et al. 2023). A vízimadarak trofikus niche-üket, morfológiájukat és egyéb funkcionális jellemzőket tekintve rendkívül változatosak, és így valószínűleg diszperziós vektorként betöltött szerepük is diverz (Li and Clarke 2016; Billerman et al. 2022; Green et al. 2023). Világszerte a vízimadarak több mint 30 családot képviselnek, a vektorként betöltött szerepükkel kapcsolatos vizsgálatok azonban nagyrészt az *Anatidae* családba tartozó fajokra összpontosítottak, amelyekről kimutatták, hogy több mint 500 növényfajt képesek terjeszteni Európában (Green et al. 2016; Almeida et al. 2022). További terepi vizsgálatok bizonyították, hogy más vízimadarak, például sirályok (Martín-Vélez et al. 2022a, 2022b), gémek (Navarro-Ramos et al. 2022), kormoránok (van Leeuwen et al. 2017) és parti madarak (Lovas-Kiss et al. 2019) is fontos terjesztő vektorai lehetnek számtalan növény és gerinctelen fajnak. Fontos megjegyezni továbbá, hogy a vízimadarak által közvetített terjesztéssel kapcsolatos legtöbb tanulmány csak egy, vagy két vektorfajra összpontosított (van Leeuwen et al. 2017; Lovas-Kiss et al. 2019; Lovas-Kiss et al. 2023; Urgyán et al. 2023), illetve egyetlen terjesztési tanulmány sem vette számításba a madarak különböző tulajdonságainak, jellemzőinek széles skáláját. Továbbá a vízimadarak propagulum terjesztési vizsgálatai általában vagy kizárólag a növényi propagulumok, vagy csak a

gerinctelenek terjesztésével foglalkoztak, de nem hasonlították össze a kettőt.

Az utóbbi időben egyre nagyobb érdeklődés mutatkozik a fajok interakcióinak funkcionális következményei iránt (Simmons et al. 2018). A fajok közötti kölcsönhatások döntő szerepet játszanak a populációk és közösségek ökológiai és evolúciós dinamikájában (Roemer et al. 2002; Thompson 2009), de például egy madár testmérete, vagy a táplálkozásának módja is befolyásolhatja a terjesztett propagulumok mennyiségét és minőségét, és végső soron a terjesztés hatékonyságát. A hálózatelemzés hatékony eszköz a természet összetett interakció hálójának feltárására és a közösségek szerkezetének megértésére, mert lehetővé teszi a kialakuló tulajdonságok [beágyazottság (angolul „nestedness”), modularitás (angolul „modularity”)] mérését, valamint az egyes fajok közösségeken belüli funkcionális szerepének megismerését (Heleno et al. 2014).

A közösségökológiai hálózatok esetében a hálózat csúcsait az adott helyen előforduló fajok populációi jelentik, míg az élek egy bizonyos típusú interakciót reprezentálnak. Általánosságban elmondható, hogy a fajok kölcsönhatásainak szerkezete egy ökológiai hálózaton belül tájékoztathat minket a hálózat sokféleségéről, gazdagságáról és robusztusságáról. Egy hálózat modulárisnak tekinthető, ha a hálózaton belül olyan csoportok alakulnak ki, amelyekben belül több a kapcsolat, szorosabb összeköttetés van, mint a hálózat csoporton kívül eső pontjaival (Krause et al. 2003). Ezzel szemben a hálózat beágyazottnak tekinthető, ha a hálózaton belül ugyanaz a generalista faj több különböző specialistával is kapcsolatban áll, a fajpárok között így átfedés tapasztalható a közös generalisták révén. Elméleti tanulmányok alapján a beágyazott szerkezet dinamikai következménye, hogy minimalizálja a fajok közti versenyt, aminek következtében nőhet az együtt élő fajok száma (Bastolla et al. 2009). Emellett a beágyazottabb közösségek ellenállóbbak a random kihalásokkal (Memmott et al. 2004), és az élőhely-vesztéssel (Fortuna & Bascompte 2006) szemben. Ezzel egyidejűleg a moduláris vagy részekre osztott minták is növelhetik a hálózat stabilitását, mivel az egyes hatásokat egyetlen modulon belül tartják, így minimalizálhatják a többi modulra, illetve a teljes hálózatra gyakorolt hatást (Krause et al. 2003; Teng &

McCann 2004). Tehát mind a beágyazottság (Bastolla et al. 2009), mind pedig a modularitás (Teng és McCann 2004) előnyökkel járhat az ökológiai közösségek számára (Fortuna et al. 2010).

Hálózati elemzéseket már számos gyümölcssevőkre fókuszáló tanulmányban alkalmaztak (pl. Godínez-Alvarez et al. 2020; González-Varo et al. 2023), azonban a növény-terjesztési kölcsönhatások gyümölcssevőkön alapuló tanulmányai nem tekinthetők reprezentatívnak a nem gyümölcssevőket magában foglaló hálózatokra, mint pl. vízimadarakra, mert alapvető különbségek vannak közöttük (van Leeuwen et al. 2022; Green et al. 2023). A vízimadarak fontos vektorok növények, valamint gerinctelenek számára is, és a propagulumokat mind endozoochór, mind epizoochór módon terjeszthetik. Fontos különbség továbbá, hogy míg a gyümölcssevők kölcsönhatásait erősen meghatározza a gyümölcserés időpontja, addig a vízimadarak az év valamennyi időszakában terjeszthetik a propagulumokat, természetesen szezonális eltérésekkel (Urgyán et al. 2023; Tóth et al. 2023). A vízimadarak többféle módon - a víz felszínéről történő szűréssel; az üledékekből jóval magérés és az anyanövényről való leválás után, vagy a növény egyéb részeinek (szár, levelek) elfogyasztásával együtt - fogyaszthatják el a terjesztőképleteket. A testméret befolyása is eltérő mind a propagulummérettel, mind a terjesztési távolságokkal való összefüggésben. A nagyobb gyümölcssevők távolabbra szórják a magokat, de a vízimadaraknál ennek ellenkezője is előfordulhat (Viana et al. 2013). A nagyobb gyümölcssevők a nagyobb diasporákat is terjeszthetik, mivel a kiscsőrű madarak nem tudják lenyelni a nagyobb méretű termést, de ilyen összefüggések nem ismertek a vízimadarak vagy más nem gyümölcssevők esetében, amelyek általában kisebb méretű propagulumokat terjesztenek (Chen et al. 2015). További különbség, hogy a vízimadarak jellemzően nyílt (nem erdős) élőhelyeket használnak, és napi mozgásuk során jelentős távolságokat (rendszeresen meghaladják a 10 km-t, vagy akár az 50 km-t is) tudnak megtenni, ami messze meghaladhatja az erdei madarakét (Green et al. 2016; Lovas-Kiss et al. 2023).

Tanulmányunkban növény- és gerinctelen fajok terjedési hálózatát vizsgáltuk a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság működési területén

található vizes élőhelyek vízimadár-közösségeiben, beleértve a közösségen belüli különböző trofikus niche-eket képviselő madárfajok széles skáláját (pl. parti madarak, vízimadarak, gázlómadarak), feltárva a hálózatok szerkezetét, valamint a különböző fajok szerepét. Három fő célunk volt: 1) megvizsgálni a vízimadarak növény- és gerinctelen fajok terjesztési hálózatának szerkezetét (nevezetesen a beágyazottságot és a modularitást), 2) azonosítani azokat a fajokat a terjedési hálózatokban, melyek mind a terjesztő fajok, mind pedig a terjesztett fajok szempontjából kulcsfontosságúak a hálózatok felépítése szempontjából, 3) azonosítani azokat az ökológiai jellemzőket, amelyek meghatározzák a hálózat szerkezetét, és amelyek jellemzik a kulcsvektorokat, illetve a terjesztett fajokat. Korábbi vizsgálatok (Sebastián-González et al. 2020; Silva et al. 2021b) alapján azt jósoltuk, hogy a hálózatoknak egymásba ágyazott mintázatot kell mutatniuk, de modulárisnak is kell lenniük, mivel nagyon különböző fajokat tartalmaznak, eltérő tulajdonságokkal. Feltételeztük, hogy a vízimadarak funkcionális tulajdonságai (pl. testméret, csőrformológia, trofikus niche) és a terjesztett fajok tulajdonságai (pl. propagulum mérete, ökológiai jelzőszámok) nagyban befolyásolják a hálózat szerkezetét. Hipotézisünk szerint a növényevők több növényfajt, a ragadozók pedig több gerinctelen fajt, a nagyobb csőrrel rendelkező madarak pedig a különböző méretű propagulumokkal való kompatibilitásuk miatt több fajt és nagyobb számban terjeszthetnek (Sebastián-González 2017). Korábbi tanulmányok azt találták, hogy a kisebb méretű propagulumokat nagyobb számban terjesztik a vízimadarak endozoochória útján (Martin-Velez et al. 2021; Almeida et al. 2022), és ugyanezt a tendenciát feltételeztük a hálózatunkra vonatkozóan is. A legújabb kutatások (Brochet et al. 2010; Green et al. 2023) alapján azt is megjósoltuk, hogy az endozoochória sokkal fontosabb lesz, mint az epizoochória a terjesztett diasporák számát tekintve (ellentétben a korai irodalommal, beleértve Darwin 1859).

A „lombozat a gyümölcs” hipotézisében kis magvú lágyszárú növények magjainak az endozoochórikus terjesztéshez való evolúciós adaptációjának lehetséges magyarázataként vetődött fel, hogy a szülőnövény vegetatív részei ökológiailag nem csak olyan szervekként működnek, amelyekben

fotoszintézis megy végbe az egyed növekedésének és generatív szaporodásának biztosítása érdekében, hanem attraktánsként funkcionálnak, amely arra ösztönzi a növényevőket, hogy fogyasszák el őket, megnövelve a magfelvételt és a terjesztést (Janzen 1984). Korábbi tanulmányok kimutatták, hogy a specifikus levél terület (SLA) és a levél szárazanyag-tartalom (LDMC) tulajdonságok az emészthetőség jelentős indikátoraként szolgálhatnak (Elger & Willby 2003), Ezzel összefüggésben megvizsgáltuk, hogy a vízi ökoszisztémák esetében is alátámaszthatóak-e a „lombozat a gyümölcs” hipotézisben megfogalmazottak. Ennek érdekében elemeztük, hogy a nagy fajlagos levélterülettel (SLA) és alacsony levélszárazanyag-tartalommal (LDMC) rendelkező fajok több terjesztő vektorral rendelkeznek-e, mivel ezek a tulajdonságok a levél palatabilitásának növekedésével járnak. Mindezek által feltártuk, hogy ezen növénytulajdonságok miképp járulnak hozzá a hálózat felépítéséhez.

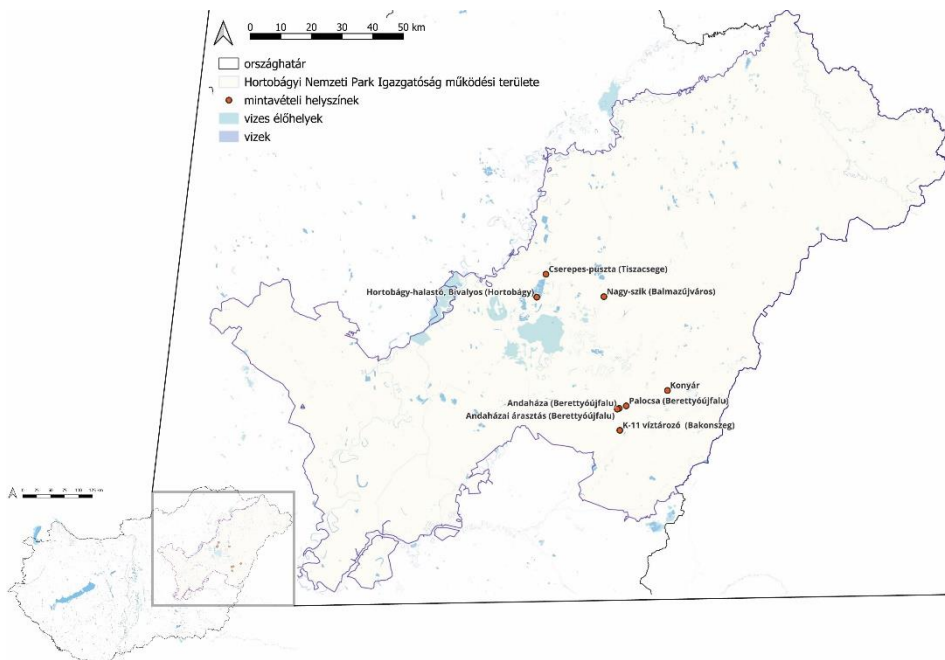
2.3.2. Anyag és módszer

Mintavételi időszak és mintavételi helyszínek

Harmadik esettanulmányunk adatait a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság (HNPI) működési területén, alapvetően két projekt helyszínen gyűjtöttük. Vizsgálatainkat a Balmazújváros közigazgatási határában található Nagy-szik elnevezésű szikes tó területén kezdtük meg, majd vizsgálataink fő helyszínévé a Bihari-síkon található Andaházi vizes élőhelyrekonstrukció mintegy 552 hektáros területe vált. Ez a vizes élőhelykomplexum Földes településtől keletre, a Keleti-főcsatorna mellett helyezkedik el. A terület a Bihar-sík Természetvédelmi Terület 1997-es kihirdetése óta országos védettséget élvez, 2004-től pedig a Bihari különleges madárvédelmi terület (HUHN10003) és a Kaba-földesi gyepék kiemelt természetmegőrzési terület (HUHN20093) része. A Magyar Állam tulajdonában lévő, a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság kezelésében lévő területet az ott legelő bivalyállomány tartja jó állapotban, amelyeknek igen jelentős szerepük van legelésük és taposásuk által a természetvédelmi szempontból kedvező mozaikos élőhelyek kialakításában és fenntartásában. Az alapvetően sekélyvizes élőhelyeket magában foglaló terület igen kiemelkedő a térségben, elsősorban mint védett, fokozottan védett, illetve közösségi jelentőségű fajok - főként madárfajok - élő-,

szaporodó- és táplálkozóhelye.

A fent említett helyszínek mellett a fő projekthelyszínekhez közel eső vizes területekről is gyűjtöttünk be mintákat, így 2020.04.17. és 2021.12.31. között összesen 8 helyszínről kerültek minták begyűjtésre. (9.ábra).



9.ábra – A Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság működési területén található mintavételezési helyek

Módszertan

Mintáinkat 2020. április közepétől kezdtük el gyűjteni két módszer használva. Egyrészt a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület Gyűrűző és Vonuláskutató Szakosztálya által jóváhagyott és engedélyezett, etikus madárbefogó eszközök (madárbefogó háló, varsa, tarlóháló) segítségével fogtuk be a madarakat, elsősorban a tavaszi és az őszi vonulási időszakban. Tekintettel a kutatásunk általános, átfogó jellegére, nem csupán kiválasztott fajokat mintáztunk, hanem valamennyi hazánkban előforduló vízimadár fajcsoportot célcsoportnak tekintettünk.

A befogott madarak ornitológiai gyűrűvel történő jelölését megelőzően kültakarójukat (tollazat, csőr, láb) puha sörtéjű kefe segítségével lefésültük egy papírlap felett, így összegyűjtve az esetlegesen rájuk tapadt epizoochória által terjesztett propagulumokat. Ezt követően az egyedeket

standardan használt alumínium ornitológiai gyűrűvel megjelöltük, illetve a jelölés alatt, vagy azt követően begyűjtöttük az ürüléküket, köpetüket. A befogott madár egyedek esetében biometriai adatok (többek között szárnyhossz, csüd hossz, csőr hossz, csőrmagasság, csőrszélesség) is rögzítésre kerültek.

Emellett az első esettanulmánynál is ismertetett mintagyűjtési gyakorlatot alkalmaztuk, melynél homogén madárcsapatokat kerestünk a mintavételezési helyszíneken és azokat felriasztva gyűjtöttük össze a friss ürülékeket. Ennek a módszernek előnye, hogy több fajtól sikerült több mintát összeszedni, azonban a minták nem köthetőek azonosított egyedhez, illetve epizoochór minta vételezésére nem volt lehetőség.

A begyűjtött epizoochór és endozoochór mintákat minden esetben jól záródó műanyag simítózáras zacskókban tárolva hűtőszekrényben (4°C) tartottuk a feldolgozásig. A feldolgozás szintén az első esettanulmányhoz hasonló módon zajlott, mely előtt minden ürülék- és köpetminta tömegét ebben az esetben is megmértük. A gyűjtött mintákat laboratóriumban külön-külön 100 µm-es szitán csapvizet (tapasztalataink alapján a csapvízben található vegyületek - pl. klór, nem befolyásolják a csírázást, így nem indokolt az ionizált víz alkalmazása) használva áttisztítottuk, majd sztereomikroszkóp alatt kiválogattuk az ép terjesztőképleteket. Az első esettanulmánnyal ellentétben, ebben a vizsgálatunkban a gerinctelenek szaporítóképleteit is kiválogattuk és azonosítottuk. A visszanyert propagulumokat ezt követően lehetőséghez mérten minél pontosabban meghatároztuk morfológiai tulajdonságaik (alak, méret, szín és maghéjmintázat) alapján, mely információkat a rendelkezésre álló szakirodalomból (Bojnanský & Fargašová 2007; Cappers et al. 2012; Wood & Okamura 2005; Gulyás & Forró 1999; Penney & Racek 1968) gyűjtöttünk ki.

Növények, gerinctelenek és madarak funkcionális tulajdonságai

A visszanyert és azonosított növényfajok esetében Baseflor adatbázisból (Julve 1998) kigyűjtöttük a terjesztési szindrómákat, azaz a magmorfológia alapján feltételezett terjesztési mechanizmusokat, és a terméstípusukat. A környezeti élőhelyigények beazonosításához a Magyar Flóra adatbázisból (Horváth et al. 1995) összeírtuk az egyes fajokhoz rendelt Borhidi

ökológiai indikátor értékeit. Ezek az értékek az Ellenberg indikátor értékeket alapul véve lett megalkotva, de igazodnak a magyar flórához. További magyarázatért lásd az F8.táblázatot.

A növények magasságára vonatkozó adatokat PADAPT adatbázisból (Sonkoly et al. 2023) nyertük ki.

Az egyes növényfajok fajlagos levélterületét (SLA) és a levél szárazanyag-tartalmát (LDMC) a LEDA adatbázisból (Kleyer et al. 2008), illetve MCINTOSH-BUDAY és munkatárai (2022) tanulmányából nyertük.

A gerinctelen peték hosszát sztereomikroszkóp alatt mértük, és átlagolt értékeket használtunk.

A madarak esetében a következő tulajdonságokat gyűjtöttük össze az AVONET adatbázisból (Tobias et al. 2022): trofikus niche, csőrhosszúság, csőrhosszúság, csőr szélessége, csömélység, tarsus hossza, madarak súlya (F9.táblázat).

Adatfeldolgozás

A közösségi terjedési interakciókat hálózati megközelítéssel elemeztük. Az adataink alapján rendelkezésünkre álló információkból három különálló hálózatot tudtunk felépíteni: a növényi endozoochória, a növényi epizoochória és a gerinctelen endozoochória (epizoochór mintákban nem találtunk gerinctelen propagulumokat). Először külön adatmátrixokat állítottunk össze, ahol a sorok (i) vízimadár fajokat, az oszlopok (j) pedig növényi- vagy gerinctelen taxonokat tartalmaztak, és a mátrixban minden egyes elem (a_{ij}) az egyes vízimadár fajok által terjesztett növény- vagy gerinctelen faj terjesztőképletének a számát képviselte. A hálózati mérőszámokat két szinten számoltuk ki: hálózat és csomópont (azaz faj). Hálózati szinten négy mérőszámot számoltunk ki: beágyazottság, súlyozott beágyazottság, modularitás és súlyozott modularitás. A beágyazottságot a NODF, míg a súlyozott beágyazottságot WNODF mérőszámmal mértük (Sebastián-González et al. 2020). A terjesztetti közösséget akkor tekintettük beágyazottnak, ha a legkevesebb propagulumot terjesztő vízimadarak terjesztették azokat, amelyeket sok más vízimadár is terjesztett. A közösséget akkor tartottuk súlyozottnak beágyazottnak, ha az abundanciaértékekkel (azaz az egyes fajok propagulumainak számával) való számolás alapján is beágyazottnak bizonyult. A WNODF és a NODF

0 és 100 között van (azaz tökéletesen beágyazottak), köztes értékeket mutató véletlen mátrixokkal.

