

**Doktori (PhD) értekezés tézisei**

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

Tóth Pál János

Témavezető: Dr. Lovas-Kiss Ádám



**DEBRECENI EGYETEM**  
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2024.



## I. Általános bevezetés és célkitűzések

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) propagulumainak 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 madarak - ideértve a vízimadarakat - 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). Ezen propagulumterjesztési hálózatok struktúrájának és mögöttes mechanizmusainak 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) propagulum terjesztési hálózat összefüggéseire vonatkozó ismereteihez kíván hozzájárulni.

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.

## **II. Esettanulmányok**

### **1. Növényi tulajdonságok által befolyásolt récék és ludak általi magterjesztés városi és természetes élőhelyeken**

A récefélék esetében számos tanulmány kimutatta, hogy kiváló terjesztői lehetnek a növényi propagulumoknak olyan izolált vizes élőhelyek között is, amelyeknél hiányzik a hidrológiai kapcsolat. Hiányoznak azonban az olyan tanulmányok, amelyek összehasonlítanák a récék és ludak által ugyanazon az élőhelyen terjesztett növényi propagulumokat, illetve a terjesztett propagulumok tulajdonságait. Ennek vizsgálata érdekében ürüλέkelemzést végeztünk a két legelterjedtebb angliai vízimadárfaj, az őshonos tőkés réce (*Anas platyrhynchos*) és a betelepített kanadai lúd (*Branta canadensis*) propagulum terjesztését összehasonlítva, valamint funkcionális jellemzők segítségével feltárva a természetes, illetve a városi környezetben terjesztett növényegyüttesek közötti különbségeket.

#### Anyag és módszer

Az összehasonlító vizsgálathoz 2016. és 2019. évben Északnyugat-Anglia 18 helyszínéről gyűjtöttünk ürülékmintákat olyan természetes és városi vizes élőhelyekről, amelyeken a vizsgált madárfajok együttesen előfordultak.

A mintákból sztereomikroszkóp alatt kiválogattuk az ép növényi terjesztőképleteket, melyeket lehetőség szerint faji szinten beazonosítottunk.

Az azonosított fajokra vonatkozóan szakirodalomból, illetve adatbázisokból kigyűjtöttük a funkcionális jellemzőket, beleértve a mag méretét, a faj nedvességigényét, a terméstípust, valamint a morfológiai jellemzőkön alapuló diszperziós szindrómát is.

A sikeres terjedés lehetőségének kimutatása érdekében csíráztatással megvizsgáltuk, hogy az ép magok életképesek-e.

### Diszkusszió

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. Fontos ugyanakkor megjegyezni, hogy a fajok táplálkozási szokásaiból eredő különbségek a homogénebb városi élőhelyeken csökkenhetnek.

Kimutatható volt ugyanakkor, hogy a városi területeken mindkét vizsgált madárfaj nagyobb valószínűséggel terjesztette a magas nedvességigényű növényfajokat, illetve az idegen fajokat. A mintákban detektált növényi propagulumokhoz kapcsolt diszperziós szindrómák, terméstípusok, magméretek a vizsgált madárfajok, illetve élőhelyek között különböztek, ami arra utal, hogy propagulumok funkcionális tulajdonságai hasznos információkkal szolgálnak a vízimadarak általi endozoochória valószínűségéről.

Tanulmányunk rávilágít arra is, hogy a városi területekre betelepített idegenhonos növényfajokat az ott táplálkozó madarak nagy valószínűséggel terjeszthetik természetes területekre, elősegítve ezzel a biológiai inváziójukat.

Eredményeink alapján elmondható továbbá, hogy az endozoochória aránya általában magasabb volt az év második felében, mely még hónapokkal a magérés után is megfigyelhető volt. Ez alátámasztotta, hogy vízimadarak általi magterjesztés 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. Madarak által közvetített endozoochória, mint a csontos halak potenciális terjesztésének mechanizmusa**

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. A terjedési folyamatok, különösen az elszigetelt vízhálózatok közötti mozgás megismerése elengedhetetlen a vízi ökoszisztéma dinamikájának megértéséhez, valamint a hatékony megőrzési és helyreállítási erőfeszítések irányításához.

