A vízimadarak általi endozoochória szerepe a zooplankton tartóspeték diszperziójában

37. OTDK Biológia Szekció

készítette:

Gergácz Bence

Biológia alapképzés szak, 2021/22-es évfolyam

témavezető:

Dr. Vad Csaba Ferenc

csoportvezető, tudományos munkatárs
Magyar Kutatási Hálózat, Ökológiai Kutatóközpont, Vízi Ökológiai Intézet
Plankton-ökológiai Kutatócsoport

témavezető:

Dr. Lovas-Kiss Ádám

tudományos munkatárs
Magyar Kutatási Hálózat, Ökológiai Kutatóközpont, Vízi Ökológiai Intézet, Tisza-kutató Osztály
Vizes Élőhelyek Funkcionális Ökológiai Kutatócsoport

Eötvös Loránd Tudományegyetem
Természettudományi Kar
Biológiai Intézet

HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont
Vízi Ökológia Intézet

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék 1
Összefoglaló 2
Bevezetés 3
A diszperzió jelentősége 3
A diszperzió lehetséges evolúciós okai 3
A passzív diszperzió 4
A vízimadarak általi diszperzió 4
Édesvízi zooplankton diszperzió 5
Édesvízi zooplankton vízimadarak általi terjesztése 5
Célkitűzések 7
Anyagok és módszerek 8
Mintavétel 8
Minták feldolgozása 8
Statisztikai elemzések 9
Eredmények 11
Diszkusszió 16
Madárfajok jellegzetességeinek hatása a szállított petékre 16
Tartóspeték diszperziós hajlama, keltetések 17
Eredmények felhasználása, további kutatás 18
Köszönetnyilvánítás 19
Irodalom 20

Összefoglaló

Az élőlények diszperziójának alapvető szerepe van a fragmentált élőhelyek közötti, a metaközösségeken belüli, és a nagy régiók közötti, interkontinentális biodiverzitás és génáramlás fenntartásában. Azonban számos ága ennek a tudományterületnek még további kutatást követel meg; ilyen például az édesvízi zooplankton vízimadarak általi passzív terjedése, amelynek kiemelt szerepe lehet a tavi élőhelyek szukcessziója, biodiverzitása és stabilitása szempontjából. Kutatásom céljai, hogy meghatározzam, milyen madárfajok mely zooplankton fajok tartóspetéit szállítják endozoochór módon, illetve, hogy a megfigyelt zooplankton fajok közül melyek a leghajlamosabbak a diszperzióra. A célok eléréséhez számos különböző tó környékén élő madártársulás ürülékéből származó zooplankton tartóspetét azonosítottam és keltettem. Összesen 277 ürülékmintát vizsgáltam meg, amelyek 23 különféle madárfajtól származtak, és mindent egybevéve 6976 petét tartalmaztak. A kutatás során a leggyakoribb pete *D. magná*tól származott. A *D. magna* tartóspeték egy almintájának 5,67 százalékában találtam embriókat, ezeknek az alacsony kelési aránya az emésztőrendszeren való áthaladással, vagy a „kockázat-megosztás” (bet-hedging) stratégiájával magyarázható. A szállított zooplankton tartóspete-összetétel madárfajonként különbözött, amely táplálkozási viselkedésükből és egyéb életmódbeli jellegeikből adódhat.

Bevezetés

A diszperzió jelentősége

A diszperzió (terjedés) az ökológiának és az evolúció tudományának az egyik legfontosabb, illetve egyik legnehezebben vizsgálható ága is egyben (Clobert et al., 2012). Walter E. Howard génáramlást eredményező mozgásként írja le, ami gyakorlatilag egy élőlény (passzív vagy aktív) elvándorlását jelenti a születési helyéről arra a területre, ahol később szaporodni fog (Howard, 1960). A Földön jelenleg zajló rohamos kihalás miatti biodiverzitás krízis (Singh, 2002) kezelésének szerves része a metaközösségek fenntartása (Wang és Loreau, 2016), amelyeknek egyik alapvető része maga a diszperzió (Loreau et al., 2003). A terjedésnek elegendő mértékűnek kell lennie az egyes közösségek között ahhoz, hogy biztosítani tudja a lokális kihalások kompenzációját. A túlságosan nagymértékű diszperzió is káros lehet, mivel regionális homogenizációhoz vezet, ami ugyancsak biodiverzitás vesztést okoz, emiatt kitettebbé teszi a közösséget a környezeti tényezők fluktuációinak (Loreau et al., 2003). A terjedés biztosító funkciójához köthető az emberi tevékenység hatására egyre jobban fragmentálódó élőhelyek instabillá váló populációinak megmentése is (Edelsparre et al., 2018).