A modularitást az M metrikával (Newman & Girvan 2004), míg a súlyozott modularitást Q-val (Dormann & Strauß 2014) mértük. Egy terjesztett közösséget akkor tekintünk modulárisnak, ha bizonyos növény vagy gerinctelen fajok propagulumait kizárólag egy vízimadár-fajcsoport terjesztett. M és Q 0-tól (azaz véletlenszerű) 1-ig (azaz erősen moduláris) változik. Végül kiszámítottuk a hálózat kapcsoltságát, ami a megvalósult kölcsönhatások arányán alapul.

Minden hálózati értékre hatással van a fajok közötti interakciók számának különbsége, ezért a NODF, WNODF, M és Q értékeket összehasonlítottuk a nullmodellek alapján szerkesztett mátrixokból kapott értékekkel (1000 iteráció a beágyazottsági metrikákhoz és 100 a modularitáshoz). A NODF nullmodelljében az a_{ij} cellában való jelenlét valószínűsége $\left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R}\right)/2$, ahol P_i a jelenlétek száma az i sorban, P_j a jelenlétek száma a j oszlopban, C az oszlopok száma és R pedig a sorok száma. A WNODF nullmodelljében a fajspecifikus valószínűségek arányosak a faj relatív súlyozottságával.

A modularitás nullmodelljei rögzítik annak a valószínűségét, hogy bármely két faj kölcsönhatásba lép. A fajok száma minden nullmodellben ugyanaz volt. Végül kiszámítottuk a hálózatok egymásba ágyazottságának és modularitásának szignifikanciáját úgy, hogy megfigyeltük, hogy az észlelt értékek kívül esnek-e a randomizált mátrixokból számított 95%-os konfidencia intervallumon.

Ezután a csomópontok (azaz a fajok, angolul „node”) szintjén is kiszámítottunk mérőszámokat, hogy azonosítsuk azokat a fajokat, amelyek fontosabb szerepet játszanak a hálózati struktúra fenntartásában. Az elemzéseket csomóponti szinten csak az endozoochórikus interakciókra végeztük, mivel az epizoochória hálózatban kevés minta és mindössze öt madárfaj volt. Mivel a hálózat szerkezete beágyazott és nem moduláris (lásd az eredményeket), nem számoltunk a fajok hálózati modularitásában betöltött szerepére vonatkozó hálózati mérőszámokat. Ugyanakkor mind a vízimadarak, mind a propagulumok esetében kiszámítottuk: a normalizáltsági fokot, ami az elérhető fajok aránya, amellyel egy faj

kölcsönhatásba lép; a beágyazottsághoz való hozzájárulást; a súlyozott beágyazottsághoz való hozzájárulást, amely a faj súlyozatlan és súlyozott szerepe a közösség beágyazódásában, valamint a specializáció foka (d'), amely megmutatja az egyes fajok nem véletlenszerű partnerekkel való interakcióit. Utóbbi paraméter a normalizáltsági fok súlyozott változatának tekinthető. D' 0-tól (nem specializált) 1-ig (nagyon speciális) terjed.

Az összes hálózati mérőszámot az R 4.1.2-es verziójában (R Core Team 2021) elérhető bipartite csomag (Dormann et al. 2009) segítségével számítottuk ki.

A csomóponti szintű hálózati mérőszámok modellezése

A fontosabb hálózati szerepet betöltő madár-, gerinctelen- és növényfajok tulajdonságainak azonosítása érdekében az öt csomóponti szintű hálózati paramétert (azaz válaszváltozókat) állítottunk szembe a fajok funkcionális jellemzőivel (madaraknál: csőrhossz, -szélesség, ill. -mélység, tarsus hossza, madár tömege, trofikus niche-e; növényeknél: környezeti indikátor értékek, mag hossza és -szélessége, SLA, LDMC, diszperziós szindróma, terméstípus, Raunkier-féle életforma; gerincteleneknél: petehossz) filogenetikailag kontrollált generalizált lineáris modellek (phyloGLM-ek) által az R-ben található phylolm csomag segítségével (Ho & Ane 2014). Mivel a minta mennyisége (azaz az állat- és növényfajok száma) nem volt nagy, egy magyarázó változós modelleket futtattunk, amelyekben egy hálózati paraméter volt a függő változó és a funkcionális tulajdonság a független változó. Ha nem tudtunk az adatokhoz illeszteni semmilyen eloszlást, akkor randomizációs megközelítést alkalmaztunk, azaz véletlenszerűsítettük a válaszváltozó értékeinek sorrendjét, és újra futtattuk a modellt. Ezután kiszámítottuk, hogy a modellünk együtthatója belefér-e a randomizált modellek modellegyüttható értékeinek eloszlásába (F11.táblázat, F12.táblázat). Arra is kíváncsiak voltunk, hogy a madarak testtömege hogyan befolyásolja ezeket az összefüggéseket, mivel a nagyobb fajok nagyobb tömegű ürüléket termelnek naponta, és a mintánkénti propagulumok száma a széklet tömegével nőhet (Lovas-Kiss et al. 2018). Ennek ellenőrzésére a madarak tulajdonságaira vonatkozó modelleket lefuttattuk a testtömeggel, mint kovariánssal és anélkül is.

A modellekhez a madarak filogenetikai adatait a Jetz és munkatárai (2012) által írt mûből gyûjtöttük ki. Letöltöttünk 100 lehetséges filogenetikai fát. A modelleket több filogenetikai fával is lefuttattuk, de mivel az eredmények nem változtak, az egyszerűség kedvéért az elsôként létrehozott fa eredményeit használtuk. A növények filogenetikai fájához a matK szekvenciákat és a gerinctelenekéhez a 28S riboszomális RNS géneket és a *cox1* géneket töltöttük le minden faj esetében a GenBankból. Ha egy gerinctelen szaporítóképletet csak nemzetség szintjén tudtunk azonosítani, akkor egy olyan faj törzsét választottuk ki, amely ugyanabból a nemzetségből származik, még nem szerepelt az adatbázisunkban, és Magyarországon is előfordul. Fajonként, rendelkezésre állástól függően, egy-öt szekvenciát töltöttünk le. A szekvenciákat a Geneious Prime 2022.1.1-be importáltuk, és a MUSCLE algoritmussal, alapértelmezett beállításokkal minden faj esetében külön-külön igazítottuk, majd a szigorú (50%-os) konszenzusos szekvenciát kinyertük minden fajnál. Ezt követően a fajonkénti konszenzus szekvenciákat illesztettük ugyanazzal a módszerrel. A filogenetikai fákat a RaxML v. 8.2.11-es verziójával állítottuk elő, a Geneiousban megvalósított módon, GTR+CAT helyettesítési modell és 1000 bootstrap replikátum felhasználásával.

2.3.3. Eredmények

Vizsgálatainkat 23 vízimadárfaftól gyûjtött 699 endozoochór és 247 epizoochór mintán végeztük el, melyek részben a kutatás során befogott és egyedileg megjelölt 296 egyedtől származnak. Összesen 153 mintában, azaz a minták 16,17%-ában találtunk legalább 1 ép propagulumot. A visszanyert 1504 ép terjesztôképlet közül 735 növényi propagulum (48,87%) volt, melyek 60 fajt és 5 családot képviseltek, valamint 769 gerinctelen pete (51,13%) 8 fajtól, 3 családtól és 2 rendtől. Ezek összesen 107 kapcsolatot hoztak létre a hálózatban.

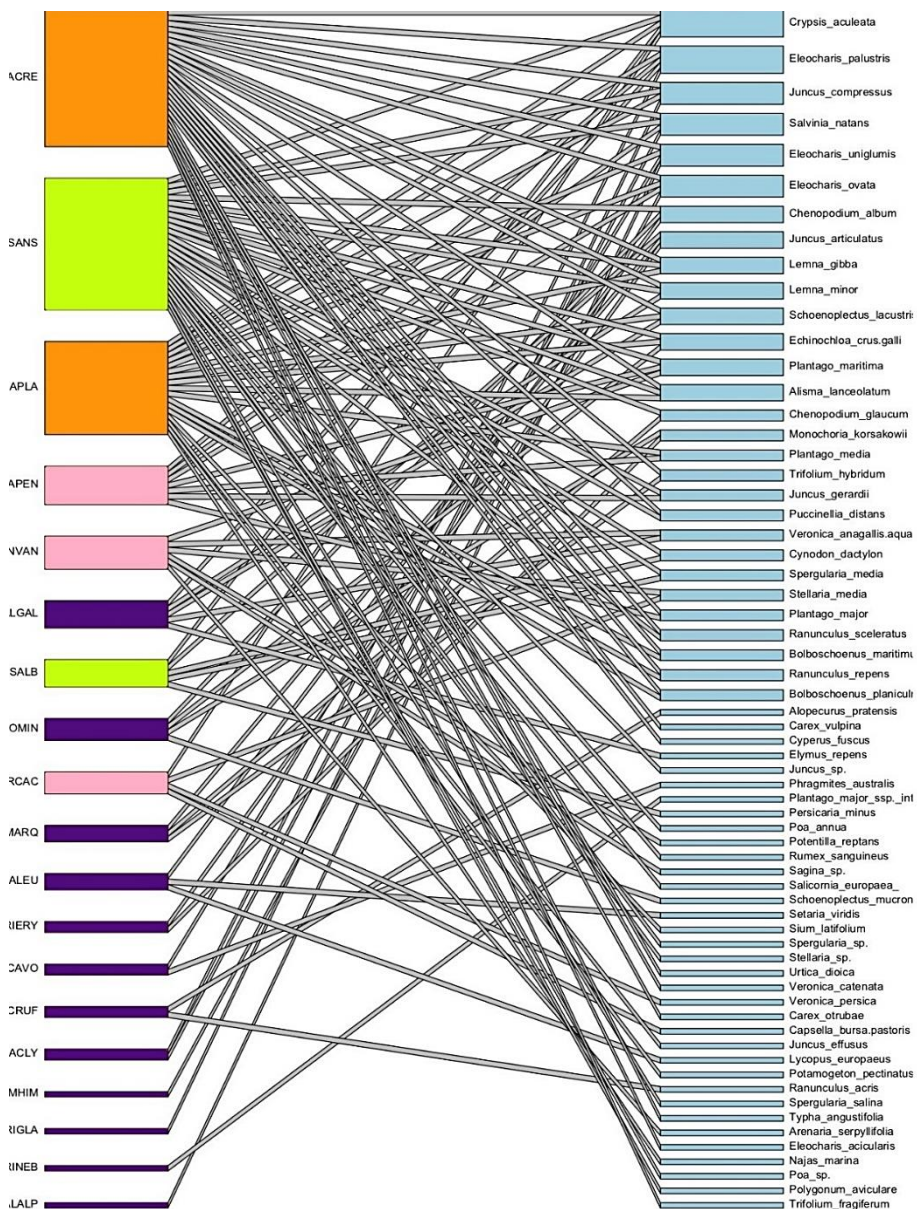
Összességében elmondható, hogy az Anatidae család tagjai (pl. csörgôréce *Anas crecca*, nyári lúd *Anser anser*, stb.) nagyobb számú faj (n=56; 52,34%) terjesztôik voltak mind a gerinctelen, mind a növényhálózatban. A súlyozatlan gerinctelen hálózatok esetében a vízimadarak által legnagyobb mennyiségben terjesztett fajok ágascsapú rákok (Cladocera): *Daphnia pulex* (8 mintában, 12 propagulumban), *Daphnia magna* (13, 33) és

mohaállatok (Bryozoa): *Plumatella casmiana* (3, 4), *Plumatella emarginata* (4, 4), *Plumatella repens* (3, 9). A súlyozatlan növényi terjedési hálózatban pedig az öt leggyakrabban kölcsönhatásba lépő növényfaj a mocsári csetkáká (*Eleocharis palustris*, Cyperaceae; n=203, 13,50%), az egypelyvás csetkáká (*E. uniglumis*, Cyperaceae; n=38, 2,53%), a hegyes bajuszpázsit (*Crypsis aculeata*, Poaceae; n=15, 1,00%), és a vízi rucaöröm (*Salvinia natans*, Salviniaceae; n=23, 1,53%) voltak. A súlyozott gerinctelen hálózatban a három legnagyobb diszperziós kölcsönhatás a nagytojású, faji szinten be nem azonosított Branchiopoda (n=690, 45,88%), a *Daphnia magna* (n=33, 2,19%), valamint a *Daphna pulex* (n=12, 0,80%), míg a súlyozott növényi terjedési hálózatban a három mennyiségben visszanyert propagulum a mocsári csetkáká, a tojásdad csetkáká (*E. ovata*; n=69, 4,59%) és a vajtakkú zsióka (*Bolboschoenus planiculmis*) (n=75, 4,99%) voltak. A növényi epizoochória hálózat csak néhány interakciót tartalmazott (n=15), melyben dominánsan az apró békalencse (*Lemna minor*; n=5) volt jelen.

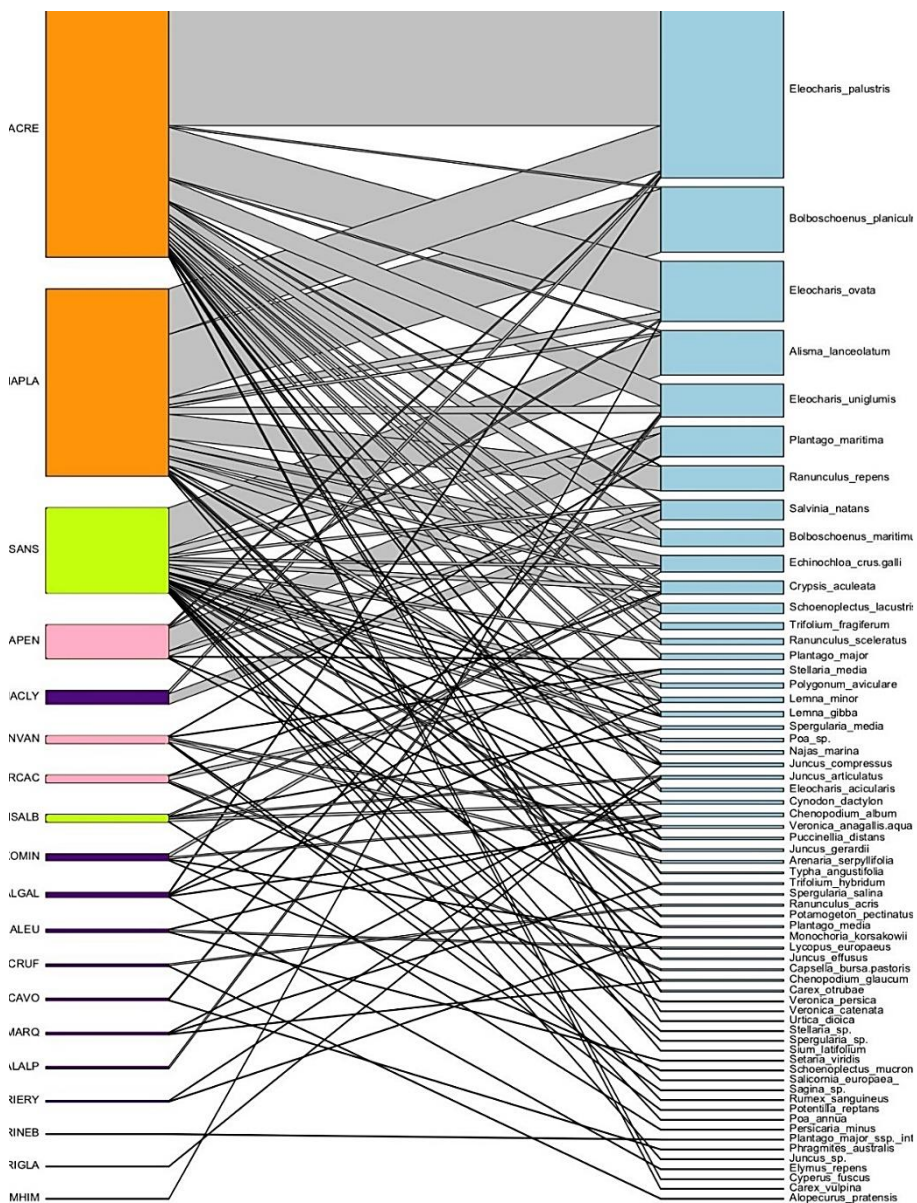
Hálózati elemzések

Növényi endozoochória hálózatunk beágyazott mintázatot mutatott, mind súlyozatlan, mind súlyozott adatok esetén, de nem volt moduláris (F10.táblázat, 10A-B.ábra).

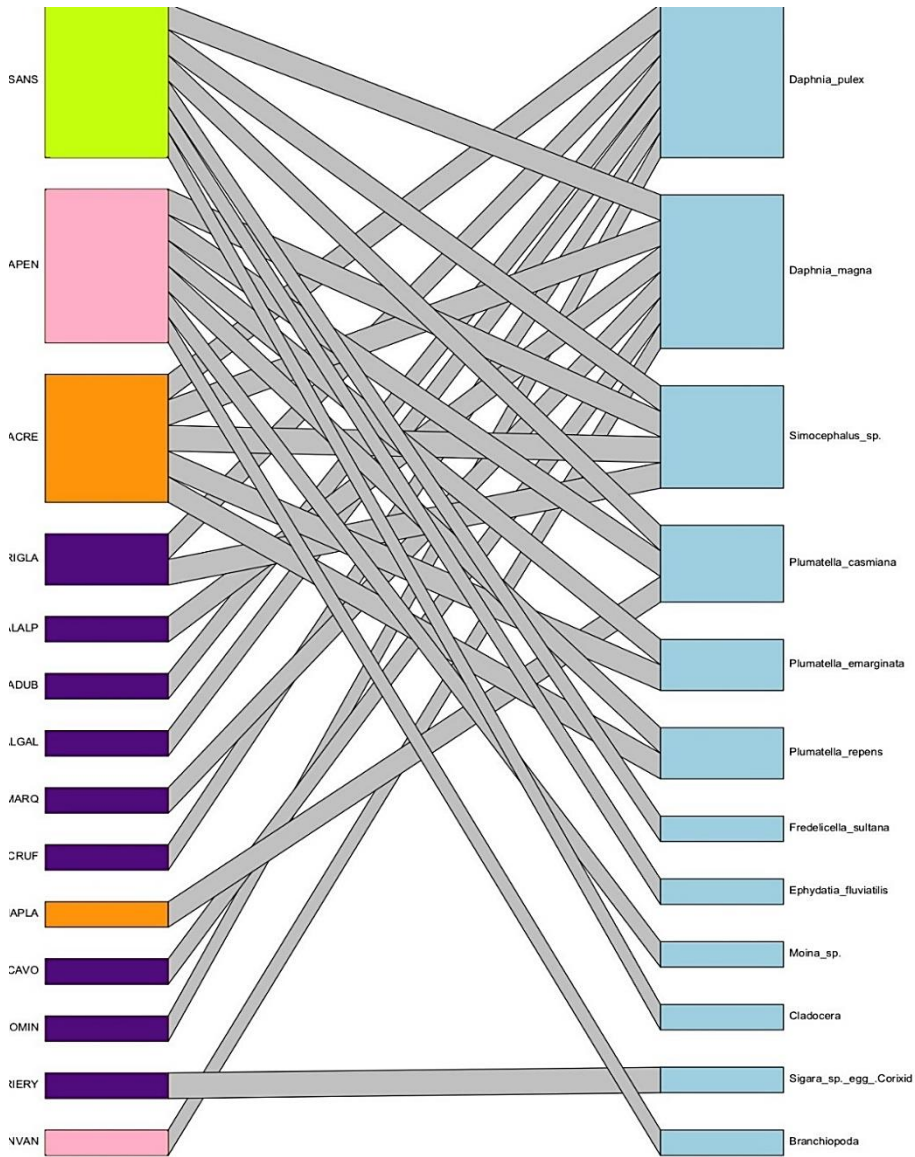
A gerinctelen endozoochória hálózat hasonló mintázatú volt, azzal a különbséggel, hogy csak súlyozatlan állapotban volt beágyazott (F10.táblázat, 11A-B.ábra). Ezzel szemben a növényi epizoochória hálózat nem volt beágyazott, de a súlyozott adatok jelentős modularitást mutattak. A legmagasabb kapcsolat (28,57) a növényi epizoochória hálózatnál, a gerinctelen endozoochória hálózatnál közepes (10,07), míg a legalacsonyabb (7,49) pedig a növényi endozoochória hálózatnál volt megfigyelhető.