Noha korábbi vizsgálatok (Silva et al. 2019; Lovas-Kiss et al. 2020) igazolták az endozoochória potenciális mechanizmusát, mint a halak terjedésének lehetséges módját, ezek azonban csupán néhány fajra [sügér (*Perca fluviatilis*), ezüstkárász (*Carassius gibelio*), ponty (*Cyprinus carpio*)] korlátozódtak. Tanulmányunkban az volt a célunk, hogy ezeket a vizsgálatokat kiterjesszük, és kilenc taxonómiai családból származó édesvízi halfaj endozoochória általi terjedésének lehetőségét vizsgáljuk.

### Anyag és módszer

A lágy ikraburokkal rendelkező halfajok túlélési lehetőségének tesztelésére kilenc etetési kísérletet végeztünk fogságban nevelt tőkés récékkel (*Anas platyrhynchos*). A kutatás során az etetett récéket külön ketrecekben helyeztük el, melyek mindegyike 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.

### Diszkusszió

Vizsgálatunk kimutatta, hogy a vizsgált halfajok 66%-a (9-ből 6) képes volt átjutni a tőkés récék emésztőrendszerén, amelyből kettő faj (a compó és a kínai razbóra) esetében kelés is megfigyelhető volt. Eredményeink arra utalnak, hogy a vízimadarak általi endozoochór terjedés jelentős és valószínűleg széles körben elterjedt mechanizmus a csontos halak tekintetében. A 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).

### **3. A vízimadarak testmorfológiája és más funkcionális tulajdonságok szerepe a növényi és gerinctelen terjedési hálózatokban**

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). 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 fajok kölcsönhatásainak szerkezete egy ökológiai hálózaton belül tájékoztathat minket a hálózat sokféleségéről, gazdagságáról és robusztusságáról.

Tanulmányunkban növény- és gerinctelen fajok terjedési hálózatát vizsgáltuk 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, a különböző fajok szerepét, valamint a hálózatok felépítését meghatározó funkcionális tulajdonságokat.

### Anyag és módszer

Vizsgálatunkhoz az adatokat 2020.04.17. és 2021.12.31. között a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság működési területén gyűjtöttük összesen 8 helyszínről. Kutatásunk során 23 vízimadárfajtól 1246 (699 endozoochór és 247 epizoochór) mintát gyűjtöttünk be.

A feldolgozás során sztereomikroszkóp alatt kiválogattuk az ép növényi és gerinctelen terjesztőképleteket, melyeket lehetőséghez mérten minél pontosabban meghatároztuk morfológiai tulajdonságaik (alak, méret, szín és maghéjmintázat) alapján.

A visszanyert és azonosított növény-, illetve gerinctelen fajok, valamint a terjesztő madárfajok esetében szakirodalomból és adatbázisokból kigyűjtöttünk számos funkcionális tulajdonságot, melyek elemezve vizsgáltuk miként befolyásolják a terjesztési hálózat felépítését.

### Diskusszió

Az esettanulmány 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.

Adatainkat hálózatelemzéssel vizsgálva kizárólag a növényi epizoochór hálózatunk bizonyult modulárisnak, azonban ez csupán 15 propagulumon alapult, így az alacsony mintaszám miatt ez csupán előzetes eredménynek tekinthető. Az epizoochór minták endozoochóriával terjesztett propagulumok mennyiségével (n=1489)

fennálló éles kontrasztja azonban 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.

A súlyozatlan és súlyozott növény-endozoochória hálózatok esetében beágyazottságot figyeltünk meg, illetve a vízimadár-gerinctelen fajok terjedési hálózata is beágyazott mintázatot mutatott. Ez a beágyazottság stabilitást és ellenállást adhat a kölcsönös interakciós hálózatoknak (Rohr et al. 2014; Thébault & Fontaine 2010).