A diszperzió lehetséges evolúciós okai

A növényi terjesztőképletek terjedésének mechanizmusaival és lehetséges evolúciós hátterével roppant kiterjedt irodalom foglalkozik (Howe és Smallwood, 1982), de a dolgozatomban én a kutatásom objektumai miatt az állati diszperzióra fókuszálok. Esetükben ez történhet az egyedek aktív helyváltoztatásával, de diszperziós vektorokhoz kötötten akár passzívan is. Bowler és Benton (2005) cikkében három ötletet vet fel, amelyek (egymást nem kizáró módon) magyarázhatják a terjedés által nyújtott szelekciós előnyt. A “Kin interactions” hipotézis szerint az egymással rokon egyedeknek érdemesebb velük nemrokon egyedekkel versengeniük új élőhelyeken, mint egymással versengeniük az eredeti területükön. Ez természetesen addig áll fenn, ameddig az új terület benépesítésének árát kompenzálja a rokonokkal való versengés csökkenése. Ehhez kapcsolódik az “Inbreeding avoidance”, amely a beltenyészet elkerülésével járó szelekciós előnyt emeli ki a jelenség hajtóerejeként. A harmadik hipotézis pedig a “Habitat variability”, ami a populációdinamikában fellelhető sztochaszticitást, illetve magának az élőhelynek a sztochaszticitását okolja a diszperzió előnyösségéért (pl. időszakos élőhelyeket benépesítő rovarok). Ezt a hipotézist a “bet-hedging” stratégiával is párhuzamba lehet állítani (Den Boer, 1968), ami rámutat arra, hogy a diszperzió nem feltétlenül csak térbeli, hanem időbeli is lehet. Ez az életmenet-stratégia mind a

növényeknél és mind az állatoknál a propagulumok (terjesztőképletek) kikelésének időbeli egynlőtlenségét jelenti (nem feltétlenül fejlődik ki az összes életképes képlet csak azért, mert kedvező körülmények állnak fenn, mivel ez a szaporodó kor elérése előtt el is múlhat).

A passzív diszperzió

Vannak olyan élőlények, amelyeknek az aktív terjedési képessége limitált, ezért passzív diszperziójukhoz ún. diszperziós vektorok segítségére szorulnak rá. Ezek lehetnek abiotikus környezeti tényezők, mint például a légmozgás, a vízáramlás vagy a hőáramlás (Tesson et al., 2015), de más élőlények is. Utóbbinak egy viszonylag új formája az ember általi terjesztés, vagy antropochória, amely akár édesvízi organizmusok esetében is tud interkontinentális mértéket felvenni (Berg és Garton, 1994; Hebert és Cristescu, 2002), és amely potenciálisan invazív élőlények behurcolásával is járhat (Chaloupka és Domm, 1986). A dolgozatomban az állatok által történő passzív diszperzióval, a zoochóriával foglalkozom. Egyes források a zoochóriába kizárólag a növényi terjesztőképletek állatok általi passzív diszperzióját értik (Bartlow és Agosta, 2021; Gelmi-Candusso és Hämäläinen, 2019), én viszont, a témával foglalkozó irodalom alapján (Brochet et al., 2010; Figuerola és Green, 2002a; Martín-Vélez et al., 2021) az állatok terjesztésére is ezt a kifejezést használom.