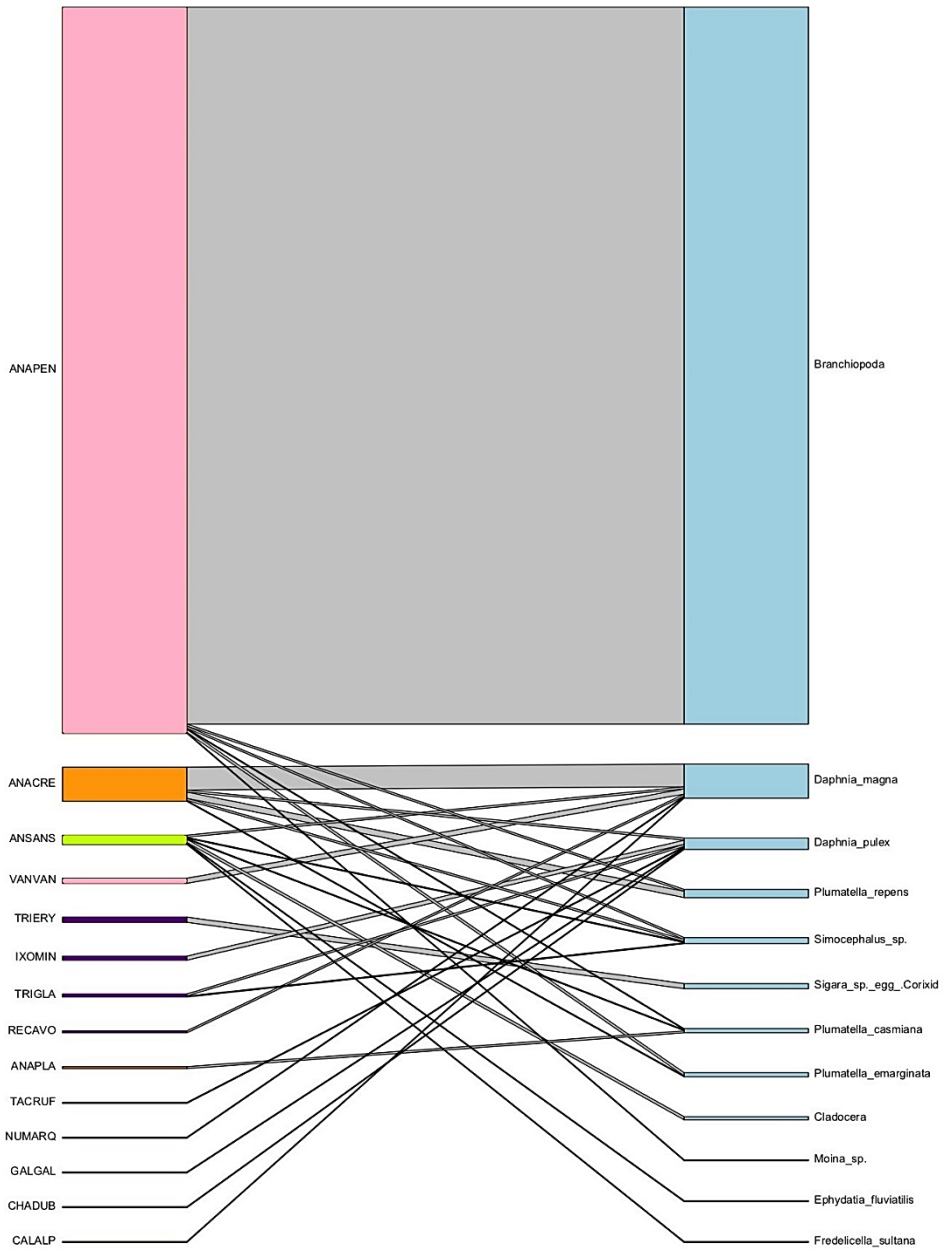
10A.ábra - Súlyozatlan beágyazott növényi hálózat (vízimadarak trofikus niche szerint ábrázolva: narancssárga-vízi növényevő, zöld-szárazföldi növényevő, rózsaszín-mindenevő, lila- vízi ragadozó; kék-terjesztett növényi propagulumok)



10B.ábra - Súlyozott beágyazott növényi hálózat (vizimadarak trofikus niche szerint ábrázolva: narancssárga-vízi növényevő, zöld-szárazföldi növényevő, rózsaszín-mindenevő, lila- vízi ragadozó; kék-terjesztett növényi propagulumok)



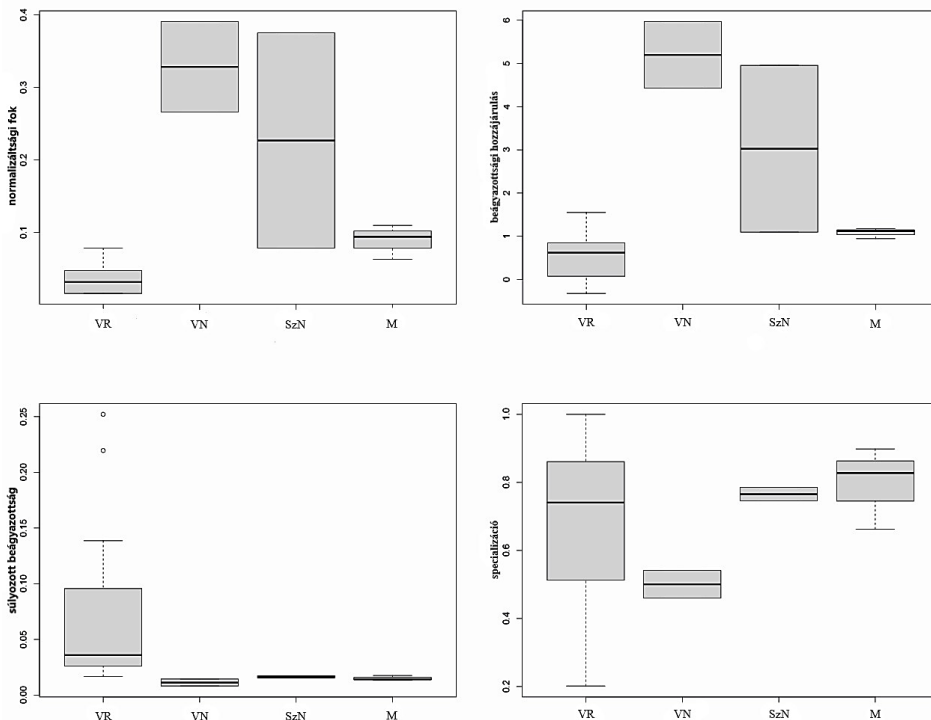
11A.ábra -Súlyozatlan beágyazott gerinctelen hálózat (vízimadarak trofikus niche szerint ábrázolva: narancssárga-vízi növényevő, zöld-szárazföldi növényevő, rózsaszín-mindenevő, lila- vízi ragadozó; kék-terjesztett gerinctelen propagulumok)



11B.ábra - Súlyozott beágyazott gerinctelen hálózat (vízimadarak trofikus niche szerint ábrázolva: narancssárga-vízi növényevő, zöld-szárazföldi növényevő, rózsaszín-mindenevő, lila- vízi ragadozó; kék-terjesztett gerinctelen propagulumok)

Növényfajok hálózatában szerepet játszó tulajdonságok

Amikor a tulajdonságokat egyénileg, a testtömeg kontrollálása nélkül teszteltük a növényi endozoochória hálózatban, a vékony csőrű madarak normalizáltsági foka magasabb volt (F11.táblázat). A trofikus niche mind a normalizáltsági fok (vízi növényevő > mindenevő > vízi ragadozó), mind a beágyazottsági hozzájárulás szempontjából fontos volt (F11.táblázat, 12.ábra).



12.ábra - Néhány hálózati érték boxplot diagramja trofikus niche szerinti felosztással.

VR: vízi ragadozó, VN: vízi növényevő, SzN: szárazföldi növényevő, M: mindenevő

Az alacsonyabb SLA-val rendelkező növényfajok jelentősebben hozzájárultak a beágyazottsághoz és a specializációhoz (d' , F11.táblázat) a súlyozott hálózatban. A magas LDMC-vel rendelkező taxonok nagyobb mértékben járultak hozzá a beágyazottsághoz mind a súlyozott, mind a súlyozatlan beágyazottság esetében (F11.táblázat). A növény magassága negatívan viszonyult a normalizáltsági fokhoz. A nagyobb fényigényű növények pedig nagyobb mértékben járultak hozzá a súlyozott beágyazottsághoz.

A trofikus niche-hatások kivételével ezek az összefüggések mind eltűntek, amikor a vízimadarak testtömegét kovariánsként vettük be a modellekbe (F11.táblázat, 12.ábra). Ezzel szemben a viszonylag széles csőrű madarak magasabb normalizáltsági fokú és alacsonyabb beágyazottsági hozzájárulást mutattak, a viszonylag hosszú tarsus-ú madarak pedig nagyobb mértékben működtek közre a súlyozott hálózat beágyazottságában. A trofikus niche fontos maradt a normalizáltsági fok és a beágyazottsági hozzájárulás szempontjából, és fontossá vált a specializációs fok (d') szempontjából: a szárazföldi növényevők specializálódottabbak voltak, mint a vízi növényevők.

A gerinctelen fajok hálózati szerepét meghatározó tulajdonságok

Amikor a tulajdonságokat külön-külön, a testtömeggel való kontrollálás nélkül teszteltük, a vízimadarak csőrének mélysége és szélessége egyaránt pozitív összefüggést mutatott a gerinctelen endozoochór hálózatban a specializációs fokkal (d' ; F12.táblázat). Ezen túlmenően azt találtuk, hogy a kisebb gerinctelen peték normalizáltsági foka magasabb volt (F12.táblázat).

Ezek az összefüggések mind eltűntek, amikor a vízimadarak testtömegét kovariánsként beépítettük a modellekbe (F12.táblázat). Ezzel szemben a tarsus hossza negatív összefüggést mutatott a specializációs fokkal, és ebben az esetben a vízimadarak trofikus niche-i jelentőssé váltak. A vízi ragadozókhöz (számos madárfaj hét családból, F9.táblázat) képest, mind a vízi növényevők (két récefaj), mind a szárazföldi növényevők (két lúdfaj) magasabb volt a normalizáltsági fokuk, alacsonyabb a beágyazottságuk a súlyozatlan hálózatban, és magasabb beágyazottsággal járultak hozzá a súlyozott hálózathoz.

2.3.4. Diszkusszió

Az esettanulmány jelentős mintavételi erőfeszítésen alapul (946 minta), és a vízimadarak által közvetített terjesztési hálózatok egyedülálló, átfogó vizsgálatát mutatja be, amely a vízimadárfajok egész közösségét, mind a növények, mind a gerinctelenek terjesztésében betöltött szerepét, valamint a külső (epi-) és belső (endo-) mechanizmusok összehasonlítását is lefedi. Nem véletlenszerű interakciós mintázatokat találtunk mind a növények,

mind a gerinctelen endozoochór hálózatok esetében, és azonosítottuk a kulcsfontosságú hálózati szerepet játszó fajokhoz kapcsolódó különböző vízimadár, növény és gerinctelen tulajdonságokat, nevezetesen a vízimadarak csőr- és lábmorfológiáját, valamint trofikus niche-eit.

Kizárólag a növényi epizoochór hálózatunk bizonyult modulárisnak, azonban ez csupán 15 propagulumon alapult. Az endozoochóriával terjesztett 1489 terjesztőképlettel fennálló éles kontraszt megerősíti, hogy a vízimadarak esetében az endozoochória aránya messze meghaladja az epizoochória mértékét (Green et al. 2023). A húsos gyümölcsű terméssel rendelkező növények alacsony száma a hálózatainkban pedig rávilágít a nem klasszikus endozoochória (azaz a húsos termés nélküli növények) fontosságára, annak ellenére, hogy kevesebb figyelmet kapnak.

Nem véletlenszerű terjedési mintázatok

A súlyozatlan és súlyozott növény-endozoochória hálózatok esetében beágyazottságot találtunk (F10.táblázat, 10.ábra). A vízimadár-gerinctelen fajok terjedési hálózatát vizsgálva szintén beágyazott mintázat mutatkozott (11.ábra), azaz a speciális fajok kölcsönhatásba léptek azon fajok egy részével, amelyek kölcsönhatásba léptek a generalistákkal. Ezek az eredmények megegyeznek beágyazott mintázatok általános túlsúlyával jellemezhető, más kölcsönös hálózatoknál találtakal, mint például a frugivória (Donatti et al. 2011; Guimaraes et al. 2007), a beporzás (Olsen et al. 2007), vagy a hangya-növény hálózatok (Fonseca & Ganade 1996), illetve más, nem kölcsönös interakciók esetében (Cantor et al. 2017). A beágyazottság stabilitást és ellenállást adhat a kölcsönös interakciós hálózatoknak (Rohr et al. 2014; Thébault & Fontaine 2010).

Korábban Sebastián-González és munkatársai (2020) korlátozott számú európai vízimadárfaj (maximum 9, két családból) felső béltraktus tartalmára vonatkozó adatokat használtak fel, hogy hálózati elemzéseket végezzenek a növények endozoochória általi terjesztésére vonatkozóan. Vizsgálataikban a hálózatban beágyazottságot találtak, de modularitást nem. Azt is megállapították, hogy a vízimadarak alacsonyabb modularitást mutattak (azaz kevesebb félig független csoportot alkottak erősen interakcióba lépő fajokból), mint a frugivór terjesztési hálózatok (Sebastián-González et al. 2020). A mi vízimadár közösségen alapuló eredményeink is megerősítik ezeket a korábbi megállapításokat. Érdekes

módon növényi epizoochória hálózatunk moduláris volt, ami arra utal, hogy bizonyos kölcsönhatások nagyobb valószínűséggel fordulnak elő bizonyos fajcsoportok között. Tekintettel azonban az észlelt epizoochór kölcsönhatások kis számára, ezek az eredmények előzetesnek tekinthetők. Vannak bizonyítékok az endozoochória modularitásáról is az újvilági trópusi (neotróp) vízimadarak körében (Silva et al. 2023).

A propagulum terjedési hálózatot befolyásoló növényi- és gerinctelen tulajdonságok

Egyes mag- és vektorjellemzők, mint például a mag vagy a terjesztő mérete, fontos előrejelzői a frugivór hálózatokban betöltött szerepüknek (Donatti et al. 2011; Sebastián-González 2017). Ezt alapul véve, több korábbi tanulmány is azt feltételezte, hogy a vízimadarak tulajdonságai (pl. bélmorfológia) vagy a terjesztett szervezetek jellemző paraméterei (pl. propagulum mérete, keménysége vagy kiszáradási ellenállása) szintén befolyásolhatják az endo-, illetve epizoochória valószínűségét (Green et al. 2023; Lovas-Kiss et al. 2023). Ennek ellenére az egyetlen korábbi vizsgálat, amely a fajtulajdonságokat összekapcsolta a vízimadarak endozoochór hálózataival, nem talált szignifikáns összefüggést (Sebastián-González et al. 2020). A saját eredményeinkkel szembeni ellentét összefügghet a korábbi vizsgálatban szereplő madár egyedek és fajok korlátozott számával (csak récék és guvatfélék (Rallidae)), a korlátozottabb rendelkezésre álló tulajdonság adatokkal, valamint a propagulum emésztés során való túlélését meghatározó tulajdonságokkal (pl. propagulum mérete, Green et al. 2023; Lovas-Kiss et al. 2023) nem számoló felső bélrendszeri adatokra történő összpontosítással.

A növényi terjesztési hálózatban azt találtuk, hogy az alacsony SLA-val és magas LDMC-vel rendelkező fajok nagyobb mértékben járultak hozzá a hálózati struktúrához. A patás növényevők terjesztésével kapcsolatos egyik fő vita tárgya a „lombozat a gyümölcs” hipotézise („foliage is the fruit”, Janzen 1984, Jaroszewicz et al. 2023), amely szerint a növények vegetatív része csaliként tekinthető a terjesztők számára. Korábbi tanulmányok megállapították, hogy az SLA és LDMC tulajdonságok az emészthetőség jelentős indikátoraként szolgálhatnak (Elger & Willby 2003), sőt, az alacsonyabb SLA és magasabb LDMC növények nagyobb magtömeggel

rendelkeznek (Westoby et al. 1996; Díaz et al. 2016; Golodets et al. 2009). És bár a magméretnek nem találtunk jelentős hatását a hálózatunkban, lehetséges, hogy az SLA és az LDMC ezen hatásai néhány olyan magtulajdonságot tükröznek, amelyekről nem rendelkezünk adatokkal (pl. a mag emészthetősége). Kimutatták korábban, hogy az alacsony SLA-val és magas LDMC-vel rendelkező fajok toleránsabbak és jobban alkalmazkodnak a zavart, kies élőhelyekhez (Polley et al. 2013). Eredményeink alátámasztják, hogy az alacsony SLA-val és magas LDMC-vel rendelkező növényeknek fontosabb szerepük volt a hálózatban, ami azt sugallja, hogy a „lombozat a gyümölcs” hipotézis nem releváns ebben a rendszerben, és azoknál a növényeknél, amelyek jobban alkalmazkodnak ehhez a zord környezethez, fontosabbak, mint azok, amelyek nem tudnak alkalmazkodni.

Megállapítottuk továbbá, hogy fontos a növény magassága, hiszen az alacsonyabb növényeket gyakrabban és több vízimadár faj terjesztette. Mivel a vízimadarak kiváló vektorok a nagy távolságra történő terjesztéshez (Viana et al. 2016; Green et al. 2023), ez ellentmond azoknak a korábbi felvetéseknek, amelyek szerint a magasabb növények magjai nagyobb távolságra terjedhetnek, főként azért, mert nagyobb magasságban bocsátják ki magjaikat (Thompson et al. 2011; Chen et al. 2020). Ez az ellentmondás alapvetően azért lehet, mert a korábbi tanulmányok nagymértékben támaszkodnak a klasszikus diszperziós szindrómákra, teljesen figyelmen kívül hagyva a hálózatunkban dokumentált vízimadarak általi növények endozoochóriáját (tekintve, hogy csak a húsos gyümölcsű növényekhez rendeltek „endozoochór szindrómát”, Green et al. 2022).

Vizsgálataink alapján kimutattuk, hogy a kisebb petékkal rendelkező gerincteleneket több madárfaj terjeszti. Ez összhangban van azokkal a kísérletekkel, amelyek azt mutatják, hogy a kisebb gerinctelen peték nagyobb mértékben képesek túlélni a bélrendszeren való áthaladást (Santamaría et al. 2023), de nem zárhatjuk ki annak lehetőségét sem, hogy a természetben előforduló kisebb szaporítóképletek nagyobb mennyisége járult hozzá ehhez az eredményünkhöz. A nagyobb peték nagyobb valószínűséggel lettek beágyazottak, azaz ugyan kevesebb madárfaj terjesztette őket, viszont azok nagy mennyiségben. Egy adott madárfaj

általi terjesztés valószínűsége pedig nő a fajok hálózaton belüli interakcióinak számával.

A propagulum terjedési hálózatot befolyásoló madártulajdonságok

Tanulmányunkban a két legfontosabb madártulajdonság, amely a fajok szerepét vezérelte a hálózati struktúrában, a csőrhez, illetve a lábhoz kapcsolódott.