A növényi tulajdonságokat vizsgálva kimutattuk, hogy 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, nem releváns a vízimadarak általi propagulumterjesztési rendszerben. Megállapítottuk továbbá, hogy az alacsonyabb növényeket gyakrabban és több vízimadár faj terjeszti. Tekintve, hogy a vízimadarak kiváló vektorok a nagy távolságra történő terjesztéshez (Viana et al. 2016; Green et al. 2023), ez adalékként szolgálhat a vizes élőhelyeken előforduló növényfajok terjedési potenciáljához.

A gerinctelen fajok propagulumainak tulajdonságait vizsgálva azt találtuk, hogy a kisebb petéssel rendelkező gerincteleneket több madárfaj terjeszti. A nagyobb peték esetében pedig az volt megfigyelhető, hogy nagyobb valószínűséggel lettek beágyazottak, azaz kevesebb faj, de nagyobb mennyiségben terjesztettek ezeket.

A terjesztő fajok jellemzőit elemzeve, 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. Vizsgálataink alapján a nagyobb csőrű fajok több növényfajt terjesztettek a növényhálózatban, míg a gerinctelenek tekintetében a szélesebb és mélyebb csőrű madarak (pl. fűtyülő réce *Anas penelope*) speciálizáltabbak voltak.

Másik fontos madártulajdonság, amely mindkét hálózatban befolyásolta a faj szerepét, a tarsus hossza volt. Eredményeink azt mutatják, hogy a hosszabb tarsushosszú vízimadarak egy adott testtömeg mellett nagyobb fajszerű és nagyobb mennyiségű magterjesztéshez járulnak hozzá. A gerinctelen propagulumterjesztési hálózatot vizsgálva pedig csökkent a hosszabb tarsusú vízimadarak specializációja.

Kutatásunk során összefüggéseket találtunk a vízimadarak különböző trofikus niche-ei és a hálózati értékek között is. Ezek a vízi ragadozó fajok (pl. parti madarak többsége) kevésbé voltak relevánsak a hálózatszerkezet szempontjából mindkét az endozoochór hálózatban, míg a mindenevők (pl.: bíbic) és a víziövényevők (pl.: tőkés réce, csörgőréce) több fajt és nagyobb számban terjesztettek, különösen, ha figyelembe vettük a fajok súlyát is.

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.

### III. Összegzés

A vizes élőhelyek hazánkban és az egész világon védelmet igényelnek, hiszen a legsérülékenyebb ökoszisztémák közé tartoznak. Unikális jelleggel, rendkívüli fajgazdagsággal rendelkeznek - növényi és állati filogenetikai diverzitásuk sokkal nagyobb, mint a szárazföldi élőhelyeké (Román-Palacios et al. 2022) -, 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.

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.

## IV. Köszönetnyilvánítás

Hálával tartozom mindenekelőtt családomnak a tanulmányaim során nyújtott támogatásukért. Köszönet illeti témavezetőmet, dr. Lovas-Kiss Ádámot, valamint kutatásban nélkülözhetetlen kollégáimat Simay Gábor, Szabó Nándort.

Köszönöm továbbá barátaimnak, munkatársaimnak, a pályázatomban segítséget nyújtóknak, szerzőtársaimnak, valamint opponenseimnek támogatást és a hasznos tanácsokat.

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 (RH/527-20/2021) finanszírozásában valósultak meg.

## V. 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., Vitál, 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. (benyújtva): 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

#### Idégen 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., Lőki, 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.



**Short thesis for the degree of doctor of philosophy (PhD)**

**Propagules dispersal by waterbirds:  
species composition and diversity**

by Tóth Pál János

Supervisor: Dr. Lovas-Kiss Ádám



UNIVERSITY OF DEBRECEN  
Juhász-Nagy Pál Doctoral School

Debrecen, 2024.



## **I. General introduction and objectives**

Organisms and their propagules must regularly reach new, suitable habitats in order to ensure the long-term survival and persistence of the species, especially due to the increasing effects of human activities on Earth's ecological systems (Nuñez et al. 2023). The propagule dispersal of organisms (plants and many invertebrate species) that are not capable of independent relocation by various abiotic (wind, water, etc.) or biotic (animals, people) vectors plays a key role in maintaining gene flow, populating new areas (colonization), avoiding natural enemies (e.g. herbivores, pathogens), warding off the negative effects of climate change, or precisely in terms of preserving biodiversity (Almeida et al. 2022).