A vízimadarak általi diszperzió

Számos (nem csupán növényi) organizmus kizárólag passzív diszperzióra tud hagyatkozni az új élőhelyeik meghódításához. Ilyenek például a jellemzően egymástól természetes módon elszigetelt édesvízi, (kis)tavi élőhelyek. amelyek között a legtöbb vízi élőlény számára lakhatatlan barriert képez a szárazföld (Figuerola és Green, 2002a). Figuerola és Green (2002a) review cikke, illetve Leeuwen et al. (2012) review cikke szerint ezen élőhelyek között rendkívül fontos szerepe van a (vándorló) vízimadarak általi epi- és endozoochór diszperziónak, azonban számos jellemzője az ilyen fajta terjesztésnek még nagyrészt feltáratlan vagy kevéssé kutatott. Ilyen például a madarak általi terjesztés lehetséges térbeli kiterjedése; a terjesztett képleteknek, illetve maguknak a madaraknak azon jellegei, amelyek elősegítik a diszperziót; a madarak táplálkozási szokásainak hatása a folyamatra stb. A vízimadarak tagadhatatlan passzív terjesztő vektor képességéből természetesen következik az is, hogy figyelembe kell őket venni az invazív fajok terjesztésének vizsgálatánál, megelőzésénél is (Green, 2016).

Édesvízi zooplankton diszperzió

A vizes rendszereknek elengedhetetlenül fontos résztvevői a különböző méretű és táplálkozási módú zooplankton-szervezetek. A vízi táplálékhálózatokban biztosítják az anyagáramlást az alsó (pl. mikrobák, algák) és a felsőbb trofikus pozíciókban található, élőlények között (pl. vízi ízeltlábúak, halak; Sterner, 2009). Emiatt a terjedésük is fontos, mert ez kihat a fajszámukra és befolyásolhatja az ökoszisztéma-működést és a stresszorokkal szembeni rezilienciát (Symons és Arnott, 2013). Terjedésük történhet szél által, amely általában csak rövid távon hatásos (Horváth et al., 2016), ennek nagyobb jelentősége az időszakosan kiszáradó tavak esetében lehet, ahol nagyszámú pete van hosszú ideig kitéve a szél hatásának (Brendonck és De Meester, 2003). A tartóspeték bizonyos jellegeinek (méret, alak) is szignifikáns hatása van a szél általi szállításra, amelyből az következik, így ezek figyelembevétele is segíthet egy területen belül a diverzitásmintázatok megértésében (Arenas-Sánchez et al., 2023; Pinceel et al., 2016). Nagyobb térbeli távolságokra hatékony lehet a vízáramlással való terjedés (fizikai összeköttetésben lévő élőhelyeken); valamint a zoochória, amiben a vízimadarak általi diszperzión kívül emlősök, illetve halak is fontos szerepet játszhatnak; illetve az ember általi terjesztés, például hajók ballasztvizén keresztül, rekreációs hajózás által, összekötő csatornák építésével, idegen területről származó halak betelepítésével (amely összefügg az előbb említett zoochóriával is) stb. (Havel és Shurin, 2004).

Édesvízi zooplankton vízimadarak általi terjesztése

Bármilyen állat általi, így a madarak általi diszperziónál is két fő módot különítünk el: az endozoochóriát (szállítás bekebelezéssel) és az epizoochóriát (kültakarón való szállítás). Az egyik legfontosabb vizsgálandó jellemző az endozoochóriával terjesztett képletekkel kapcsolatban a túlélésük, illetve ennek kvantifikálása (Figuerola és Green, 2002a). Ennek a vizsgálatára madárürülék mintákból izolált esetlegesen túlélő egyedek azonosításával, vagy az ürülékből kinyert peték a keltetésével van lehetőség. Mivel ezt laboratóriumi körülmények között kell végezni a pontos mérések és megfigyelések érdekében, nagy nehézséget jelent az optimális környezet biztosítása a kelések maximális számának eléréséhez. Az endozoochór diszperziónak nem csupán a madarak éppen aktuális élőhelyén belül van szerepe, ugyanis az elvándorló madarak migráció közben is képesek zooplankton terjesztőképleteket szállítani, tehát a regionálistól a kontinentális léptékig bármilyen távolságban előfordulhat a jelenség (Viana et al., 2013).

A madarak általi passzív zooplankton diszperzió másik fontos módja az epizoochória. Itt a terjesztés sikerességét inkább a madarak kültakarójához való tapadás mértéke és a kiszáradás tűrése határozza meg (Figuerola és Green, 2002a), de ez utóbbi például a kiszáradással szemben igen ellenálló zooplankton ephippiumokkal (Cladocera tartóspetékkel) kapcsolatban kevésbé releváns. Továbbá, egy tanulmányban, amiben különböző élőhelyeken befogott madarak általi epizoochóriát vizsgáltak, maguknak az élőhelyeknek a tulajdonságait (például a talaj fizikai jellemzőit (mint ragadósság), vagy a vegetáció sűrűségét) is befolyásoló faktorként vetették fel (Figuerola és Green, 2002b).