A vízimadaraknál a csőr morfológiája rendkívül fontos tulajdonság, hiszen meghatározza az étrendet és a táplálkozási technikákat (Angarita-Báez & Carlos 2023; Guillemain et al. 2008), így a trofikus niche besorolást. A vízimadarak súlyával kontrollálva az elemzéseket, azt találtuk, hogy a testtömegtől várnál nagyobb csőrű fajok több növényfajt terjesztettek a növényhálózatban. A nagyobb testméret lehetővé teszi, hogy a madarak különböző mélységben táplálkozhassanak, aminek köszönhetően különböző propagulumokhoz férhetnek hozzá (Green 1998; Ntiamoa-Baidu et al. 1998; Pöysä 1983), és így az egy faj számára elérhető propagulum-kínálatból a viszonylag szélesebb csőrűek több propagulumot fogyaszthatnak el, illetve terjeszthetnek. A kis csőr korlátozhatja az elfogyasztható, lenyelhető magok méretét, amint azt a gyümölcssevő fajoknál leírták (pl. Galetti et al. 2013; Sebastián-González 2017). Hasonlóan a partimadarak esetében is a nagyobb csőrrel rendelkező fajok is nagyobb zsákmányt fogyaszthatnak (Angarita-Báez & Carlos 2023).

Gerinctelenek esetében a szélesebb és mélyebb csőrű madarak (pl. füttyülő réce *Anas penelope*) speciálizáltabbak voltak a kölcsönhatásukban, azaz csak néhány faj petéjét terjesztettek nagyobb számban. Ez azt mutathatja, hogy előnyben részesíthetik a nagyobb méretű propagulumokat, amelyek jövedelmezőbbek, mint a kisebbek. Továbbá ez annak is köszönhető, hogy a nagyobb méretű szaporítóképlettel rendelkező fajok petéi könnyebben észlelhetőek és így szándékosan fogyaszthatók, míg a kisebbek fogyasztása opportunistább.

Ezen túlmenően, a legtöbb általunk vizsgált szélesebb csőrű fajok (pl. récék, ludak) csőrében úgynevezett lamellák találhatóak, amelyek a tápláléknak (pl. magok, peték) a nem kívánt elemektől, például a törmeléktől vagy a talajtól való elválasztására alkalmasak (Gurd 2008). Ezt figyelembe véve várható volt, hogy az Anatidae fajok jók a propagulumok kiválogatásában és elfogyasztásában (Green & Figuerola 2005).

Másik fontos madártulajdonság, amely mindkét hálózatban befolyásolta a faj szerepét, a tarsus hossza volt. Ez a tulajdonság befolyásolja, hogy az adott faj mekkora vízmélységben képes beszerezni a táplálékát (Ntiamoa-Baidu et al. 1998). Ez nagy jelentőséggel bír, mivel a különböző mikroélőhelyek eltérő propagulumkészlettel bírnak. Általában a hosszabb tarsushosszú fajok képesek hozzáférni a különböző mikroélőhelyeken előforduló propagulumok szélesebb skálájához. Eredményeink összhangban vannak ezzel, mivel a hosszabb tarsushosszú vízimadarak egy adott testtömeg mellett nagyobb fajszámú magterjesztést mutattak nagyobb mennyiségben, és csökkent specializációt mutattak bizonyos gerinctelenek esetében.

A különböző trofikus niche-ből származó fajokat egyedi tulajdonságkombinációk jellemzik, amelyek eltérő élőhelypreferenciákat és táplálkozási technikákat eredményeznek (Pigot et al. 2020). DONATTI és munkatársai (2011) kimutatták például, hogy egy braziliai magterjesztő hálózat moduláris szerkezete összefügg a felépítő fajok különböző trofikus niche-einek jelenlétével. A mi vizsgálatunkban egyik endozochór diszperziós hálózat sem volt moduláris, ugyanakkor mi is találtunk összefüggést a vízimadarak trofikus niche-ei és a hálózati értékek között mind a növényi, mind a gerinctelen diszperziós hálózatokban. Eredményeink alapján utóbbi hálózatban a hasonló súlyú vízi és szárazföldi növényevőknek nagyobb szerepük volt a hálózat felépítésében és a propagulumok terjesztésében a vízi ragadozókhöz képest. Általánosságban elmondható, hogy a növényevők több gerinctelen fajt terjesztettek, de nem feltétlenül nagy számban. Ez meglepő a szárazföldi növényevők (nyári lúd (*Anser anser*) és nagy lilik (*Anser albifrons*)) esetében, és arra utal, hogy a ludak gyakran nyelnek be vízi gerinctelen szaporítóképleteket, miközben vizes élőhelyeken táplálkoznak, isznak vagy tollászkodnak.

Összességében a vízi ragadozó fajok (pl.: parti madarak többsége, F9.táblázat) kevésbé voltak relevánsak a hálózatszerkezet szempontjából mindkét az endozochór hálózatban, míg a mindenevők (pl.: búbos) és a vízi növényevők (pl.: tőkés réce, csörgőréce) több fajt és nagyobb számban terjesztettek, különösen, ha figyelembe vesszük a fajok súlyát is. Valószínűsíthetően részben ez indokolja, hogy a korábbi terepvizsgálatok

nagy részét is erre a két récefajra összpontosítsák, mint különösen jó terjesztő vektorokra (Brochet et al. 2012, Almeida et al. 2022, Urgyán et al. 2023). A vízi növényevők (pl. récék) nagyon összetett táplálékszerzési technikákkal rendelkeznek (pl. búvárkodás, alábukás, merítés, szűrés, legelés stb., Green 1998), ellentétben a vízi ragadozókkal és mindenevőkkel, amelyek általában csak néhány táplálkozási módot alkalmaznak, mint pl. vizuális csípés vagy tapintó próba (Angarita-Báez & Carlos 2023). Ez lehetővé teszi a vízi növényevők számára a több fajjal való interakciót és terjesztést, míg a ragadozók és mindenevők csak a növényevők által terjesztett fajok egy részét képesek terjeszteni, ennél fogva fennmarad a beágyazott szerkezet.

Eredményeink alapján arra lehet következtetni, hogy a trofikus niche-eknek és a kapcsolódó tulajdonságok közvetlen hatást gyakorolnak a vízimadarak szerepére a növényi és a gerinctelen diszperziós hálózatokban. Amint azt korábban a frugivórok/gyümölcssevők esetében javasolták (Sebastián-González 2017), a diszpergálók és a terjesztett szervezetek funkcionális tulajdonságai létfontosságúak a vízimadarak által közvetített hálózatokban a fajok interakcióinak és közösségek összetételének feltárásához. Szinte valamennyi általunk vizsgált madárfaj terjesztett legalább egy propagulumot, azonban egyértelműen a vízi növényevők alkották a legfontosabb madárcsoportot a növényi diszperziós hálózatban. Vizsgálatunk során egy nagyon változatos adatkészletet gyűjtöttünk össze, amely lehetővé teszi az interakcióik szerkezetének feltárását az endozoochór hálózatokban. Eredményeink rávilágítanak arra, hogy a jövőbeni vizsgálatoknak a madarak esetében is figyelembe kell venniük a különböző tulajdonságok egyedi, fajokon belüli variációját, ami nagy hatással lehet a táplálkozásra, és így a diszperziós hálózatokra (Zwolak 2018).

3. Összefoglaló

A vizes élőhelyek hazánkban és az egész világon védelmet igényelnek, hiszen a legsérülékenyebb ökoszisztémák közé tartoznak. Unikális jelleggel, rendkívüli fajgazdagsággal rendelkeznek, jelentőségük pedig az emberek számára nyújtott ökoszisztéma-szolgáltatások révén is kiemelkedő. Az édesvízi ökoszisztémák megóvása tehát fontos mind a természeti értékek megőrzése szempontjából, mind a társadalom számára, melyhez elengedhetetlen működésének feltérképezése és megértése.

Doktori értekezésem új ismeretekkel kíván hozzájárulni a vizes élőhelyek diverzitásának fenntartásában jelentős szerepet játszó vízimadarak általi propagulumterjesztés témájához. Az értekezésem alapjául szolgáló vizsgálatok során terepi minták feldolgozásával igyekeztünk feltárni a különböző vízimadár fajok által terjesztett propagulumközösségek közötti különbségeket, illetve a terjesztett közösségekben tapasztalható eltéréseket meghatározó tulajdonságokat, továbbá laboratóriumi kísérlet által törekedtünk kiterjeszteni ismereteinket a vízimadarak által potenciálisan terjeszthető halfajokra vonatkozóan.

I. esettanulmányunkban feltártuk az Angliában őshonos tőkés réce és a betelepített kanadai lúd által terjesztett propagulumközösségek közötti különbségeket, valamint rávilágítottunk a terjesztő és terjesztett fajok tulajdonságai, illetve az eltérő élőhelyen történő táplálékszerzés milyen hatással van a terjesztett terjesztőképletek összetételére. A vizsgálat során azonosított terjesztett növényfajok propagulumainak többségéről korábban azt feltételezték, hogy hiányoznak a nagy távolságra, vagy az elszigetelt élőhelyfoltok közötti terjesztési mechanizmusai.

Esettanulmányunkban kimutattuk, hogy a tőkés réce több növényfajt terjesztett természetes élőhelyeken, mint a kanadai lúd, illetve a terjesztett növényi közösségek és tulajdonságok eltérőek voltak a városi (pl. több kaszat terméstípus) és a természetes (pl. több tok terméstípus) élőhelyek között. Figyelembe véve, hogy az északi félteke mérsékelt égövi vidékein a tőkés récék rendszerint valamilyen lúdfajjal (pl. kanadai lúd, nyári lúd, nagy lilik) fordul elő, vizsgálataink eredményei alapján ezeken az élőhelyeken egy változatosabb közösség terjedését teszi mindez lehetővé. Kutatásunk bizonyítékot szolgáltatott továbbá arra, hogy a vízimadarak

könnyen terjeszthetnek idegenhonos fajokat a városokból a természetes környezetbe, ugyanakkor alátámasztotta azt is, hogy lehetővé teszik az őshonos szárazföldi és vízi növények terjedését az éghajlat melegedésére, vagy más globális változásokra válaszul.

II. esettanulmányunk során rávilágítottunk arra, hogy a vízimadarak fontos szereppel bírhatnak a gerinces halfajok terjedésében. A vízi ökoszisztémák, élőhelyi- és közösségi struktúrák kialakításában nem csupán az alacsonyabb rendű szervezeteknek, hanem például a halaknak is jelentős szerepe van. Terjedésük, különösen az elszigetelt vízhálózatok közötti mozgásuk megismerése pedig elengedhetetlen a vízi ökoszisztéma dinamikájának megértéséhez, valamint a hatékony megőrzési és helyreállítási erőfeszítések irányításához.

Bár már korábbi a vizsgálatok is rámutattak a halak endozoochória általi terjesztésének lehetőségére, azonban kizárólag pontyfélékre (Cyprinidae) korlátozódtak. A kilenc taxonómiai családból származó édesvízi halfajra kiterjesztett etetéses vizsgálataink eredményei alapján a vízimadarak általi endozoochór terjesztés jelentős és valószínűleg széles körben elterjedt mechanizmus a csontos halak tekintetében. A kutatásunkban ugyanakkor az emésztőrendszeren épségben átjutó ikrák száma alacsony volt, ami azt sejteti, hogy az életképes halembriók endozoochória útján történő terjesztése mégiscsak ritka lehet. Azonban figyelembe véve a halikrák mennyiségét az ívási események során, valamint a vízimadarak sűrűségét és sokféleségét, az életképes halembriók viszonylag ritka sikeres terjesztése is jelentősen hozzájárulhat a génáramláshoz, különösen akkor, ha az elszigetelt vízhálózatok között történik.

III. esettanulmányunkban egy adott régió vizes élőhelyeinek hálózatelemzéses vizsgálatával rámutatunk, hogy a fajok közötti kölcsönhatások és a propagulumok terjesztését befolyásoló funkcionális tulajdonságok feltérképezése rendkívül fontos a populációk és közösségek ökológiai és evolúciós dinamikájának megértéséhez. Így például a vízimadarak is nagyon fontos szerepet játszanak a vízi ökoszisztémákban, mivel a propagulumok terjesztése révén összekapcsolják a növényi és a gerinctelen metaközösségeket.

Kutatásunk során egy nagyon változatos adatkészletet gyűjtöttünk össze, amely által lehetőségünk nyílt különböző csoportokhoz (trofikus niche-ekhez) tartozó vízimadár-fajok diszperziós hálózatait vizsgáltára. Kutatásunkban elsőként tárjuk fel gerinctelenek és növények epizoochór és endozoochór diszperziós hálózatait, mutattuk be az egyes vízimadár fajok trofikus niche-einek jelentőségét a propagulum-terjesztési hálózaton belül, valamint vizsgáltuk meg a terjesztők és a terjesztett propagulumok egyéb tulajdonságait, amelyek maximalizálják a fajok szerepét a hálózatban. Nem véletlenszerű interakciós mintákat találtunk mind a gerinctelen, mind a növényi hálózatban, és azonosítani tudtuk a kulcsfontosságú hálózati fajokhoz kapcsolódó különböző vízimadár-, növény- és gerinctelen tulajdonságokat, különösen a vízimadarak esetében a csőr morfológiájának és trofikus niche-nek a jelentőségét.

Eredményeink hangsúlyozzák, hogy a vízimadarak fontos vektorai a különféle növény- és gerinctelen fajoknak, valamint rávilágítanak, hogy a terjesztési mechanizmusok, diszperziós folyamatok pontos megértése nem lehetséges egy-egy kiragadott részlet által, mivel a diszperziós hálózatra számos paraméter (pl. morfológiai és funkcionális tulajdonságok) hatással van. A terjesztési hálózat működésének feltérképezése és megismerése tehát csak komplex, számos tényezőt figyelembe vevő vizsgálatok révén lehetségesek.

Az édesvízi vizes élőhelyek tehát rendkívül diverz - növényi és állati filogenetikai diverzitásuk sokkal nagyobb, mint a szárazföldi élőhelyeké (Román-Palacios et al. 2022) -, ugyanakkor mérhetetlenül sérülékeny ökológiai rendszerek. Tekintettel ugyanakkor arra, hogy a rájuk vonatkozó tudásunk meglehetősen hiányos, a jövőbeni megőrzésük, esetleges helyreállításuk szempontjából elengedhetetlen a fennmaradásukat elősegítő folyamatok feltérképezése és megértése.

További vizsgálatok szükségesek kiterjesztve a terjesztést végző, illetve a terjesztett fajok körét, figyelembe véve a diszperziós hálózatot esetlegesen befolyásoló valamennyi tulajdonságot, valamint a különféle fajok propagulumainak túlélési arányát meghatározó tényezőket.

Ezen túlmenően sok vízimadár faj ivarbeli különbségekkel is rendelkezik, eltérések figyelhetők meg a csőr morfológiájában, testtömegben és egyéb

tulajdonságokban (Zwolak 2018), ami megváltoztathatja a táplálkozási preferenciákat, ezáltal pedig a terjesztett szervezetek körét. Erre való tekintettel a jövőbeni kutatásoknak ki kell terjednie a nemi különbségek fajok terjesztésében játszott szerepének a megértésére is.

Summary

Wetlands in our country and throughout the world require protection, as they are among the most vulnerable ecosystems. They have a unique character, an extraordinary richness of species, and their importance is also outstanding through the ecosystem services they provide to people. The protection of freshwater ecosystems is therefore important both for the preservation of natural values and for society, for which mapping and understanding its functioning is essential.

My doctoral thesis aims to contribute new knowledge to the topic of propagule dispersal by waterbirds, which play a significant role in maintaining the diversity of wetlands. During the investigations on which it is based, we tried to reveal the differences between the dispersed communities by different waterbird species, as well as the traits that determine the differences in the dispersed communities, by processing field samples. And we also aimed to expand our knowledge about the fish species that can potentially be dispersed by waterbirds through a laboratory experiment.

In study I, we explored the differences between the dispersed propagule communities by the mallard native to England and the introduced Canada goose, and highlighted the traits of the disperser and dispersed species, as well as the effect of foraging in different habitats on the dispersed propagule communities. Most of the propagules of the dispersed plant species identified during the study were previously assumed to lack the dispersal mechanism to long-distance or between isolated habitat patches. In our study, we showed that mallards dispersed more plant species in natural habitats than Canada geese. And the plant communities and traits were different between urban (e.g. more achenes crop types) and natural (e.g. more capsules crop types) habitats. Taking into account that in the temperate regions of the Northern Hemisphere, mallards are usually found

with some species of goose (e.g. Canada goose, summer goose, mallard), based on the results of our investigations, all this enables dispersal of a more diverse community in these habitats.

Our research also provided evidence that waterbirds can easily disperse alien species from urban into natural environment, while also supporting that they enable the spread of native terrestrial and aquatic plants in response to climate warming or other global changes.

Study II highlighted that waterbirds play an important role in the dispersal of freshwater bony fish species. Fish play a significant role in the formation of aquatic ecosystems, habitat and community structures. And their distribution or their movement, especially between isolated water networks, is essential to understanding aquatic ecosystem dynamics and guiding effective conservation and restoration efforts.

Although previous studies have already pointed to the possibility of the dispersal of fish by endozoochory, they were limited to carp (Cyprinidae). Based on the results of our extended feeding studies on freshwater fish species from nine taxonomic families, endozoochory dispersal by waterbirds is a significant and probably widespread mechanism for bony fish. In our research, however, the number of eggs that passed through the digestive system intact was low, which suggests that the dispersal of viable fish embryos via endozoochory may still be rare. However, given the abundance of fish eggs during spawning events and the density and diversity of waterbirds, the relatively rare successful dispersal of viable fish embryos can contribute significantly to gene flow, especially when occurring between isolated water networks.

In study III, by network analysis of a wetlands of a given region, we point out that mapping the interactions between species and the functional properties affecting the dispersal of propagules is extremely important for understanding the ecological and evolutionary dynamics of populations and communities. Thus, for example, waterbirds also play a very important role in aquatic ecosystems, as they connect plant and invertebrate metacommunities through the dispersal of propagules.

During our research, we collected a very diverse data set, which gave us opportunity to examine the dispersal networks of waterbird species

belonging to different groups (trophic niche). Through our research, we are the first to explore the epizoochory and endozoochory dispersal networks of invertebrates and plants, we have demonstrated the importance of the trophic niche-economy of individual waterbird species within the propagule dispersal network, and we have investigated other traits of the dispersers and the dispersed propagules that maximize the role of the species in the network. We found non-random interaction patterns in both the invertebrate and plant networks and were able to identify different waterbird, plant and invertebrate traits associated with key network species, particularly the importance of bill morphology and trophic niche for waterbirds.

Our results emphasize that waterbirds are important vectors for various plant and invertebrate species, and also highlight that a precise understanding of the dispersal mechanisms and processes is not possible by single-picked details, since the dispersal network is affected by many parameters (e.g. morphological and functional traits) impact. Mapping and learning about the operation of the dispersal network is therefore only possible through complex studies that take into account many factors.

Freshwater wetlands are extremely diverse - their plant and animal phylogenetic diversity is much greater than that of terrestrial habitats (Román-Palacios et al. 2022) - but at the same time they are extremely vulnerable ecological systems. However, considering that our knowledge about them is quite incomplete, it is essential to map and understand the processes that promote their survival in terms of their future preservation and possible restoration.

Further investigations are necessary, expanding the range of disperser and dispersing species, taking into account all the traits that may influence the dispersal network, as well as the factors determining the survival rate of the propagules of the various species.

Furthermore, many waterbird species have sex differences in bill morphology, body weight and other traits (Zwolak 2018), which can alter the feeding preferences, thus the possible dispersed organisms. Thus, sex differences in the dispersal role of the species also need to be evaluated at the network level.

4. Köszönetnyilvánítás

Hálával tartozom mindenekelőtt családomnak, akik odaadóan támogattak tanulmányaim során.

Köszönet illeti dr. Lovas-Kiss Ádámot, aki útmutatásával segítette szakmai fejlődésemet, segítséget nyújtott terepi és laboratóriumi munkám során, valamint aki nélkül publikációim és doktori disszertációm nem készülhetett volna el. Rengeteg szakmai tanáccsal, terepi segítséggel, baráti támogatással ösztönözte munkámat Simay Gábor, valamint nélkülözhetetlen terepi és laboratóriumi segítséget jelentett Szabó Nándor munkája.