Birds - including waterbirds - play a very important role in the dispersal of plants and other propagules due to their diet, behavior, migration habits, and mass (Whelan et al. 2015; Pesendorfer et al. 2016; Green et al. 2023). Understanding the structure and underlying mechanisms of these propagule dispersal networks is key to understanding community and ecosystem responses to global change (Tylianakis et al. 2008).

Different traits, including plant phenological traits or animal morphological traits, can influence the rules that shape seed dispersal networks. Understanding the relationship between species traits and network structure helps to understand the organization and functioning of natural communities (Sebastián-González et al. 2017). For this reason, the dispersal interaction of plants and invertebrates with waterbirds, as well as the investigation of the functional traits determining the dispersed propagule assemblages, were given a special role in our research. This thesis aims to contribute to the knowledge of the diversity of dispersed propagule assemblages by waterbirds, as well as the correlations of propagule dispersal networks of certain functional traits (e.g. propagule size, body weight of birds, beak size) of species linked to aquatic ecosystems. In our studies, we would like to extend our knowledge

regarding the distribution mechanism by waterbirds to species that have not been researched so far, to analyze together in a complex manner the communities occurring in wetlands, and to map how the propagules traits of the dispersing and the dispersed species affect the dispersal networks in the case of aquatic ecosystems.

## **II. Studies**

### **1. Plant traits associated with seed dispersal by ducks and geese in urban and natural habitats**

In case of Anatidae, several studies have shown that they can be excellent vectors of plant propagules in and around such isolated wetlands that lack hydrological connections. However, there is a lack of studies that compare the dispersed plant propagules and the traits of the dispersed propagules by ducks and geese in a same habitat. In order to investigate this, we performed faecal analysis comparing the propagule dispersal of the two most common waterfowl species in England, the native mallard (*Anas platyrhynchos*) and the introduced Canada goose (*Branta canadensis*) and using functional traits to reveal the differences between natural and urban plant assemblages.

#### Material and method

For the comparative study, in 2016 and 2019, we collected faecal samples from 18 locations in North-West England from natural and urban wetlands where the investigated bird species occurred together.

From the samples, we recovered the intact plant propagules under a stereomicroscope, which were identified at the species level if possible.

For the identified species, we collected the functional traits from the literature and databases, including the seed size, the moisture requirement of the species, the type of fruit, as well as the morphological dispersal syndrome.

In order to demonstrate the possibility of successful dispersal, we examined whether intact seeds are viable by germination.

## Discussion

A detailed comparison of the endozoochory of a native and an introduced waterfowl species in natural and urban environments in the UK showed significant differences in their roles as seed vectors and in the traits of the dispersed plants. Mallards dispersed more seeds and a more diverse plant assemblage, with more aquatic and larger-seeded species than Canada geese. However, it is important to note that the differences resulting from the feeding habits of the species may decrease in more homogeneous urban habitats.

At the same time, it was shown that in urban areas both investigated bird species were more likely to disperse plant species with high moisture requirements and alien species. Dispersal syndromes, fruit types, and seed sizes related to the plant propagules detected in the samples differed between the investigated bird species and habitats, which suggests that the functional traits of propagules provide useful information about the probability of endozoochory by waterfowl.

Our study also highlights that non-native plant species introduced into urban areas can most likely be dispersed to natural areas by the birds that feed there, thereby promoting their biological invasion.

Based on our results, it can also be said that the rate of endozoochory was generally higher in the second half of the year, which could be observed even months after seed production. This supported that seed dispersal by waterfowl is not as strongly coupled to the phenology of fruit production as in the case of frugivores (González-Varo et al. 2021), which probably favors poleward dispersal to compensate for the effects of climate change (Lovas-Kiss et al. 2023; Urgyán et al. 2023).

## **2. Bird-mediated endozoochory as a potential dispersal mechanism of bony fishes**

The dispersal of fish plays a significant role in the formation of aquatic ecosystems and community structures, but it also affects fundamental

processes such as the nutrient cycle, food webs and habitat structures. Understanding dispersal processes, particularly movement between isolated water networks, is essential to understanding aquatic ecosystem dynamics and guiding effective conservation and restoration efforts.