Célkitűzések

A kutatásom célja különböző madárfajok által endozoochóriával terjesztett zooplankton tartóspeték azonosítása, keltetése és életképesség-meghatározása volt. Az azonosításnál nem a tartóspeték pontos faji meghatározására, hanem a jól elkülöníthető taxonok szétválasztására törekedtem. Célom volt annak megvizsgálása, hogy

1. Melyek a leggyakrabban szállított zooplankton taxonok, illetve van-e szignifikáns különbség az egyes madárfajok között az általuk szállított taxonok mennyiségében és összetételében?
2. Mekkora az endozoochórián keresztül szállított zooplankton tartóspeték kelési aránya (mint az életképességük mérőszáma), ezen belül is mekkora a ki nem kelt, de potenciálisan életképes (embriót tartalmazó) tartóspeték aránya a mintákban a gyakori *Daphnia magna* esetében?

Anyagok és módszerek

Mintavétel

Az ürülékmintákat 2016. 05. 11. és 2022. 09. 15. között többnyire az Andaházi szikes tavak (Hortobágyi Nemzeti Park, é. sz. 47°16'38.2", k. h. 21°25'13.6") közötti gátakról felszálló madárrajok után vettük, de számos más területről is származtak minták (Velencei-tó, Agárd; Ürbői halastó, Apaj; Balatonlelle; Csaj-tó, Tömörkény; Cserepes-puszta, Tiszacsenge; Fertő-tó; Tóth-gyep, Gátér; Kardoskúti víztározó; Kelemenszék; Kis-Balaton; Mývatn-tó (Izland); Nagy-szik, Balmazújváros; Péteri tó II, Pálmonostora; Sóskút halastó, Kenderes; Welney (Anglia); West Kirby (Anglia); WWT Martin Mere (Anglia); WWT Slimbridge (Anglia)). Csak a friss ürülékdarabok lettek begyűjtve. Az egyes mintákat minimum 1 méter távolságra vettük egymástól, hogy minimalizáljuk egy madár kétszeri mintázásának az esélyét. Ezen kívül madárgyűrűzések során is gyűjtöttünk ürülékmintákat a befogott madaraktól. A mintákat 4 °C-on, sötétben tároltuk a feldolgozásig.

Minták feldolgozása

A tartóspeték kinyeréséhez az ürülékminták 100 µm-es szűrőn lettek átmosva desztillált vízzel, ezután a feldolgozásig ismét 4 °C-on, sötétben voltak tárolva Eppendorf-csövekben. Az így kinyert mintákat Zeiss Stemi 305-ös sztereomikroszkóp segítségével azonosítottam Vandekerkhove et al., 2004, Brendonck et al., 2008, Okamura et al., 2019 illetve Thiéry et al., 2007 alapján, változó taxonómiai szintig (általában család szintjéig). A petehatározáshoz használt kulcsok korlátai miatt a legtöbb taxonnál nem faji szinten határoztam meg az egyes csoportokat, azonban az egy nembe tartozó, de morfológiailag jól megkülönböztethető petéket külön fajként (sp. 1, sp. 2 stb.) rögzítettem (ezek lehetnek ugyanazon faj petéinek morfológiai változatai, sikeres keltetés hiányában azonban ezt nem lehetett biztosan megmondani), illetve ahol faji szinten határoztam meg valamit, azt a *D. magna* kivételével csupán feltételezésnek lehet venni (ezek esetében a 'cf.' jelölést alkalmaztam). Ezután 24-lyukú multiwell plate-ekbe helyeztem őket 2 ml keltető médiummal, a keltetéseket 2022. 01. 25 és 2023. 10. 27. között végeztem. A médium összetétele többféle volt a kísérlet lefolyása során, mivel bizonyos időközönként, sikertelen keltetések után több médiumot is kipróbáltam. Használtam csapvizet, amelyet minimum 24 óráig állni hagytam; palackozott ásványvizet; palackozott ásványvíz és desztillált víz keverékét (1:1) hozzáadott *Cryptomonas* sp. algával; desztillált víz és $NaHCO_3$ 500 µS * cm^{-1}-es vezetőképességű oldatát; illetve akváriumi (aktív szén szűrőanyagot tartalmazó) külső szűrővel szűrt csapvizet. Mivel a zooplankton tartóspeték kelése függ a napi