Felbecsülhetetlen támogatásukért hálával tartozom mindezek mellett munkatársaimnak, különösen Szabó Gyulának, aki türelmével és szakmai meglátásaival lendítette előre kutatói tevékenységem, valamint Moldován Orsolyának és Tar Jánosnak, akik a mintavételezések során nyújtottak hatalmas segítséget.

Köszönöm továbbá Molnár Gabriellának, Csíder Ibolyának és Fülöpné Barabás Évának a pályázatomban nyújtott támogatást.

Köszönettel tartozom mindezek mellett szerzőtársaimnak, akik irányt mutattak a szakmai anyagok összeállítása során, illetve azoknak, akik előmozdították a tanulmányok alapját képező mintagyűjtést.

Nem utolsó sorban hálával gondolok barátaira, ismerőseimre, akik részt vettek a terepi mintavételezésben, egy-egy ötlettel, vagy akár csak egy-egy beszélgetéssel segítettek a doktori képzés során végzett kutatásomban.

Hálásan köszönöm a disszertációm bírálatát végzőknek, Dr. Horváth Zsófiának és Dr. Török Péternek, hogy hasznos tanácsaikkal jelentős mértékben hozzájárultak dolgozatom végleges formátumának és szakmai tartalmának javításához.

A 1007678 azonosítószámú, „*Vízimadarak általi elsődleges és másodlagos magterjedés*” megnevezésű projekt keretében készített esettanulmányok a Kulturális és Innovációs Minisztérium Nemzeti Kutatási Fejlesztési és Innovációs Alapból nyújtott támogatásával, a Kooperatív Doktori Program Doktori Hallgatói Ösztöndíj pályázati program finanszírozásában valósultak meg.

5. Irodalomjegyzék

- Albert, A., Mårell, A., Picard, M. and Baltzinger, C. (2015): Using basic plant traits to predict ungulate seed dispersal potential. *Ecography*, 38: 440-449. <https://doi.org/10.1111/ecog.00709>
- Almeida, B.A., Sebastián-González, E., dos Anjos, L., Green, A.J. (2020): Comparing the diversity and composition of waterbird functional traits between natural, restored and artificial wetlands. *Freshwater Biology* 65:2196–2210. <https://doi.org/10.1111/fwb.13618>
- Almeida, B.A., Lukács, B.A., Lovas-Kiss, Á., Reynolds, C. & Green, A.J. (2022): Functional Traits Drive Dispersal Interactions Between European Waterfowl and Seeds. *Frontiers in Plant Science* 12:795288. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.795288>
- Angarita-Báez, J.A., & Carlos, C.J. (2023): Foraging behavior of migratory shorebirds during non-breeding periods in the Americas: a review. *Ornithology Research*, 31, 141–151. <https://doi.org/10.1007/s43388-023-00125-5>
- Bartha, D. (2000): Ökológiai és természetvédelmi jelzőszámok a vegetáció értékelésében / Ecological and nature conservation indicators in vegetation assessment. Erdészeti és Faipari Egyetem, Sopron
- Bastolla, U., Fortuna, M., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., Bascompte, J. (2009): The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458, 1018-1021. <https://doi.org/10.1038/nature07950>
- Bayer, R.D. (1980): Birds feeding on herring eggs at the Yaquina estuary, Oregon. *The Condor*, 82(2), 193-198.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B.M., & Walker, S. (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beckman, N.G., & Sullivan, L.L. (2023): The causes and consequences of seed dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 54, 403-427. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102320-104739>

- Bengtsson, D., Avril, A., Gunnarsson, G, Elmberg, J., Söderquist, P., Norevik, G., Tolf, C., Safi, K., Fiedler, W., Wikelski, M., Olsen, B., and Waldenström, J. (2014): Movements, home-range size and habitat selection of mallards during autumn migration. *PLoS One*, 9, e100764. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100764>
- Best, R.J., and Arcese, P. (2009): Exotic herbivores directly facilitate the exotic grasses they graze: mechanisms for an unexpected positive feedback between invaders. *Oecologia* 159, 139–150. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1172-1>
- Billerman, S.M., Keeney, B.K., Rodewald, P.G. and Schulenberg, T.S. (Editors) (2022): *Birds of the World*. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://birdsoftheworld.org/bow/home>
- BirdLife International (2023): Species factsheet: *Anas platyrhynchos*. Downloaded from <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/mallard-anas-platyrhynchos> on 22/07/2023.
- Bojnanský, V., & Fargašová, A. (2007): *Atlas of seeds and fruits of central and east-European flora: the Carpathian Mountains region*. – Springer
- Brides, K., Wood, K.A., Leighton, K, Barbour, J., Petrek, S.W., Cooper, J., Vickers, S.H., Christmas, S.E., Middleton, J., and Grogan, A (2023.): Moulting migration, site fidelity and survival of Canada Geese *Branta canadensis* caught at Lake Windermere, Cumbria. *Wildfowl*. 73. 43-63.
- Brochet, A.L., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc M. & Green, A.J. (2010): Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue: duck guts are more important than their feet. *Freshwater Biology* 55: pp. 1262–1273; <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02350.x>
- Brochet, A.-L., Mouronval, J.-B., Aubry, P., Gauthier-Clerc, M., Green, A.J., Fritz, H., & Guillemain, M. (2012): Diet and Feeding Habitats of Camargue Dabbling Ducks: What Has Changed Since the 1960s? *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 35(4), 555–576. <https://doi.org/10.1675/063.035.0406>

- Brooks, M.E., Kristensen, K., Van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., ... & Bolker, B.M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R journal*, 9(2), 378-400. <https://doi.org/10.3929/ethz-b-000240890>
- Bullock, J.M., Mallada González, L., Tamme, R., Götzenberger, L., White, S.M., Pärtel, M., & Hooftman, D.A. (2017): A synthesis of empirical plant dispersal kernels. *Journal of Ecology*, 105(1), 6-19. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12666>
- Campbell, D. A., Cole, C. A., & Brooks, R. P. (2002): A comparison of created and natural wetlands in Pennsylvania, USA. *Wetlands Ecology and Management* 10: 41–49. <https://doi.org/10.1023/A:1014335618914>
- Cain, M.L., Damman, H. & Muir, A. (1998): Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs* 68, 325–347.
- Cantor, M., Pires, M.M., Marquitti, F.M.D., Raimundo, R.L.G., Sebastian-Gonzalez, E., Coltri, P., Perez, S.I., Barneche, D., Brandt, D.Y.C., Nunes, K., Daura-Jorge, F.G., Floeter, S.R., Guimarães, Jr. P.R. (2017): Nestedness across biological scales. *Plos ONE*, 12(2): e0171691. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171691>
- Cappers, R.T.J., Bekker, R.M., & Jans, J.E.A (2012): *Digitale Zadenatlas van Nederland/Digital seed atlas of the Netherlands*. Vol. 4. – Barkhuis
- Ceschin S., Ferrante G., Mariani F., Traversetti L. & Ellwood N.T.W. (2020): Habitat change and alteration of plant and invertebrate communities in waterbodies dominated by the invasive alien macrophyte *Lemna minuta* Kunth. *Biological Invasions* 22, 1325–1337. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02185-5>
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., & Ellison, A.M. (2014): Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*, 84(1), 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

- Chen, S.C., & Moles, A.T. (2015): A mammoth mouthful? A test of the idea that larger animals ingest larger seeds. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1269–1280. <https://doi.org/10.1111/geb.12346>
- Chen, S.C., Poschlod, P., Antonelli, A., Liu, U., & Dickie, J.B. (2020): Trade-off between seed dispersal in space and time. *Ecology Letters*, 23(11), 1635-1642. <https://doi.org/10.1111/ele.13595>
- Costa, A., Heleno, R., Dufrene, Y., Huckle, E., Gabriel, R., Harrison, X., Schabo, D.G., Farwig, N., and Kaiser-Bunbury C.N. (2022): Seasonal variation in impact of non-native species on tropical seed dispersal networks. *Functional Ecology* n/a. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2435.14171>
- Coughlan, N.E., Kelly, T.C., & Jansen, M.A.K. (2015): Mallard duck (*Anas platyrhynchos*)-mediated dispersal of Lemnaceae: a contributing factor in the spread of invasive *Lemna minuta*?. *Plant Biology*, 17, 108-114. <https://doi.org/10.1111/plb.12182>
- Coughlan, N.E., Kelly, T.C., Davenport, J. and Jansen, M.A.K. (2017): Up, up and away: bird-mediated ectozoochorous dispersal between aquatic environments. *Freshw Biol*, 62: 631-648. <https://doi.org/10.1111/fwb.12894>
- Darwin, C.R. (1859): *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*; London: John Murray
- Dessborn, L., Brochet, A. L., Elmberg, J., Legagneux, P., Gauthier-Clerc, M. and Guillemain, M. (2011): Geographical and temporal patterns in the diet of pintail *Anas acuta*, wigeon *Anas penelope*, mallard *Anas platyrhynchos* and teal *Anas crecca* in the Western Palearctic. *European Journal of Wildlife Research* 57: 1119-1129. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0577-z>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Gorné, L. D. (2016): The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>

- Domina, G., Galasso, G., Bartolucci, F. & Guarino, R. (2018): Ellenberg Indicator Values for the vascular flora alien to Italy. Electronic Supplementary File 1. Flora Mediterranea. 28. <https://doi.org/10.7320/FIMedit28.053.1>.
- Donatti, C.I., Guimarães, P.R., Galetti, M., Pizo, M.A., Marquitti, F.M.D. and Dirzo, R. (2011): Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 14: 773-781. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01639.x>
- Dormann, C. & Fründ, J. & Blüthgen, N. & Gruber, B. (2009): Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*. 2. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>.
- Dormann, C.F. and Strauss, R. (2014): A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 90-98. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12139>
- Duffy, J.E., Carinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thébault, E. & Loreau, M. (2007): The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10, 522–538. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x>
- Elger, A., & Willby, N.J. (2003). Leaf dry matter content as an integrative expression of plant palatability: the case of freshwater macrophytes. *Functional Ecology*, 58-65. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00700.x>
- Evans, T., Blackburn, T.M., Jeschke, J.M., Probert, A.F. & Bacher, S. (2020): Application of the Socio-Economic Impact Classification for Alien Taxa (SEICAT) to a global assessment of alien bird impacts. *NeoBiota* 62, 123–142. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.51150>
- Evans, T., Jeschke, J.M., Liu, C., Redding, D.W., Şekercioğlu, Ç.H., & Blackburn, T.M. (2021): What factors increase the vulnerability of native birds to the impacts of alien birds?. *Ecography*, 44(5), 727-739. <https://doi.org/10.1111/ecog.05000>

- Figuerola, J., Green, A.J., & Santamaría, L. (2003): Passive internal transport of aquatic organisms by waterfowl in Doñana, south-west Spain. *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 427– 436. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00043.x>
- Fonseca, C.R., & Ganade, G. (1996). Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 65, No. 3, pp. 339-347.
- Fortuna, M.A. & Bascompte, J. (2006): Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9, 281–286. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00868.x>
- Fortuna, M.A., Stouffer, D.B., Olesen, J.M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B.R., Poulin, R. and Bascompte, J. (2010): Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?. *Journal of Animal Ecology*, 79: 811-817. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x>
- Frost, T., Austin, G., Hearn, R., McAvoy, S., Robinson, A., Stroud, D., Woodward, I. & Wotton, S. (2019): Population estimates of wintering waterbirds in Great Britain. *British Birds* 112: 130–145
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firm, J., ... & Wright, J. (2017): Revisiting the Holy G rail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92(2), 1156-1173. <https://doi.org/10.1111/brv.12275>
- Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M.C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A.B., ... & Jordano, P. (2013): Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science*, 340(6136), 1086-1090. <https://doi.org/10.1126/science.1233774>
- García, D. (2016): Birds in ecological networks: Insights from bird-plant mutualistic interactions. *Ardeola*, 63,151–180.
- Garcia, F., Paz-Vinas, I., Gaujard, A., Olden, J.D. and Cucherousset, J. (2023): Multiple lines and levels of evidence for avian zoochory promoting fish colonization of artificial lakes. *Biology Letters* 19: 20220533. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0533>

- García-Álvarez, A., van Leeuwen, C.H., Luque, C.J., Hussner, A., Vélez-Martín, A., Pérez-Vázquez, A., Green, A.J. & Castellanos, E.M. (2015): Internal transport of alien and native plants by geese and ducks: an experimental study. *Freshwater Biology*, 60(7), 1316-1329. <https://doi.org/10.1111/fwb.12567>
- Godínez-Alvarez, H., Ríos-Casanova, L., Peco, B. (2020): Are large frugivorous birds better seed dispersers than medium- and small-sized ones? Effect of body mass on seed dispersal effectiveness. *Ecology and Evolution* 10(12): 6136-6143. <https://doi.org/10.1002/ece3.6285>. PMID: 32607219; PMCID: PMC7319144.
- Golodets, C., Sternberg, M., & Kigel, J. (2009): A community-level test of the leaf-height-seed ecology strategy scheme in relation to grazing conditions. *Journal of Vegetation Science*, 20(3), 392-402. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01071.x>
- Gómez, J. M., Schupp, E. W., & Jordano, P. (2019): Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. *Biological Reviews*, 94(3), 874-902. <https://doi.org/10.1111/brv.12481>
- González-Varo, J.P., Rumeu, B., Albrecht, J., Arroyo, J.M., Bueno, R.S., Burgos, T., da Silva, L.P., Escribano-Ávila, G., Farwig, N., García, D., Heleno, R.H., Illera, J.C., Jordano, P., Kurek, P., Simmons, B.I., Virgós, E., Sutherland, W.J. & Traveset, A. (2021): Limited potential for bird migration to disperse plants to cooler latitudes. *Nature*, 595(7865), 75-79. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03665-2>
- González-Varo, J.P., Albrecht, J., Arroyo, J.M., Bueno, R.S., Burgos, T., Escribano-Ávila, G., Farwig, N., García, D., Illera, J.C., Jordano, P., Kurek, P., Rösner, S., Virgós, E. & Sutherland, W. J. (2023): Frugivore-mediated seed dispersal in fragmented landscapes: Compositional and functional turnover from forest to matrix. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(44), e2302440120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2302440120>
- Green, A.J. (1998): Comparative feeding behaviour and niche organization in a Mediterranean duck community. *Canadian Journal of Zoology*, 76(3), 500-507.

- Green, A.J., Figuerola J. (2005): Recent advances in the study of long-distance dispersal of aquatic invertebrates via birds. *Diversity and Distributions*, 11, 149–156; <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00147.x>
- Green, A.J., & Elmberg, J. (2014): Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological reviews*, 89(1), 105-122. <https://doi.org/10.1111/brv.12045>
- Green, A.J., Soons M.B., Brochet, A.L., & Kleyheeg, E. (2016): Dispersal of Plants by Waterbirds. *Why Birds Matter: Avian Ecological Function and Ecosystem Services* (editor by Şekercioğlu, Ç.H., Wenny, D.G., & Whelan, Ch.J.), The University of Chicago Press; Chicago & London, 147-195; <https://doi.org/10.7208/Chicago/9780226382777.001.0001>
- Green, A.J. (2016): The importance of waterbirds as an overlooked pathway of invasion for alien species. *Diversity and Distributions*, (Diversity Distrib.) 22, 239–247; <https://doi.org/10.1111/ddi.12392>
- Green, A.J., Lovas-Kiss, Á., Stroud, R.A., Tierney, N., & Fox, A.D. (2018): Plant dispersal by Canada geese in Arctic Greenland. *Polar Research*, 37(1), 1508268. <https://doi.org/10.1080/17518369.2018.1508268>
- Green, A.J., Elmberg, J., & Lovas-Kiss, Á. (2019): Beyond scatterhoarding and frugivory: European corvids as overlooked vectors for a broad range of plants. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 133. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00133>
- Green, A.J., Baltzinger, C. & Lovas-Kiss, Á. (2022): Plant dispersal syndromes are unreliable, especially for predicting zoochory and long-distance dispersal. *Oikos*, <https://doi.org/10.1111/oik.08327>
- Green, A.J., Lovas-Kiss, Á., Reynolds, C., Sebastián-González, E., Silva, G.G., van Leeuwen, C.H.A., Wilkinson, D.M. (2023): Dispersal of aquatic and terrestrial organisms by waterbirds: a review of current knowledge and future priorities. *Freshwater Biology* 68:173-190 <https://doi.org/10.1111/fwb.14038>

- Guillemain, M., Fritz, H., Guillon, N., & Simon, G. (2008): Ecomorphology and coexistence in dabbling ducks: the role of lamellar density and body length in winter. *Oikos*, 98(3), 547-551. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980321.x>
- Guimarães, P.R., Rico-Gray, V., Oliveira, P.S., Izzo, T.J., dos Reis, S.F., & Thompson, J.N. (2007): Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current biology*, 17(20), 1797-1803. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.09.059>
- Gulyás, P. & Forró L. (1999): Az ágascsapú rákok (Cladocera) kishatározója. *Vízi Természet- és Környezetvédelem*, 9. KGI, Budapest. pp. 1-237.
- Gurd, D.B. (2008): Mechanistic analysis of interspecific competition using foraging trade-offs: implications for duck assemblages. *Ecology*, 89: 495-505. <https://doi.org/10.1890/06-1545.1>
- Hagemeijer, E.J.M., and Blair, M.J. (Eds) (1997): *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. T & A D Poyser, London
- Hahn S., Bauer S. & Klaassen M. (2008): Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds. *Freshwater Biology* 53, 181–193. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01881.x>
- Hattermann, D., Bernhardt-Römermann, M., Otte, A., & Eckstein, R. L. (2019): Geese are overlooked dispersal vectors for vascular plants in archipelago environments. *Journal of Vegetation Science*, 30(3), 533-541. <https://doi.org/10.1111/jvs.12742>
- Heleno, R., García, C., Jordano, P., Traveset, A., Gómez, J.M., Blüthgen, N., Memmott, J., Moora, M., Cerdeira, J., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H., & Olesen, J.M. (2014): Ecological networks: Delving into the architecture of biodiversity. *Biology Letters*, 10, 20131000; <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.1000>
- Higgins, S.I., Nathan, R. and Cain, M.L. (2003): Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology* 84, 1945–1956.

- Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B., & Bunce, R.G.H. (1999): Ellenberg's indicator values for British plants. ECOFACT Volume 2 Technical Annex. Huntingdon, Institute of Terrestrial Ecology, 46pp. <https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/6411/>
- Ho, L.s.T., Ané, C. (2014): A Linear-Time Algorithm for Gaussian and Non-Gaussian Trait Evolution Models, *Systematic Biology*, Volume 63, Issue 3, p. 397–408, <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu005>
- Horváth, F., Dobolyi, K., Morschauer, T., Lőkös, L., Karas, L. & Szerdahelyi, T. (1995): Flóra adatbázis 1.2. MTA ÖBKI, Vácrátót
- Hui, F.K. (2016): boral–Bayesian ordination and regression analysis of multivariate abundance data in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(6), 744–750. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12514>
- Hui, F.K.C. (2018): boral: Bayesian Ordination and Regression AnaLysis. R package version 1.7.
- Jansson, K., Josefsson, M. and Weidema, I. (2008): NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet –*Branta canadensis*. – From: Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org
- Janzen, D.H. (1984): Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist* 123(3): 338–353. <https://doi.org/10.1086/284208>.
- Jaroszewicz, B., Coissac, E., Taberlet, P., Czajkowska, M., Świsłocka, M., Kowalczyk, R., Ratkiewicz, M. (2023): Is endozoochoric seed dispersal by large herbivores an evolutionary adaptation? Revisiting the Janzen's 'Foliage is the fruit' hypothesis. *Acta Oecologica* 118, 103888. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2022.103888>.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012): The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424), 444–448. <https://doi.org/10.1038/nature11631>
- Jordano, P., Garcia, C., Godoy, J.A. & Garcia-Castano, J.L. (2007): Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 3278–3282.