Although previous studies (Silva et al. 2019; Lovas-Kiss et al. 2020) confirmed the potential mechanism of endozoochory as a possible way of dispersing fish, these were only for a few species [perch (*Perca fluviatilis*), Prussian carp (*Carassius gibelio*), common carp (*Cyprinus carpio*)] were limited. In our study, we aimed to extend these studies and investigate the possibility of endozoochory dispersal of freshwater fish species from nine taxonomic families.

### Material and method

In order to test the possibility of survival of fish species with soft-chorion eggs, we conducted nine feeding experiments with mallards (*Anas platyrhynchos*) raised in captivity. During the research, the fed ducks were placed in separate cages, under each of which we placed a plastic tray to collect the faecals. We collected the faecal samples from the trays 1, 2, 4, 6, 8 and 12 hours after feeding, and then checked them immediately under a stereomicroscope, recovering the eggs that passed through intact.

### Discussion

Our study showed that 66% (6 out of 9) of the examined fish species were able to pass through the digestive system of mallards, from which two species (stone moroko and tench) hatched. Our results suggest that endozoochory dispersal by waterfowl is a significant and probably widespread mechanism for bony fishes. The relatively rare successful dispersal of fish embryos can also contribute significantly to gene flow, especially when it occurs between isolated water networks, even if the distance is minimal (Lovas-Kiss et al. 2020).

### **3. Body morphology and other functional traits drive dispersal networks between waterbirds and plants or invertebrates**

Waterbirds are extremely diverse in terms of their trophic niche, morphology, and other functional traits, and thus their role as dispersal vectors is likely to be diverse as well (Li and Clarke 2016; Billerman et al. 2022; Green et al. 2023). Network analysis is an effective tool for exploring nature's complex interaction network and for understanding the structure of communities, because it enables the measurement of emergent properties (nestedness, modularity), and the functional role of individual species within communities. (Heleno et al. 2014).

The structure of species interactions within an ecological network can inform us about the diversity, richness and robustness of the network.

In our study, we examined the dispersal network of plant and invertebrate species in waterbird communities of wetlands, including a wide range of bird species representing different trophic niches within the community (e.g. shorebirds, waterbirds, waders), revealing the structure of the networks, the role of different species, and functional traits determining the structure of networks.

#### Material and method

The data for our study is available on 17.04.2020. and 31.12.2021. collected from a total of 8 locations in the operational area of the Hortobágy National Park Directorate. During our research, we collected 1246 samples (699 endozoochors and 247 epizoochors) from 23 waterfowl species.

During the processing, we recovered the intact plant and invertebrate propagules under a stereomicroscope, which were defined as precisely as possible based on their morphological traits (shape, size, color and seed coat pattern).

In the case of the recovered and identified plant and invertebrate species, as well as the dispersing bird species, we collected a number of functional traits from the literature and databases, which were analyzed and

examined to see how they influence the structure of the distribution network.

## Discussion

The study presents an unique, comprehensive examination of waterfowl-mediated dispersal networks, covering the entire community of waterfowl species, their role in both plant and invertebrate dispersal, and a comparison of external (epi-) and internal (endo-) mechanisms.

We found non-random interaction patterns for both plant and invertebrate endozoochory networks, and identified different waterfowl, plant and invertebrate traits associated with species playing key network roles.

Examining our data with network analysis, only our plant epizoochory network proved to be modular, however, this was based on only 15 propagules, so due to the small number of samples, this can only be considered a preliminary result. However, the strong contrast with propagules dispersed by endozoochory ( $n=1489$ ) confirms that endozoochory rates far outweigh epizoochory rates for waterbirds (Green et al. 2023). And the low number of plants with fleshy fruits in our networks highlights the importance of non-classical endozoochory (i.e. plants without fleshy fruits), despite the fact that they receive less attention.

In the case of unweighted and weighted plant-endozoochory networks, nestedness was observed, and the dispersal network of waterbird-invertebrate species also showed a nested pattern. This nestedness can provide stability and resistance to mutual interaction networks (Rohr et al. 2014; Thébault & Fontaine 2010).