megvilágítás időtartamától, fény- és hőmérséklet-viszonyokból is többet kipróbáltam: 15, illetve 17 °C-on, 16 óra LED fénnyel való megvilágítás és 8 óra sötétség mellett (Vandekerkhove et al., 2004), továbbá szobahőmérsékleten (20-25 °C) természetes fény mellett is végeztem keltetési kísérleteket.

A módszereim további tesztelésére ugyanarról a területről származó iszapmintákból cukoroldattal történő, sűrűség-különbségeken alapuló elválasztási ('sugar flotation') módszerrel (Marcus, 1990; Onbé, 1978) kinyert petéket keltettem 500 µS * cm^{-1}-es vezetőképességű $NaHCO_3$-oldatban 17 °C-on, 16 óra LED fénnyel való megvilágítás és 8 óra sötétség mellett.

A Cladocera tartóspeték életképességének tesztelésére korlátozott számú *D. magna* petét fel is nyitottam varrótűk használatával, hogy megnézzem, hogy az ephippiumok mekkora hányadában vannak valójában embriók.

Statisztikai elemzések

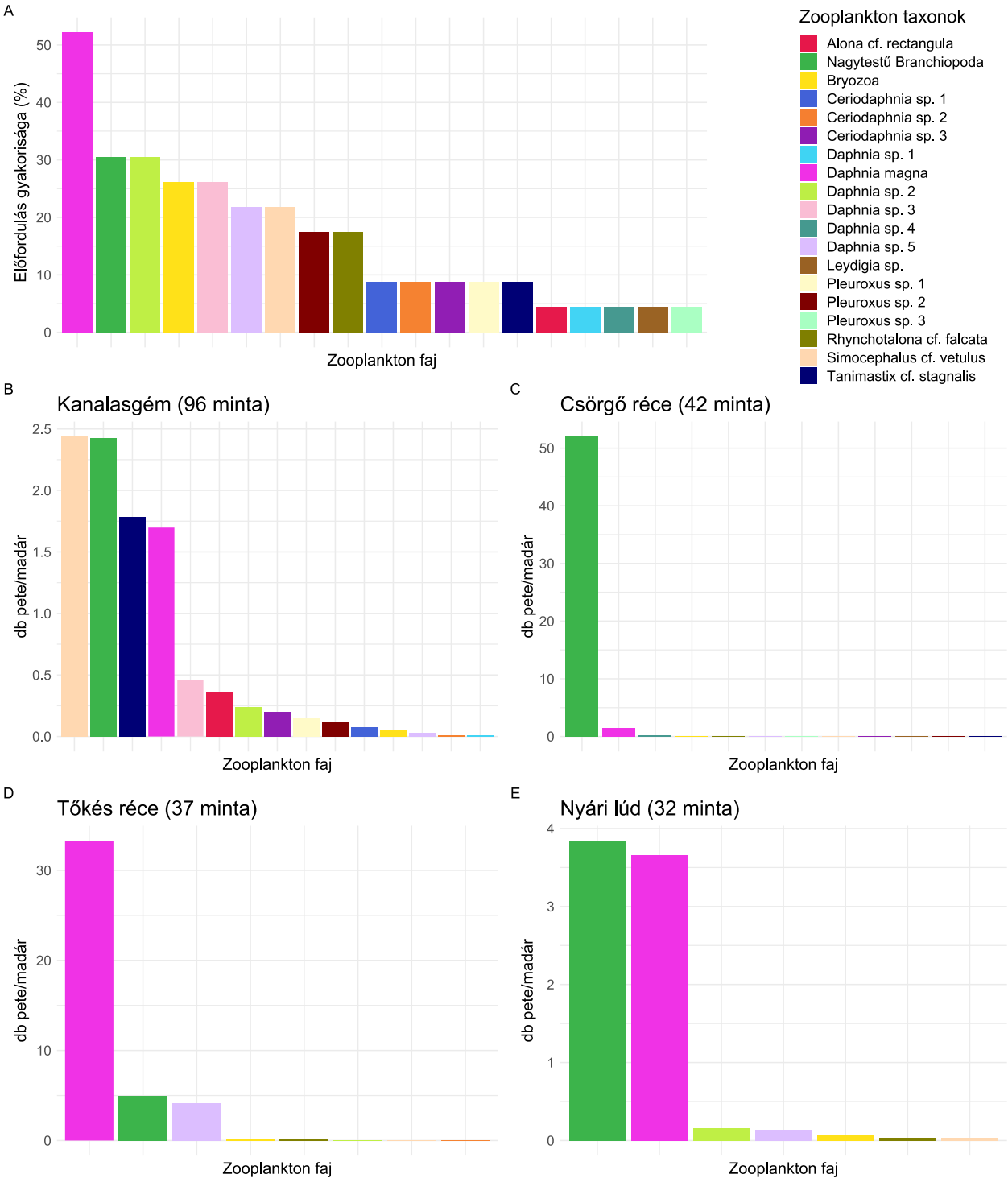
A statisztikai elemzésekhez és grafikus ábrázolásokhoz az R (R Core Team, 2022) programozási nyelvet használtam. A statisztikai elemzések során a robusztus összehasonlítások érdekében legtöbbször nem használtam fel az összes madárfajtól vett mintát. Megvizsgáltam az egyes taxonoknak az előfordulási gyakoriságát a madárfajokon belül, illetve az egyes peték átlagos mennyiségét 1 egyedre levetítve annál a négy madárnál, amelyektől a legtöbb minta származott. Készítettem továbbá egy fajtelítési görbét (species accumulation curve) azokra a madárfajokra, amelyektől 10-nél több minta származott, majd extrapoláltam a legtöbb mintával rendelkező faj szintjéig. A fajszámok meghatározására az általánosan használt fajgazdagság mérőszámot használtam. Nem-metrikus többdimenziós skálázást (NMDS) készítettem az egyes madárfajok által szállított zooplankton tartóspete-fajösszetétel szemléltetéséhez (mennyiségi adatok alapján), Bray-Curtis disszimilaritás indexet használva (Bray és Curtis, 1957). Ezután permutációs többváltozós varianciaanalízis (permANOVA) segítségével vizsgáltam meg azt, hogy vannak-e az egyes madárfajok között szignifikáns különbségek a terjesztett zooplankton tartóspete-összetételt tekintve, majd páronkénti többszörös összehasonlító (pairwise) próbát végeztem az egyes fajok különbözőségének igazolására. Az egyes elemzésekhez használt R csomagok és konkrét parancsok:

- Fajtelítési görbe: "vegan" (Oksanen et al., 2022) csomag: standardizálás a "decostand" paranccsal (method = "pa"); "iNEXT" (Hsieh et al., 2022; Chao et al., 2014) csomag: fajtelítési görbe adatainak létrehozása az "iNEXT" paranccsal.

- NMDS: “vegan” (Oksanen et al., 2022) csomag: “metaMDS” paranccsal az NMDS kiszámolása, illetve “adonis2” paranccsal a permANOVA teszt elvégzése.
- Az összes grafikont a “ggplot2” (Wickham, 2016) csomag segítségével készítettem el.

Eredmények

A projektem során összesen 277 db ürülékmintát analizáltam, amelyekben 6976 db zooplankton pete volt. A 23 vizsgált madárfajt és a minták számát az **1. Táblázat** összesíti. A meghatározott zooplankton taxonokat a **1. Ábra** mutatja.



1. Ábra: Az egyes vizsgált zooplankton-taxonok előfordulási gyakorisága a 23 madárfajtól származó összes mintában (A); a kanalasgémekben (Platalea leucorodia) megtalált taxonok és azok darabszáma átlagosan

*madaranként (B); a csörgő récékben (Anas crecca) megtalált taxonok és azok darabszáma átlagosan madaranként (az elenyészően kis számban jelen lévő taxonokat a jobb láthatóság kedvéért a **2. Táblázat** tartalmazza) (C); a tőkés récékben (Anas platyrhynchos) megtalált taxonok és azok darabszáma átlagosan madaranként (az elenyészően kis számban jelen lévő taxonokat a **2. Táblázat** tartalmazza) (D); a nyári lúdban (Anser anser) megtalált taxonok és azok darabszáma átlagosan madaranként (E).*