- Julve, P. (1998): Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. – Inst. Catholique de Lille, Lille, France, <<http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>> letöltve 2017. november 26.
- Kear, J. (Ed.). (2005): Ducks, geese and swans: species accounts (Cairina to Mergus) (Vol. 2). Oxford University Press.
- Kawakami, K., Mizusawa, L. & Higuchi, H. (2009): Re-established mutualism in a seed-dispersal system consisting of native and introduced birds and plants on the Bonin Islands, Japan. *Ecological Research* 24, 741–748. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0543-8>
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E. and Peco, B. (2008): The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96: 1266-1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Kleyheeg, E., Treep, J., De Jager, M., Nolet, B.A., & Soons, M.B. (2017a): Seed dispersal distributions resulting from landscape-dependent daily movement behaviour of a key vector species, *Anas platyrhynchos*. *Journal of Ecology*, 105, 1279–1289. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12738>
- Kleyheeg, E., van Dijk, J.G.B., Tsoptoglou-Gkina, D., Boonstra, D.K., Nolet, B.A. & Soons, M.B. (2017b): Movement patterns of a keystone waterbird species are highly predictable from landscape configuration. *Movement Ecology* 5, 2 (2017). <https://doi.org/10.1186/s40462-016-0092-7>

- Kleyheeg, E., Fiedler, W., Safi, K., Waldenström, J., Wikelski, M. & van Toor, M.L. (2019): A Comprehensive Model for the Quantitative Estimation of Seed Dispersal by Migratory Mallards. *Frontiers in Ecology and Evolution*. Volume 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00040>
- Krause, A.E., Frank, K.J., Mason, D.M., Ulanowicz, R.E. & Taylor, W.W. (2003): Compartments revealed in food web structure. *Nature*, 426, 282–285. <https://doi.org/10.1038/nature02115>
- LaRosa, A.M., Smith, C.W. & Gardner, D.E. (1985): Role of Alien and Native Birds in the Dissemination of Firetree (*Myrica faya* Ait.-Myricaceae) and Associated Plants in Hawaii. *Pacific Science*, vol. 39, no. 4, pp. 372-378.
- Li, Z., and Clarke, J.A. (2016): The Craniolingual morphology of waterfowl (Aves, Anseriformes) and its relationship with feeding mode revealed through contrast-enhanced x-ray computed tomography and 2D morphometrics. *Evolutionary Biology* 43, 12–25. <https://doi.org/10.1007/s11692-015-9345-4>
- Lovas-Kiss, Á., Vizi, B., Vincze, O., Molnár, V.A., & Green, A.J. (2018): Endozoochory of aquatic ferns and angiosperms by mallards in Central Europe. *Journal of Ecology*, 106(4), 1714-1723. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12913>
- Lovas-Kiss, Á., Sánchez, M. I., Wilkinson, D.M., Coughlan, N.E., Alves, J.A., & Green, A.J. (2019): Shorebirds as important vectors for plant dispersal in Europe. *Ecography*, 42(5), 956-967. <https://doi.org/10.1111/ecog.04065>
- Lovas-Kiss, Á., Vincze, O., Kleyheeg, E., Sramkó, G., Laczkó, L., Fekete, R., Molnár, V.A. & Green, A.J. (2020a): Seed mass, hardness, and phylogeny explain the potential for endozoochory by granivorous waterbirds. *Ecology and Evolution*. 10:1413–1424. <https://doi.org/10.1002/ece3.5997>

- Lovas-Kiss, Á., Vincze, O., Löki, V., Pallér-Kapusi, F., Halasi-Kovács, B., Kovács, Gy., Green, A.J. & Lukács, B.A. (2020b): Experimental evidence of dispersal of invasive cyprinid eggs inside migratory waterfowl. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(27), 15397-15399. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004805117>
- Lovas-Kiss, Á., Martín-Vélez, V., Brides, K., Wilkinson, D.M., Griffin, L.R., Green, A.J. (2023): Migratory geese allow plants to disperse to cooler latitudes across the ocean. *Journal of Biogeography*; <https://doi.org/10.1111/jbi.14674>
- Ma, Z., Cai, Y., Li, B. & Chen, J. (2010): Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. *Wetlands* 30: 15–27. <https://doi.org/10.1007/s13157-009-0001-6>
- Martin-Albarracin, V.L., Nuñez, M.A. & Amico, G.C. (2018): Non-redundancy in seed dispersal and germination by native and introduced frugivorous birds: implications of invasive bird impact on native plant communities. *Biodivers Conserv* 27, 3793–3806; <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1629-4>
- Martín-Vélez, V., Montalvo, T., Afán, I., Sánchez-Márquez, A., Aymí, R., Figuerola, J., Lovas-Kiss Á. & Navarro, J. (2022a): Gulls living in cities as overlooked seed dispersers within and outside urban environments. *Science of the Total Environment*, 823, 153535. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153535>
- Martín-Vélez, V., Sánchez, M.I., Lovas-Kiss, Á., Hortas, F. & Green, A.J. (2022b): Dispersal of aquatic invertebrates by lesser black-backed gulls and white storks within and between inland habitats. *Aquatic Sciences* 84, 10.; <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00842-3>
- McIntosh-Buday, A., Sonkoly, J., Takács, A., Balogh, N., Kovacsics-Vári, G., Teleki, B., ... & Tóth, E. (2022): New data of plant leaf traits from Central Europe. *Data in Brief*, 42, 108286.; <https://doi.org/10.1016/j.dib.2022.108286>
- Mello, M.A.R., Marquitti, F.M.D., Guimarães, P.R., Kalko, E.K.V., Jordano, P. & de Aguiar, M.A.M. (2011): The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS ONE*, 6: e17395. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017395>

- Memmott, J., Waser, N.M. and Price, M.V. (2004): Tolerance of pollination networks to specie extinctions. *Proceedings of the Royal Society London B* 271 (1557), 2605-2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Mooney, H.A. & Cleland, E.E. (2001): The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98, 5446–5451. <https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>
- Murray, C.G., Kasel, S., Loyn, R.H., Hepworth, G., & Hamilton, A.J. (2013): Waterbird use of artificial wetlands in an Australian urban landscape. *Hydrobiologia* (2013): 716:131–146; <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1558-x>
- Navedo, J.G., Masero, J.A., Sanchez-Guzman, J.M., Abad-Gomez, J.M., Gutierrez, J.S., SansÓn, E.G., Villegas, A., Costillo, E., Corbacho, C. & Moran, R. (2012): International importance of Extremadura, Spain, for overwintering migratory dabbling ducks: a role for reservoirs. *Bird Conservation International* 22: 316–327. <https://doi.org/10.1017/S0959270911000311>
- Navarro-Ramos, M.J., Green, A.J., Lovas-Kiss, A., Roman, J., Brides, K., & van Leeuwen, C.H.A. (2022): A predatory waterbird as a vector of plant seeds and aquatic invertebrates. *Freshwater Biology*, 67, 657-671. <https://doi.org/10.1111/fwb.13870>
- Navarro-Ramos, M.J., van Leeuwen, C.H.A., Olsson, C., Elmberg, J., Månsson, J., Martín-Vélez, V., Lovas-Kiss, Á., Andy J. Green, A.J. (2024): Seed dispersal between aquatic and agricultural habitats by greylag geese. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, Volume 359, 108741, ISSN 0167-8809, <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108741>
- Ntiamoa-Baidu, Y., Piersma, T., Wiersma, P., Poot, M., Battley, P., & Gordon, C. (1998): Water depth selection, daily feeding routines and diets of waterbirds in coastal lagoons in Ghana. *Ibis*, 140(1), 89-103. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1998.tb04545.x>
- Newman, M. & Girvan, M. (2004): Finding and Evaluating Community Structure in Networks. *Physical review. E, Statistical, nonlinear, and soft matter physics*. 69. 026113. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.69.026113>.

- Nuñez, T.A., Prugh, L.R., and Hille Ris Lambers, J. (2023): Animal-mediated plant niche tracking in a changing climate. *Trends in Ecology & Evolution*; <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.02.005>.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. & Jordano, P. (2007): The modularity of pollination networks. *PNAS*, 104(50), 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Paolacci, S., Jansen, M.A.K., Stejskal, V., Kelly, T.C., and Coughlan, N.E. (2023): Metabolically active angiosperms survive passage through the digestive tract of a large-bodied waterbird. *R. Soc. Open Sci.* 10, 230090. <https://doi.org/10.1098/rsos.230090>.
- Penney, J. T. and Racek, A. A. (1968): Comprehensive Revision of a Worldwide Collection of Freshwater Sponges (Porifera, Spongillidae). *Bulletin of the United States National Museum.* 1–184. <https://doi.org/10.5479/si.03629236.272.1>
- Pesendorfer, M.B., Sillett, T.S., Koenig, W.D., & Morrison, S.A. (2016): Scatter-hoarding corvids as seed dispersers for oaks and pines: A review of a widely distributed mutualism and its utility to habitat restoration. *The Condor*, Volume 118, Issue 2, Pages 215–237, <https://doi.org/10.1650/CONDOR-15-125.1>
- Pigot, A.L., Sheard, C., Miller, E.T., Bregman, T.P., Freeman, B.G., Roll, U., ... & Tobias, J.A. (2020): Macroevolutionary convergence connects morphological form to ecological function in birds. *Nature Ecology & Evolution*, 4(2), 230-239. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1070-4>
- Polley, H.W., Isbell, F.I., & Wilsey, B.J. (2013): Plant functional traits improve diversity-based predictions of temporal stability of grassland productivity. *Oikos*, 122(9), 1275-1282. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00338.x>
- Pöysä, H. (1983): Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos*, 295-307.
- Preston, C.D., Pearman, D.A., Dines, T.D. (2002): *New Atlas of the British and Irish Flora.* Oxford University Press, Oxford

- Proctor, V.W. & Malone, Ch.R. (1965): Further Evidence of the Passive Dispersal of Small Aquatic Organisms via the Intestinal Tract of Birds. *Ecology*, Vol. 46, No. 5, pp. 728-729; <https://doi.org/10.2307/1935013>
- Proctor, V.W., Malone, C.R., & DeVlaming, V.L. (1967): Dispersal of Aquatic Organisms: Viability of Disseminules Recovered From the Intestinal Tract of Captive Killdeer. *Ecology*, 48(4), 672–676. <https://doi.org/10.2307/1936517>
- R Core Team (2021): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rahel, F.J. (2000): Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288(5467), 854-856. <https://doi.org/10.1126/science.288.5467.854>
- Rahel, F.J. (2002): Homogenization of freshwater faunas. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 291-315. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429>
- Reynolds, C., & Cumming, G.S. (2016a): Seed dispersal by waterbirds in southern Africa: comparing the roles of ectozoochory and endozoochory. *Freshwater biology*, 61(4), 349-361. <https://doi.org/10.1111/fwb.12709>
- Reynolds, C., & Cumming, G.S. (2016b): Seed traits and bird species influence the dispersal parameters of wetland plants. *Freshwater Biology*, 61(7), 1157-1170. <https://doi.org/10.1111/fwb.12776>
- Reyns, N., Casaer, J., De Smet, L., Devos, K., Huysentruyt, F., Robertson, P.A., Verbeke, T., Adriaens, T. (2018): Cost-benefit analysis for invasive species control: the case of greater Canada goose *Branta canadensis* in Flanders (northern Belgium) *PeerJ* 6:e4283 <https://doi.org/10.7717/peerj.4283>
- Robinson, R.A., Leech, D.I. & Clark, J.A. (2021): The Online Demography Report: Bird ringing and nest recording in Britain & Ireland in 2020. BTO, Thetford (<http://www.bto.org/ringing-report>, created on 7-August-2021)

- Rohr, R.P., Saavedra, S., & Bascompte, J. (2014): On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, 345, 1253497. <https://doi.org/10.1126/science.1253497>
- Roemer, G.W., Donlan, C.J., & Courchamp, F. (2002): Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 791–796. <https://doi.org/10.1073/pnas.012422499>
- Román-Palacios, C., Moraga-López, D. & Wiens, J.J. (2022) The origins of global biodiversity on land, sea and freshwater. *Ecology Letters*, 25, 1376–1386. Available from: <https://doi.org/10.1111/ele.13999>
- Santamaría, L., Charalambidou, I., Viana, D., & van Donk, E. (2023): Evidence that long-distance dispersal of aquatic invertebrates by ducks increases with propagule size. *Freshwater Biology*, 00, 1–12. <https://doi.org/10.1111/fwb.14146>
- Sebastián-González, E. (2017): Drivers of species' role in avian seed-dispersal mutualistic networks. *Journal of Animal Ecology*, 86(4), 878–887. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12686>
- Sebastián-González, E., Pires, M.M., Donatti, C.I., Guimarães Jr, P.R., & Dirzo, R. (2017): Species traits and interaction rules shape a species-rich seed-dispersal interaction network. *Ecology and Evolution*, 7(12), 4496–4506. <https://doi.org/10.1002/ece3.2865>
- Sebastián-González, E., Lovas-Kiss, Á., Soons, M. B., van den Broek, B., & Green, A.J. (2020): Waterbird seed-dispersal networks are similarly nested but less modular than those of frugivorous birds, and not driven by functional traits. *Functional Ecology*, 34(11), 2283–2291. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13657>
- Silva, G.G., Green, A.J., Weber, V., Hoffmann, P., Lovas-Kiss, Á., Stenert, C., & Maltchik, L. (2018): Whole angiosperms *Wolffia columbiana* disperse by gut passage through wildfowl in South America. *Biology letters*, 14(12), 20180703. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0703>

- Silva, G.G., Weber, V., Green, A.J., Hoffmann, P., Silva, V.S., Volcan, M., Lanés, L.E.K., Stenert, C., Reichard, M., and Maltchik, L. (2019): Killifish eggs can disperse via gut passage through waterfowl. *Ecology* 100(11):e02774. <https://doi.org/10.1002/ecy.2774>
- Silva, G.G., Green, A.J., Hoffman, P., Weber, V., Stenert, C., Lovas-Kiss, Á., & Maltchik, L. (2021a): Seed dispersal by neotropical waterfowl depends on bird species and seasonality. *Freshwater Biology*, 66(1), 78-88. <https://doi.org/10.1111/fwb.13615>
- Silva, G.G., Green, A.J., Stenert, C., Maltchik, L (2021b): Invertebrate dispersal by waterbird species in neotropical wetlands. *Brazilian Journal of Biology*; vol. 84:e250280. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.250280>. PMID: 34932625.
- Silva, G.G., Pizo, M.A., Green, A.J., Sebastián-González, E., Bugoni, L., & Maltchik, L. (2023): A waterfowl seed-dispersal network from the Neotropical region is nested and modular. *Biotropica*, 55(2), 480-488. <https://doi.org/10.1111/btp.13202>
- Simmons, B.I., Sutherland W.J., Dicks L.V., Albrecht, J., Farwig, N., García, D., Jordano, P. & González-Varo, J.P. (2018): Moving from frugivory to seed dispersal: Incorporating the functional outcomes of interactions in plant-frugivore networks. *J Anim Ecol.* 2018 Jul; 87(4):995-1007. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12831>
- Sonkoly, J., Tóth, E., Balogh, N., Balogh, L., Bartha, D., Csenedsné Bata, K., ... & Török, P. (2023): PADAPT 1.0—the Pannonian dataset of plant traits. *Scientific Data*, 10(1), 742. <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02619-9>
- Soons, M.B., van der Vlugt, C., Van Lith, B., Heil, G.W., & Klaassen, M. (2008): Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *Journal of Ecology*, 96(4), 619–627. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01372.x>
- Soons, M.B., Brochet, A.L., Kleyheeg, E., & Green, A.J. (2016): Seed dispersal by dabbling ducks: an overlooked dispersal pathway for a broad spectrum of plant species. *Journal of Ecology* 104(2): pp. 443-455. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12531>

- Stace, C.A. & Crawley, M.J. (2015): Alien plants. Collins, London.
- Street, M. (1977): The food of mallard ducklings in a wet gravel quarry, and its relation to duckling survival. *Wildfowl*, 28(28), 13.
- Suetsugu, K. & Togashi, Y (2020): Flying carp eggs *Frontiers in Ecology and the Environment* 2020; 18(1): 9–9, <https://doi.org/10.1002/fee.2157>
- Thébault, E. & Fontaine, C. (2010): Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329, 853–856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>
- Thompson, J.N. (2009): The coevolving web of life. *The American Naturalist*, 173, 125– 140. <https://doi.org/10.1086/595752>
- Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld, T.D. & Kingsford, R.T. (2011): Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99, 1299–1307. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01867.x>
- Teng, J. & McCann, K.S. (2004): Dynamics of compartmented and reticulate food webs in relation to energetic flow. *American Naturalist*, 164, 85–100. <https://doi.org/10.1086/421723>
- Tobias, J.A., Sheard, C., Pigot, A.L., Devenish, A.J., Yang, J., Sayol, F., ... & Schleuning, M. (2022): AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters*, 25(3), 581-597. <https://doi.org/10.1111/ele.13898>
- Tóth, P., Green, A. J., Wilkinson, D. M., Brides, K., & Lovas-Kiss, Á. (2023): Plant traits associated with seed dispersal by ducks and geese in urban and natural habitats. *Ecology and Evolution*, 13, e10677. <https://doi.org/10.1002/ece3.10677>
- Traveset, A., Heleno, R., & Nogales, M. (2014): The ecology of seed dispersal. In R. S. Gallaguer (Ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities* (Vol. 3, pp. 62– 93). CAB International. <https://doi.org/10.1079/978117880641836.0062>
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. and Wardle, D.A. (2008): Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>

- Tylianakis, J.M., Laliberte, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010): Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143, 2270-2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- United States Department of Agriculture (2013): Weed Risk Assessment for *Carex pendula* Huds. (Cyperaceae) – Pendulous sedge; Animal and Plant Health Inspection Service
- Urgyán, R., Lukács, B.A., Fekete, R., Molnár, V.A., Nagy, A., Orsolya, V., Green, A.J., Lovas-Kiss, Á. (2023): Plants dispersed by a non-frugivorous migrant change throughout the annual cycle. *Global Ecology and Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/geb.13608>
- Vargas, P., Heleno, R., & Costa, J.M. (2023): EuDiS-A comprehensive database of the seed dispersal syndromes of the European flora. *Biodiversity Data Journal*, 11. <https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e104079>
- van der Pijl, L. (1982). Principles of dispersal in higher plants (Vol. 214). Berlin: Springer-Verlag.
- van Leeuwen, C.H., Lovas-Kiss, Á., Ovegård, M., & Green, A.J. (2017): Great cormorants reveal overlooked secondary dispersal of plants and invertebrates by piscivorous waterbirds. *Biology Letters*, 13(10), 20170406. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0406>
- van Leeuwen, C.H.A. (2018): Internal and External Dispersal of Plants by Animals: An Aquatic Perspective on Alien Interference. *Frontiers in Plant Science* 9:153. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00153>
- van Leeuwen, C.H.A., Villar, N., Mendoza, I., Green, A.J., Bakker, E.S., Soons, M.B., Galetti, M., Jansen, P., Nolet, B.A. Santamaría, L. (2022): Seed Dispersal Effectiveness framework across the mutualism-antagonism continuum. *Oikos* e09254 <https://doi.org/10.1111/oik.09254>
- Viana, D.S., Santamaría, L., Michot, T.C., Figuerola, J. (2013): Allometric Scaling of Long-Distance Seed Dispersal by Migratory Birds. *The American Naturalist*, Vol. 181, No. 5, pp. 649-662 <https://doi.org/10.1086/670025>