Examining the plant traits, we showed that the "foliage is the fruit" hypothesis (Janzen 1984, Jaroszewicz et al. 2023), according to which the vegetative part of the plants can be considered as a bait for the dispersers, is not relevant for the waterbird-mediated propagule dispersal system. We also found that shorter plants are dispersed more often and by more waterbird species. Given that waterbirds are excellent vectors

for long-distance dispersal (Viana et al. 2016; Green et al. 2023), this mechanism may add more distance to the dispersal potential of wetland plant species.

Examining the propagules of invertebrate species, we found that invertebrates with smaller eggs are dispersed by several bird species. In the case of larger eggs, it was observed that they were more likely to be nested, i.e. fewer species, but they were dispersed in larger amounts.

Analyzing the traits of the vector species, the two most important bird traits that controlled the role of the species in the network structure were related to the beak and the leg.

In waterbirds, beak morphology is an extremely important feature, as it determines the diet and feeding techniques (Angarita-Báez & Carlos 2023; Guillemain et al. 2008), thus the trophic niche classification. Based on our studies, species with larger beaks disperse more plant species in the plant network, while birds with wider and deeper beaks (e.g. European Wigeon, *Anas penelope*) were more specialized in the invertebrate network.

Another important bird trait that influenced the role of the species in both networks was the length of the tarsus. Our results show that waterbirds with longer tarsus length contribute to a greater number of species and propagules of seed dispersal for a given body mass. When examining the invertebrate propagule dispersal network, the specialization of waterbirds with longer tarsus decreased.

During our research, we also found correlations between the different trophic niches of waterbirds and the network values. The aquatic predatory species (e.g. the majority of shorebirds) were less relevant in terms of network structure in both endozoochory networks, while omnivores (e.g. coots) and aquatic herbivores (e.g. mallards) dispersed more species and in greater numbers, especially if the weight of the species was also taken into account.

Based on our results, it can be concluded that trophic niches and related traits have a direct effect on the role of waterbirds in plant and

invertebrate dispersal networks.

### **III. 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 - their plant and animal phylogenetic diversity is much greater than that of terrestrial habitats (Román-Palacios et al. 2022) -, 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 propagule communities dispersal by different waterbird species, as well as the traits that determine the differences in the dispersed communities, by processing field samples. And we also tried to expand our knowledge about the fish species that can potentially be dispersed by waterbirds through a laboratory experiment.

Further investigations are necessary, expanding the range of vector and dispersed 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.

## **IV. Acknowledgement**

Above all, I am grateful to my family for their support during my studies. Thanks to my supervisor, dr. Ádám Lovas-Kiss, as well as my research colleagues Gábor Simay and Nándor Szabó.

I also thank my friends, colleagues, those who helped me in my application, my co-authors, and my opponents for their support and useful advice.

The studies prepared in the project named "Primary and secondary seed dispersal by waterfowl" with identification number 1007678 has been implemented with the support provided by the Ministry of Culture and Innovation of Hungary from the National Research, Development and Innovation Fund, financed under the Cooperative Doctoral Program (RH/527-20/2021) funding scheme.

## **V. List of scientific publications on which the thesis is based**

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



Registry number: DEENK/261/2024.PL  
Subject: PhD Publication List

Candidate: Pál János Tóth

Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences

MTMT ID: 10095151

### List of publications related to the dissertation

#### Foreign language scientific articles in international journals (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., Lóki, 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)

Total IF of journals (all publications): 8,5

Total IF of journals (publications related to the dissertation): 8,5

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of the Journal Citation Report (Impact Factor) database.

15 May, 2024



## VI. Irodalomjegyzék/References

- 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>
- 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>
- 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>
- 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>

- 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>
- 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>.
- 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., Vincze, O., Löki, V., Pallér-Kapusi, F., Halasi-Kovács, B., Kovács, Gy., Green, A.J. & Lukács, B.A. (2020): 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>
- Núñez, 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>.

- 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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/ecsy.2774>
- 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>
- 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>
- 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>

- 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>
- 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>
- 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>.