- Viana, D.S., Santamaría, L., & Figuerola, J. (2016): Migratory birds as global dispersal vectors. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 763–775. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.07.005>
- Vizentin-Bugoni, J., Tarwater, C.E., Foster, J.T, Drake, D.R., Gleditsch, J.M., Hruska, A.M., Kelley, J.P., Sperry, J.H. (2019): Structure, spatial dynamics, and stability of novel seed dispersal mutualistic networks in Hawai‘i. *ECOLOGICAL NETWORKS Science* 364 (6435), 78-82.; <https://10.1126/science.aau8751>
- Wang, Y.I., Naumann, U., Wright, S.T., & Warton, D.I. (2012): mvabund— an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 471-474. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00190.x>
- Wernham, C., Toms, M., Marchant, J., Clark, J., Siriwardena, G., Baillie, S. (2002): *The migration breeding atlas: movements of the birds of Britain and Ireland*. T & AD Poyser, London, UK
- Westoby, M., Leishman, M., & Lord, J. (1996): Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1345), 1309-1318.
- Wetlands International (2023): Waterbird population estimates. Retrieved from wpe.wetlands.org
- Whelan, J.Ch. & Sekercioglu, H.C. & Wenny, D. (2015): Why Birds Matter: From Economic Ornithology to Ecosystem Services. *Journal of Ornithology*. In press. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1229-y>
- Wood, T. S. & B. Okamura (2005): *A new key to the freshwater bryozoans of Britain, Ireland and Continental Europe, with notes on their ecology*. Freshwater biological Association Scientific Publication 63: 1–113.
- Yalden, D.W. and Albarella, U. (2009): *The history of British Birds*. Oxford University Press, Oxford
- Zwolak, R. (2018): How intraspecific variation in seed-dispersing animals matters for plants. *Biological Reviews* 93, 897–913. <https://doi.org/10.1111/brv.12377>

6. Függelékek

F1.táblázat: Van der Pijl (1982) és Julve (1998) szerint a vizsgálatunkban feljegyzett növényfajokra alkalmazott terjesztési szindrómák leírása

terjesztési szindróma	leírás	feltételezett alkalmazkodás
anemochória	szél általi terjesztés	por; tollas, szárnyas diasporák; léggömbök
autochória	maga a növény általi terjesztés	ballisztikai képességek: elhalt vagy élő szövetek feszültsége a magok kilövése érdekében; vagy kúszó diasporák: a mozgásokat végző diasporák higroszkópos sörtéi
barochória	gravitáció általi terjesztés	nehéz gyümölcsök vagy magok egyéb nyilvánvaló alkalmazkodás nélkül
endozoochória	az állatok emésztőrendszerében való terjesztés	gyümölcsök vonzó, húsos, ehető részekkel, érett állapotot jelző színekkel
epizoochória	az állatok külsején való terjesztés	horgok és tüskék a gyümölcsökön
hidrochória	eső vagy vízáramlatok általi terjesztés	hidrofób vagy lebegő magok

Julve, P. (1998): Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. – Inst. Catholique de Lille, Lille, France, <<http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>> letöltve: 2017. november 26.

van der Pijl, L. (1982): Principles of dispersal in higher plants (Vol. 214). Berlin: Springer-Verlag

F2.táblázat: Észak-Angliában található 18 mintavételezési helyszín adatai /lásd még 1.ábra és F3.táblázat/

dátum	helyszín	WGS84_X	WGS84_Y	vizes élőhely típusa	faj	mintaszám
2016.01.25	Martin Mere	53.622457	-2.868174	természetes	<i>Anas platyrhynchos</i>	2
2016.05.08.	Moses Gate Country Park	53.556275	-2.391455	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	1
2016.05.08.	Moses Gate Country Park	53.556275	-2.391455	városi	<i>Branta canadensis</i>	17
2016.05.16.	Rostherne Mere	53.353957	-2.385902	természetes	<i>Anas platyrhynchos</i>	19
2016.05.16.	Rostherne Mere	53.353957	-2.385902	természetes	<i>Branta canadensis</i>	2
2016.06.21.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	5
2016.06.22.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	4
2016.06.22.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Branta canadensis</i>	13
2016.06.23.	Moses Gate Country Park	53.556275	-2.391455	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	5
2016.06.23.	Moses Gate Country Park	53.556275	-2.391455	városi	<i>Branta canadensis</i>	10
2016.06.23.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Branta canadensis</i>	3

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

dátum	helyszín	WGS84_X	WGS84_Y	vizes élőhely típusa	faj	mintaszám
2016.06.26.	Fell Foot	54.27475	-2.95362	természetes	<i>Anas platyrhynchos</i>	22
2016.06.26.	Ambleside	54.421109	-2.964799	természetes	<i>Branta canadensis</i>	17
2016.06.26.	Bowness on Windermere	54.365353	-2.924245	természetes	<i>Branta canadensis</i>	11
2016.06.26.	Fell Foot	54.27475	-2.95362	természetes	<i>Branta canadensis</i>	11
2016.06.29.	Fell Foot	54.27475	-2.95362	természetes	<i>Anas platyrhynchos</i>	7
2016.07.05.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	24
2016.07.05.	Stanley Park Liverpool	53.436656	-2.965542	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	6
2016.07.05.	Liverpool-Leeds Canal (Liverpool)	53.424039	-2.989574	városi	<i>Branta canadensis</i>	6
2016.07.14.	Budworth Mere	53.287386	-2.517185	természetes	<i>Anas platyrhynchos</i>	5
2016.07.14.	Pickmere	53.289836	-2.476781	természetes	<i>Anas platyrhynchos</i>	15
2016.07.14.	Rostherne Mere	53.353957	-2.385902	természetes	<i>Anas platyrhynchos</i>	34
2016.07.14.	Budworth Mere	53.287386	-2.517185	természetes	<i>Branta canadensis</i>	10
2016.07.26.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	15
2016.07.26.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Branta canadensis</i>	5
2016.07.29.	Crosby Boating Lake	53.474134	-3.035841	városi	<i>Branta canadensis</i>	6
2016.07.30.	Crosby Boating Lake	53.474134	-3.035841	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	11
2016.07.31.	Stanley Park Liverpool	53.436656	-2.965542	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	18
2016.08.02.	West Kirby	53.370353	-3.179249	természetes	<i>Branta canadensis</i>	6
2016.08.03.	Ellesmere Mere	52.908355	-2.883214	természetes	<i>Branta canadensis</i>	9
2016.08.16.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	9
2016.09.01.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	15
2016.09.23.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Branta canadensis</i>	5
2016.09.13.	Rostherne Mere	53.353957	-2.385902	természetes	<i>Anas platyrhynchos</i>	25
2016.10.10.	Sefton Park Liverpool	53.382314	-2.938112	városi	<i>Anas platyrhynchos</i>	15
2019.04.14.	Doxey Marshes	52.821177	-2.146054	természetes	<i>Branta canadensis</i>	30
2019.04.14.	Wolseley bridge	52.785478	-1.970121	természetes	<i>Branta canadensis</i>	30
2019.04.22.	Bowness on Windermere	54.365353	-2.924245	természetes	<i>Branta canadensis</i>	30
2019.04.27.	Killington	54.314697	-2.629783	természetes	<i>Branta canadensis</i>	29

F3.táblázat: Corine felszínborítási terület és százalékos arányok a gyűjtőhelyek 1 km-es körzetére vonatkoztatva /A természetes élőhelyek dőlt betűvel vannak szedve/

helyszín	Corine felszínborítás	terület (ha)	a borítás százaléka (%)
<i>Wolseley bridge</i>	legelők	232	76
	nem egybefüggő városszerkezet	13	4
	sport- és szabadidős létesítmények	26	8
	öntözetlen szántóföldek	9	3
	lomlevelű erdők	4	1
	tűlevelű erdők	5	2
	vegyes erdők	14	5
<i>West Kirby</i>	összefüggő városszerkezet	41	14
	nem egybefüggő városszerkezet	195	65
	sport- és szabadidős létesítmények	3	1
	árapály közti laposok	63	21
Stanley Park Liverpool	nem egybefüggő városszerkezet	118	39
	összefüggő városszerkezet	103	34
	városi zöldterületek	81	27
Sefton Park Liverpool	nem egybefüggő városszerkezet	156	52
	összefüggő városszerkezet	8	3
	városi zöldterületek	138	46
<i>Rostherne Mere</i>	öntözetlen szántóföldek	82	27
	út- és vasúthálózatok és a hozzájuk tartozó földterületek	12	4
	legelők	161	53
	víztestek	47	16
<i>Pickmere</i>	öntözetlen szántóföldek	175	58
	legelők	87	29
	nem egybefüggő városszerkezet	41	13
Moses Gate Country Park	nem egybefüggő városszerkezet	126	42
	sport- és szabadidős létesítmények	161	53
	legelők	15	5
<i>Martin Mere</i>	sport- és szabadidős létesítmények	158	52
	öntözetlen szántóföldek	143	48
Liverpool-Leeds Canal (Liverpool)	nem egybefüggő városszerkezet	156	52
	kikötői területek	114	38
	ipari és kereskedelmi egységek	32	10
<i>Killington</i>	legelők	164	55
	vegyes erdők	3	1
	természetes gyepek	32	11
	fenyér	37	12
	víztestek	65	21
<i>Fell Foot</i>	víztestek	25	8
	legelők	46	15
	tűlevelű erdők	40	13
	vegyes erdők	187	62
	átmeneti erdős-cserjés területek	2	1
<i>Ellesmere Mere</i>	nem egybefüggő városszerkezet	47	16
	sport- és szabadidős létesítmények	67	22
	öntözetlen szántóföldek	36	12
	legelők	105	35
	víztestek	48	16

<i>Doxey Marshes</i>	legelők	26	9
	nem egybefüggő városszerkezet	93	31
	ipari és kereskedelmi egységek	7	2
	öntözetlen szántóföldek	177	59
<i>Crosby Boating Lake</i>	nem egybefüggő városszerkezet	113	37
	kikötői területek	95	31
	városi zöldterületek	44	15
	árapály közti laposok	16	5
	víztestek	26	8
	tenger és óceán	8	3
<i>Budworth Mere</i>	nem egybefüggő városszerkezet	1	0
	sport- és szabadidős létesítmények	32	10
	öntözetlen szántóföldek	109	36
	legelők	70	23
	lomblevelű erdők	53	17
	víztestek	38	13
<i>Bowness on Windermere</i>	nem egybefüggő városszerkezet	98	33
	sport- és szabadidős létesítmények	20	7
	elsődlegesen mezőgazdasági területek jelentős természeti képződményekkel	1	0
	lomblevelű erdők	20	7
	vegyes erdők	23	8
	víztestek	138	46
<i>Ambleside</i>	víztestek	71	24
	nem egybefüggő városszerkezet	51	17
	legelők	93	31
	vegyes erdők	72	24
	fenyér	13	4

A mintavételi helyek természetességének minősítésére a mintavételi helyek központi koordinátája körüli 1 km sugarú körben vizsgáltuk a felszínborítást, ami egy 2018-as, online elérhető Corine adatbázison alapult (<https://www.data.gov.uk/dataset/cd2c59e7-afd9-471d-a056-c5845619dcd7/corine-land-cover-2018-for-the-uk-isle-of-man-jersey-and-guernsey?fbclid=IwAR2Gkec08sW8upDUz-yBBt7Ao2EM07AAJf0k-6nXDnSLiJhdk9ABhlCreRA>).

A természeti és városi helyszínek osztályozása a terepmunka során szerzett vizuális benyomás alapján történt. A táblázatban szereplő felszínborítási adatok nagymértékben alátámasztják a terepi természetes/városi felosztásunkat. Van azonban néhány nyilvánvaló anomália: Például Martin Mere-t 52%-ban „sport- és szabadidős létesítményként” írják le, azonban valójában ez egy nyilvánosan látogatható természetvédelmi terület. Ezenkívül a West Kirby terület borításának elemzése nem azonosítja a „nem egybefüggő városszerkezet” vidékibb jellegét, amely sokkal nyitottabb mezőgazdasági tájhoz kapcsolódik, és egyértelműen vidéki élőhelyek választják el a területet Liverpool nagy városi agglomerációjától, és Birkenhead-től.

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

	<i>Plantago media</i>	barochória	kaszat	4	2.62	1.19	-	-	-	-	3	1	3	0	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	barochória	toktermés	10	0.64	0.45	23	5	10	5	-	-	-	-	1	1	1	0	-	-	-	
	<i>Veronica beccabunga</i>	barochória	toktermés	10	0.66	0.56	7	1	7	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Veronica montana</i>	epizoochória	toktermés	6	2.19	1.81	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	0
Poaceae	<i>Agrostis stolonifera</i>	barochória	szem	6	1.95	0.46	4	3	2	0	25	4	13	0	3	1	3	0	-	-	-	-
	<i>Alopecurus pratensis</i>	barochória	szem	5	2.45	1.12	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	epizoochória	szem	6	1.68	0.72	-	-	-	-	-	-	-	-	4	2	2	1	-	-	-	-
	<i>Lolium perenne</i>	barochória	szem	5	3.72	1.15	-	-	-	-	5	1	5	1	2	2	1	0	-	-	-	-
	<i>Poa annua</i>	barochória	szem	5	1.59	0.67	15	3	10	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-						20	6	9	0	1	1	1	0	3	3	1	1	-	-	-	-
Polygonaceae	<i>Rumex acetosa</i>	anemochória	kaszat	5	2.08	1.22	2	1	2	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Potamogetonaceae	<i>Potamogeton pectinatus</i>	hidrochória	kaszat	12	3.27	2.48	-	-	-	-	61	7	16	10	-	-	-	-	-	-	-	-
e	<i>Potamogeton pusillus</i>	hidrochória	kaszat	12	2.23	1.36	1	1	1	0	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Ranunculaceae	<i>Ranunculus acris</i>	epizoochória	kaszat	6	3.56	2.32	33	3	20	0	-	-	-	-	10	3	5	3	-	-	-	-
	<i>Ranunculus sceleratus</i>	hidrochória	kaszat	8	1.28	0.95	2	1	2	0	7	2	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosaceae	<i>Rubus fruticosus agg.</i>	endozoochória	csonthéjas	6	3.08	2.02	1	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Rubus idaeus</i>	endozoochória	csonthéjas	5	2.78	1.62	-	-	-	-	1	1	1	0	-	-	-	-	1	1	1	0
	<i>Rubus sp. small</i>						3	2	2	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
total							406				30	342			40	138		43	44		1	

a) Julve, P. (1998): Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. – Inst. Catholique de Lille, Lille, France, <<http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>> letöltve: 2017. november 26.

b) Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B., & Bunce, R.G.H. (1999): Ellenberg's indicator values for British plants. ECOFACT Volume 2 Technical Annex. Huntingdon, Institute of Terrestrial Ecology, 46pp. <https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/6411/>

Domina, G., Galasso, G., Bartolucci, F. & Guarino, R. (2018): Ellenberg Indicator Values for the vascular flora alien to Italy. Electronic Supplementary File 1. Flora Mediterranea. 28. <https://doi.org/10.7320/FIMedit28.053.1>.

¹ neofiton

² archaeofiton

F5.táblázat: A) A binomiális glmer modellek (lme4 csomag) eredményei, függő változóként a magok jelenlétét/hiányát mintánként, független változóként pedig a madárfajt, az élőhely típusát és a minta tömegét használva. A gyűjtés dátuma véletlenszerű tényezőként szerepelt. B) A negatív binomiális glmTMB modellek (glmmTMB csomag) eredményei, függő változóként a mintánkénti összes magszámot, független változóként a madárfajt, az élőhely típusát és a mintatömeget használva. A gyűjtés dátuma véletlenszerű tényezőként szerepelt. C) A negatív binomiális glmTMB modellek (glmmTMB csomag) eredményei, függő változóként a mintánkénti terjesztett fajok számát, független változóként pedig a terjesztő fajt, az élőhely típusát és a minta tömegét használva. A gyűjtés dátuma véletlenszerű tényezőként szerepelt.

A)	becslés	SE	z-érték	p-érték
(Intercept)	-3.365	0.755	-4.457	8.32e-06
tőkés réce	0.885	0.464	1.908	0.056
városi élőhely	0.397	0.862	0.460	0.646
minta tömege	0.123	0.046	2.675	0.008
B)	becslés	SE	z-érték	p-érték
(Intercept)	-2.913	0.892	-3.265	0.001
tőkés réce	1.850	0.502	3.689	<0.001
városi élőhely	0.627	1.055	0.594	0.552
minta tömege	0.146	0.056	2.598	0.009
C)	becslés	SE	z-érték	p-érték
(Intercept)	-2.866	0.579	-4.950	7.43e-07
tőkés réce	0.859	0.379	2.266	0.024
városi élőhely	0.223	0.646	0.345	0.730
minta tömege	0.075	0.036	2.082	0.037

F6.táblázat: Összefoglaló az egyes halfajok az ikráinak beszerzéséről, megtermékenyítésére alkalmazott módszerekről, valamint az etetési kísérletek előtti inkubációs idő során és a bélben való áthaladást követően az ikrák számára biztosított hőmérsékletről

halfaj	hőmérséklet (°C)	hónap	hormon-indukált	hormon	dózis (nőstény/hím)	lefejve	megtermékenyítés	eredet
hibrid afrikai harcsa	25	június	igen	ovopel	1 pellet/kg mindkettőnek	igen	mesterséges	fogságban szaporodó populáció
amur	24	június	igen	ponty hipofízis hormon	4 mg/kg mindkettőnek	igen	mesterséges	fogságban szaporodó populáció
közönséges ponty	22	május	igen	ponty hipofízis hormon	4 mg/kg / 2 mg/kg	igen	mesterséges	fogságban szaporodó populáció
naphal	19	június	nem	nem volt	-	igen	mesterséges	vad populáció
amurgéb	20	május	igen	ponty hipofízis hormon	4 mg/kg / 2 mg/kg	igen	féltermészetes	vad populáció
kínai razbóra	22	május	igen	ponty hipofízis hormon	4 mg/kg / 2 mg/kg	igen	féltermészetes	vad populáció
fogassüllő	14	március	igen	Gonadotropin-termelő hormon	5 µg/kg mindkettőnek	igen	mesterséges	fogságban szaporodó populáció
európai harcsa	24	június	igen	ponty hipofízis hormon	4.5 mg/kg / 4 mg/kg	igen	mesterséges	fogságban szaporodó populáció
compó	23	május	igen	ponty hipofízis hormon	8 mg/kg / 4 mg/kg	igen	mesterséges	fogságban szaporodó populáció

F7.táblázat: A vizsgálatokba bevont családok és halfajok, az etetett ikrák termékenységi aránya, a kísérlethez felhasznált ikrák száma, az etetésben részt vevő és az etetést követően sértetlen ikrát szolgáltató récék száma, az épen átjutó szaporítóképletek száma az áthaladási idő függvényében (zárójelben az élő embriók), valamint a kikelt egyedek száma

család	halfaj	ikrák termékenysége (%)	etetett ikrák száma récénként	etetett récék száma	sértetlen ikrákat átadó récék száma						összes átjutó ikra	átjutó ikrákban lévő élő embrió	kikelt egyed
						1 h	2 h	4 h	8 h	12 h			
Clariidae	hibrid afrikai harcsa - <i>Clarias gariepinus</i> (Burchell, 1822) x <i>Heterobranchus longifilis</i> (Valenciennes, 1840)	100	4000	8	1		3(1)				3	1	0
Xenocyprididae	amur - <i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	100	4000	8	-						0	-	-
Cyprinidae	közönséges ponty - <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	100	1000	8	1	1(1)					1	1	0
Centrarchidae	naphal - <i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	53	2000	8	3	24(5)	3(2)	1(0)	1(0)		29	7	0
Odontobutidae	amurgéb - <i>Percottus glenii</i> Dybowski, 1877	100	1700	1	-						0	-	-
Gobionidae	kínai razbóra - <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck & Schlegel, 1846)	100	1000	4	1	4(2)					4	2	1
Percidae	fogassüllő - <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	100	500	8	-						0	-	-
Siluridae	európai harcsa - <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	100	750	8	1	2(0)					2	0	0
Tincidae	compó - <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	100	2000	8	3	4(4)	1(1)				5	5	3

F8.táblázat: A vizsgálatok során felhasznált tulajdonságok magyarázata

tulajdonság	leírás	skála
a növények relatív víznedvességigénye (WB-érték) ¹	az Ellenberg F értékkel egyenértékű, de a magyar flórához igazítva	1: erősen szárazságtűrő növények, gyakorta teljesen kiszáradó, vagy huzamosabb ideig száraz (sziklai, félsivatagi jellegű) termőhelyeken 2: szárazságjelző növények, hosszú száraz periódusú termőhelyeken 3: szárazságtűrő növények, alkalmilag üde termőhelyeken is előfordulnak 4: félszáraz termőhelyek növényei 5: félüde termőhelyek növényei 6: üde termőhelyek növényei 7: nedvességjelzők, súlypontosan a jól átszellőzött, nem vizenyős talajok növényei 8: nedvességjelző, de rövid elárasztást is tűrő növények 9: talajvízjelző növények, súlyozottan az átítatott, levegőszegény talajokon 10: változó vízállású, rövid ideig kiszáradó termőhelyek vízi növényei 11: vízben úszó, gyökerező vagy lebegő vízi szervezetek 12: alámerült vízi növények
a növények relatív fényigénye (LB-érték) ¹	az Ellenberg L értékkel egyenértékű, de a magyar flórához igazítva	1: mélyárnyék-növények, még 1% relatív fény mellett is fotoszintetizálnak 2: erősen árnyéktűrő növények, min. 1-5% relatív fény mellett is fotoszintetizálnak 3: árnyéktűrő növények, min. < 5% mellett fotoszintetizálnak, de világosabb helyen is megélnek 4: árnyék-félsárnyéknövények, min. > 10% mellett fotoszintetizálnak 5: félsárnyéknövények, min. 5-10% mellett fotoszintetizálnak, de teljes fényben ritkák 6: félsárnyék-félnapnövények, min. 10-40% relatív fény mellett fotoszintetizálnak 7: félnapnövények, többnyire teljes fényben élnek, de árnyéktűrők is 8: napnövények, min. > 40% fény mellett fotoszintetizálnak, csak kivételesen kevesebb 9: teljes napnövények, min. > 50% fény mellett fotoszintetizálnak, csak teljesen nyitott helyeken
a növények relatív nitrogénszüksége (NB-value) ¹	az Ellenberg N értékkel egyenértékű, de a magyar flórához igazítva	1: steril, szélsőségesen tápanyagszegény termőhelyek növényei 2: erősen tápanyagszegény termőhelyek növényei 3: mérsékelten oligotróf termőhelyek növényei 4: szubmezotróf termőhelyek növényei 5: mezotróf termőhelyek növényei 6: mérsékelten tápanyaggazdag termőhelyek növényei 7: tápanyagban gazdag termőhelyek növényei

		8: trágyázott talajok N-jelző növényei 9: túltrágyázott, hipertróf termőhelyek, romtalajok növényei
specifikus levélterület (SLA) ²	a levélterület és a levél száraz tömegének aránya	mért érték
levél szárazanyag-tartalom (LDMC) ²	egy növényfaj erőforrás-használati stratégiájának mutatója, vagyis az egyik végletben a gyors asszimiláció és növekedés, a másikban pedig a jól védett szövetekben az erőforrások hatékony megőrzése közötti trade-off	mért érték
növénymagasság ³	a növény szárának maximális magassága	mért érték
trofikus niche ⁴	A trofikus niche azt írja le, hogy egy élőlény hogyan nyer energiát a környezetében rendelkezésre álló erőforrásokból.	<u>vízi ragadozó</u> : olyan faj, amely vízi rendszerekben a táplálékforrásainak legalább 60%-át gerinces és gerinctelen állatokból (pl.: halak, rákfélék, puhatestűek, stb.) szerzi be; <u>vízi növényevő</u> : olyan faj, amely vízi rendszerekben a táplálékforrásainak legalább 60%-át növényi anyagokból (pl.: algák, vízinövények levelei) nyeri; <u>szárazföldi növényevő</u> : olyan faj, amely szárazföldi rendszerben fűvel, levelekkel, rügyekkel, virágokkal, vagy más növényzettel (kivéve a gyümölcsöt, magokat, és a nektárt) táplálkozik; <u>mindenevő</u> : a trofikus szinteken belül vagy azok között, viszonylag egyenlő arányban több niche-t használó faj
csőr hossz koponyáig ⁴	csőr hossza a csőrhegytől a koponyáig mérve a csőr mentén	mért érték
csőr hossz orrnyílásig ⁴	csőr hossza a csőrhegytől az orr elülső széléig mérve	mért érték
csőrszélesség ⁴	a csőr legnagyobb szélessége, ahol a csőr kemény (a szájzug puha részeit nem mérjük)	mért érték
csőrmélység ⁴	a csőr teteje és alja közötti távolság az orrlyuk csőrhegy felőli szélén mérve	mért érték
tarsus (lábtő) hossza ⁴	a tarsometatarsalis csont hossza	mért érték
tömeg ⁴	a madár testtömege	mért érték

¹ Bartha, D. (2000): Ökológiai és természetvédelmi jelzőszámok a vegetáció értékelésében / Ecological and nature conservation indicators in vegetation assessment. Erdészeti és Faipari Egyetem, Sopron

² Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann,

- B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E. and Peco, B. (2008): The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96: 1266-1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- ² McIntosh-Buday, A., Sonkoly, J., Takács, A., Balogh, N., Kovacsics-Vári, G., Teleki, B., ... & Tóth, E. (2022): New data of plant leaf traits from Central Europe. *Data in Brief*, 42, 108286.; <https://doi.org/10.1016/j.dib.2022.108286>
- ³ Sonkoly, J., Tóth, E., Balogh, N., Balogh, L., Bartha, D., Csendesné Bata, K., ... & Török, P. (2023): PADAPT 1.0—the Pannonian dataset of plant traits. *Scientific Data*, 10(1), 742. <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02619-9>
- ⁴ Tobias, J.A., Sheard, C., Pigot, A.L., Devenish, A.J., Yang, J., Sayol, F., ... & Schleuning, M. (2022): AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters*, 25(3), 581-597. <https://doi.org/10.1111/ele.13898>

F9.táblázat: A vizsgált madárfajok és funkcionális tulajdonságaik, trofikus niche kategóriáik. Az összes adatot az AVONET tulajdonságok adatbázisából gyűjtöttük össze (Tobias et al. 2022) és (Pigot et al. 2020)

család	faj	testtömeg (g)	csőrhossz koponyáig (mm)	csőrhossz orrnyílásig (mm)	csőrszélesség (mm)	csőrmélység (mm)	lábtő (tarsus) hossza (mm)	trofikus niche
<i>Anatidae</i>	<i>Anas clypeata</i>	612.6	68.8	47.9	18.6	18.7	33.8	vízi ragadozó
	<i>Anas crecca</i>	341.9	36.2	29.2	11.8	11.4	26.4	vízi növényevő
	<i>Anas querquedula</i>	325.6	39.2	30.0	13.8	12.5	26.0	vízi növényevő
	<i>Anas platyrhynchos</i>	843.4	58.5	41.0	20.8	17.8	40.6	vízi növényevő
	<i>Anser albifrons</i>	2506.4	48.7	27.6	18.4	17.5	65.0	szárazföldi növényevő
	<i>Anser anser</i>	3302.4	61.2	31.8	22.5	21.6	76.2	szárazföldi növényevő
	<i>Mareca penelope</i>	770.0	38.5	26.5	15.5	12.4	35.5	mindenevő
<i>Ardeidae</i>	<i>Ixobrychus minutus</i>	99.5	57.2	39.4	6.1	8.9	48.4	vízi ragadozó
<i>Charadriidae</i>	<i>Charadrius dubius</i>	38.7	16.1	9.3	2.6	3.1	23.2	vízi ragadozó
	<i>Vanellus vanellus</i>	218.4	28.1	14.9	4.6	5.5	48.3	mindenevő
<i>Laridae</i>	<i>Larus cachinnans</i>	1111.9	65.2	24.3	8.0	16.5	66.9	mindenevő
<i>Podicipedidae</i>	<i>Tachybaptus ruficollis</i>	169.4	23.9	11.5	4.4	6.7	35.4	vízi ragadozó
<i>Recurvirostridae</i>	<i>Himantopus himantopus</i>	176.8	65.7	49.1	4.5	4.7	110.8	vízi ragadozó
	<i>Recurvirostra avosetta</i>	304.0	83.7	69.8	6.4	4.7	86.9	vízi ragadozó
<i>Scolopacidae</i>	<i>Calidris alpina</i>	51.9	36.9	28.1	2.9	4.3	24.7	vízi ragadozó
	<i>Calidris pugnax</i>	131.7	37.6	26.7	3.8	5.1	42.9	vízi ragadozó
	<i>Gallinago gallinago</i>	112.9	69.7	56.9	4.6	6.0	30.0	vízi ragadozó
	<i>Lymnocyptes minimus</i>	50.1	43.2	36.5	4.1	6.8	23.3	vízi ragadozó
	<i>Numenius arquata</i>	803.0	145.8	122.5	8.9	9.7	82.7	vízi ragadozó
	<i>Tringa erythropus</i>	158.0	63.0	50.4	4.1	5.7	57.2	vízi ragadozó
	<i>Tringa glareola</i>	62.1	32.5	24.3	2.9	3.9	35.1	vízi ragadozó
<i>Threskiornithidae</i>	<i>Tringa nebularia</i>	187.0	63.6	42.9	4.1	6.0	58.0	vízi ragadozó
	<i>Platalea leucorodia</i>	1868.0	190.3	172.2	26.3	15.2	129.0	vízi ragadozó

F10.táblázat: A teljes hálózatra kiterjedő hálózati elemzések összefoglalása az epizoochória és az endozoochória által terjesztett magokra és a gerinctelenekre vonatkozóan. A null modellek mátrixaiból kapott érték, átlagérték (Mean null), SD-érték (SD null), valamint a modelljeink szignifikancia értéke (p-érték).

Matrix	Metric	érték	Mean null	SD null	p-érték
epizoochória növények	WNODF	0.000	5.990	5.277	1.000
	Q	0.556	0.441	0.075	0.100
	NODF	24.194	15.044	9.806	0.180
	M	0.550	0.401	0.095	0.050
endozoochória növények	WNODF	12.250	4.616	0.870	<0.001
	Q	0.493	0.517	0.027	0.800
	NODF	22.644	7.979	1.554	<0.001
	M	0.505	0.492	0.027	0.270
endozoochória gerinctelenek	WNODF	13.769	19.112	3.580	0.926
	Q	0.161	0.185	0.018	0.930
	NODF	28.662	11.493	4.049	<0.001
	M	0.540	0.496	0.053	0.180

F11.táblázat: Filogenetikailag korrigált generalizált lineáris modellek és randomizációik statisztikailag szignifikáns eredményei az endozoochór növényhálózatban. (Összehasonlításoknál az első kategória a referencia.)

		normalizáltsági fok		beágyazottsági hozzájárulás		súlyozott beágyazottsági hozzájárulás		d'	
		együtthatók	p-érték	együtthatók	p-érték	együtthatók	p-érték	együtthatók	p-érték
	összehasonlítás								
csőrmélység		-0.007	<0.001						
csőrszélesség*		0.031	<0.001	-0.188	0.025				
Tarsus hossz*						0.031	<0.001		
niche	vízi növényevő vs. vízi ragadozó	2.327	<0.001	1.079	0.002	0.001	0.009		
	vízi ragadozó vs. mindenevő	-1.188	0.005			-0.009	<0.001		
	vízi növényevő vs. mindenevő	1.090	0.016	1.147	0.004				
niche*	vízi növényevő vs. vízi ragadozó	2.326	<0.001	1.057	0.009	0.025	0.015		
	vízi ragadozó vs. mindenevő	-1.133	0.003			-0.003	0.017		
	vízi növényevő vs. mindenevő	-0.955	0.009	-1.066	0.005				
	vízi növényevő vs szárazföldi növényevő							-0.319	0.053
LB						0.002	0.055		
SLA						-0.009	0.012	-0.075	0.043
LDMC				0.007	0.004				
növénymagasság		-2.443	0.012						

* tartalmazza a súlyt kovariánsként

F12.táblázat: Filogenetikailag korrigált generalizált lineáris modellek és randomizációik statisztikailag szignifikáns eredményei az endozoochór gerinctelen hálózatban. Minden tulajdonságot külön-külön elemeztünk a hálózati paraméterek alapján. (Összehasonlításoknál az első kategória a referencia.)

	összehasonlítás	normalizáltsági fok		beágyazottsági hozzájárulás		súlyozott beágyazottsági hozzájárulás		d'	
		együtthatók	p-érték	együtthatók	p-érték	együtthatók	p-value	együtthatók	p-érték
csőrmélység								0.043	0.050
csőrszélesség								0.012	0.041
tarsus hossz*								-0.071	0.033
pete hossz		-0.013	<0.001			0.087	0.010		
niche*	vízi növényevő vs. vízi ragadozó	0.416	0.009	-2.248	0.023	0.093	0.022		
	szárazföldi növényevő vs. vízi ragadozó	0.075	0.037	-1.131	0.030	0.005	0.017		

* tartalmazza a súlyt kovariánsként

F13.táblázat: Az egyes hálózati mérőszámokhoz és tulajdonságokhoz használt filogenetikailag korrigált általánosított lineáris modellek leírása

növényi tulajdonságok			növényhálózati madártulajdonságok			gerinctelenhálózati gerinctelen- és madártulajdonságok		
függő változó	független változó	randomizálás alkalmazása (I/N)	függő változó	független változó	randomizálás alkalmazása (I/N)	függő változó	független változó	randomizálás alkalmazása (I/N)
normalizáltsági fok	log(maghossz)	I	log(normalizáltsági fok)	log(testtömeg)	N	normalizáltsági fok	log(testtömeg)	I
beágyazottsági hozzájárulás	log(maghossz)	I	log(beágyazottsági hozzájárulás +1)	log(testtömeg)	N	beágyazottsági hozzájárulás	log(testtömeg)	I
súlyozott beágyazottság	log(maghossz)	I	súlyozott beágyazottság	log(testtömeg)	I	súlyozott beágyazottság	log(testtömeg)	I
d	log(maghossz)	I	d	log(testtömeg)	I	d	log(testtömeg)	I
normalizáltsági fok	log(magszélesség)	I	log(normalizáltsági fok)	log(csórhossz koponyáig)	N	normalizáltsági fok	log(csórhossz koponyáig)	I
beágyazottsági hozzájárulás	log(magszélesség)	I	log(beágyazottsági hozzájárulás +1)	log(csórhossz koponyáig)	N	beágyazottsági hozzájárulás	log(csórhossz koponyáig)	I
súlyozott beágyazottság	log(magszélesség)	I	súlyozott beágyazottság	log(csórhossz koponyáig)	I	súlyozott beágyazottság	log(csórhossz koponyáig)	I
d	log(magszélesség)	I	d	log(csórhossz koponyáig)	I	d	log(csórhossz koponyáig)	I
normalizáltsági fok	log(SLA)	I	log(normalizáltsági fok)	log(csórhossz orrnyílásig)	N	normalizáltsági fok	log(csórhossz orrnyílásig)	I
beágyazottsági hozzájárulás	log(SLA)	I	log(beágyazottsági hozzájárulás +1)	log(csórhossz orrnyílásig)	N	beágyazottsági hozzájárulás	log(csórhossz orrnyílásig)	I
súlyozott beágyazottság	log(SLA)	I	súlyozott beágyazottság	log(csórhossz orrnyílásig)	I	súlyozott beágyazottság	log(csórhossz orrnyílásig)	I
d	log(SLA)	I	modc	log(csórhossz orrnyílásig)	I	d	log(csórhossz orrnyílásig)	I
normalizáltsági fok	LDMC	I	log(normalizáltsági fok)	csórszélesség	N	normalizáltsági fok	log(csórszélesség)	I
beágyazottsági hozzájárulás	LDMC	I	log(beágyazottsági hozzájárulás +1)	csórszélesség	N	beágyazottsági hozzájárulás	log(csórszélesség)	I

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

súlyozott beágyazottság	LDMC	I	súlyozott beágyazottság	csőrszélesség	I	súlyozott beágyazottság	log(csőrszélesség)	I
d	LDMC	I	d	csőrszélesség	I	d	log(csőrszélesség)	I
normalizáltsági fok	LB	I	log(normalizáltsági fok)	csőrmélység	N	normalizáltsági fok	log(csőrmélység)	I
beágyazottsági hozzájárulás	LB	I	log(beágyazottsági hozzájárulás +1)	csőrmélység	N	beágyazottsági hozzájárulás	log(csőrmélység)	I
súlyozott beágyazottság	LB	I	súlyozott beágyazottság	csőrmélység	I	súlyozott beágyazottság	log(csőrmélység)	I
d	LB	I	d	csőrmélység	I	d	log(csőrmélység)	I
normalizáltsági fok	WB	I	log(normalizáltsági fok)	log(tarsus hossza)	N	normalizáltsági fok	log(tarsus hossza)	I
beágyazottsági hozzájárulás	WB	I	log(beágyazottsági hozzájárulás +1)	log(tarsus hossza)	N	beágyazottsági hozzájárulás	log(tarsus hossza)	I
súlyozott beágyazottság	WB	I	súlyozott beágyazottság	log(tarsus hossza)	I	súlyozott beágyazottság	log(tarsus hossza)	I
d	WB	I	d	log(tarsus hossza)	I	d	log(tarsus hossza)	I
normalizáltsági fok	NB	I	log(normalizáltsági fok)	trofikus niche	N	normalizáltsági fok	trofikus niche	I
beágyazottsági hozzájárulás	NB	I	log(beágyazottsági hozzájárulás +1)	trofikus niche	N	beágyazottsági hozzájárulás	trofikus niche	I
súlyozott beágyazottság	NB	I	súlyozott beágyazottság	trofikus niche	I	súlyozott beágyazottság	trofikus niche	I
d	NB	I	d	trofikus niche	I	d	trofikus niche	I
normalizáltsági fok	terjesztési szindróma	I				normalizáltsági fok	log(gerinctelen pete hossza)	I
beágyazottsági hozzájárulás	terjesztési szindróma	I				beágyazottsági hozzájárulás	log(gerinctelen pete hossza)	I
súlyozott beágyazottság	terjesztési szindróma	I				súlyozott beágyazottság	log(gerinctelen pete hossza)	I
d	terjesztési szindróma	I				d	log(gerinctelen pete hossza)	I

normalizáltsági	növény	I
fok	magassága	
beágyazottsági	növény	I
hozzájárulás	magassága	
súlyozott	növény	I
beágyazottság	magassága	
d	növény	I
	magassága	

7. Az értekezés alapjául szolgáló tudományos közlemények listája

- Tóth, P., Green, A. J., Wilkinson, D. M., Brides, K., & Lovas-Kiss, Á. (2023): Plant traits associated with seed dispersal by ducks and geese in urban and natural habitats. *Ecology and Evolution*, 13, e10677. <https://doi.org/10.1002/ece3.10677>
- Lovas-Kiss, Á., Antal, L., Mozsár, A., Nyeste, K., Somogyi, D., Kiss, B., Tóth, R., Tóth, F., Lilla Fazekas, D., Vítál, Z., Halasi-Kovács, B., Tóth, P., Szabó, N., Löki, V., Vincze, O. and András Lukács, B. (2024): Bird-mediated endozoochory as a potential dispersal mechanism of bony fishes. *Ecography* e07124. <https://doi.org/10.1111/ecog.07124>
- Tóth, P., Sebastián-González, E., Simay, G., dr. Koleszár, B., Lukács, B.A, Malkócs, T., Green, A.J., Lovas-Kiss, Á. (submitted): Body morphology and other functional traits drive dispersal networks between waterbirds and plants or invertebrates



Nyilvántartási szám: DEENK/261/2024.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Tóth Pál János
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10095151

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (2)

1. Lovas-Kiss, Á., Antal, L., Mozsár, A., Nyeste, K. J., Somogyi, D., Kiss, B., Tóth, R., Tóth, F., Fazekas, D., Vítál, Z., Halasi-Kovács, B., **Tóth, P. J.**, Szabó, N., Löki, V., Vincze, O., Lukács, B. A.: Bird-mediated endozoochory as a potential dispersal mechanism of bony fishes. *Ecography. Epub.*, 1-4, 2024. ISSN: 0906-7590.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.07124>
IF: 5.9 (2022)
2. **Tóth, P. J.**, Green, A. J., Wilkinson, D. M., Brides, K., Lovas-Kiss, Á.: Plant traits associated with seed dispersal by ducks and geese in urban and natural habitats. *Ecol. Evol.* 13 (11), 1-8, 2023. ISSN: 2045-7758.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.10677>
IF: 2.6 (2022)

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 8,5

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre):
8,5**

A DEENK a Jelölt által az iDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2024.05.15.