1. Táblázat: A vizsgált madárfajok tudományos és magyar neve, illetve az egyes madárfajoktól származó minták száma

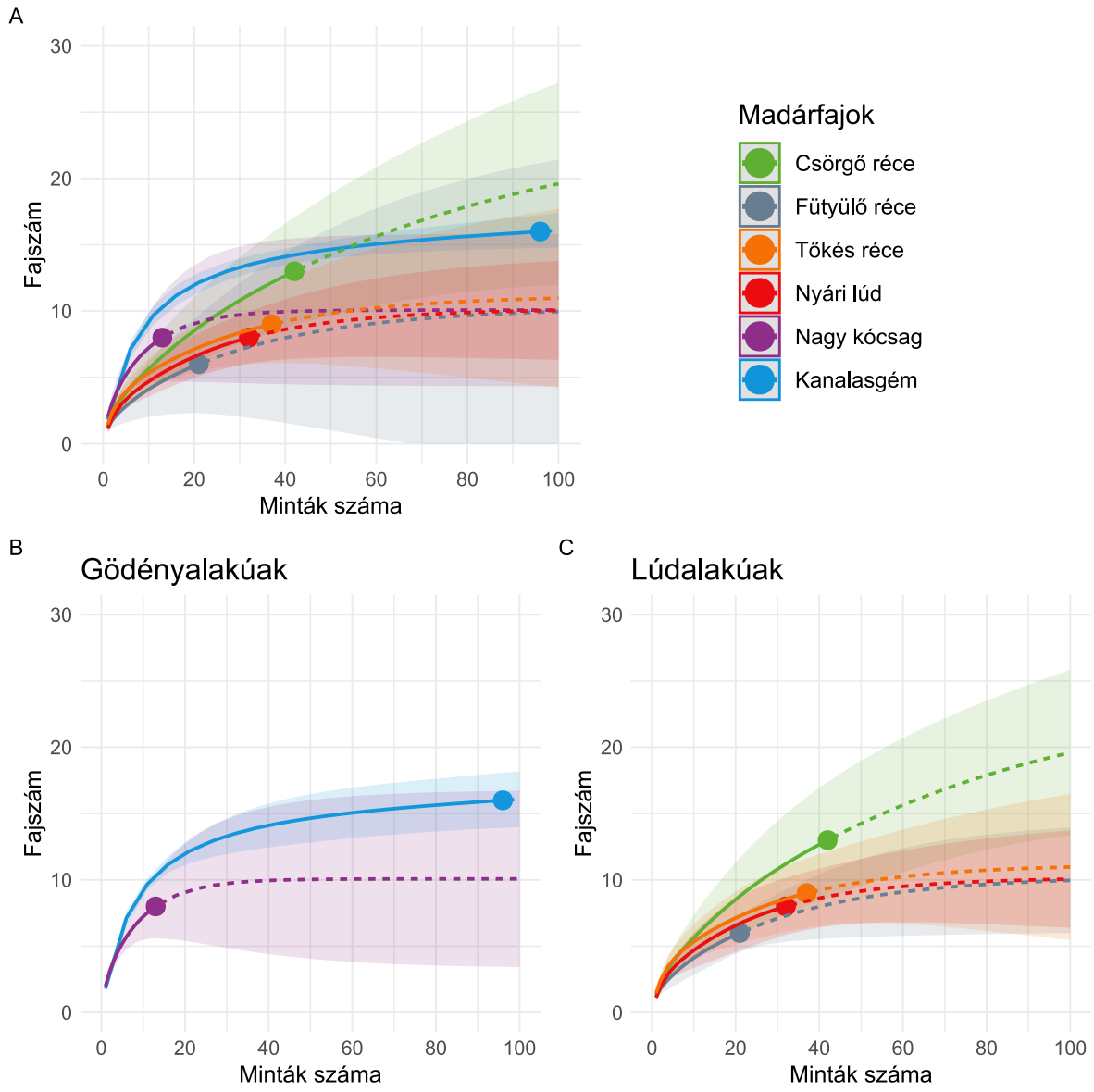
Madárfaj	**Magyar név**	**Minták száma**	**Madárfaj**	**Magyar név**	**Minták száma**
Anas clypeata	kanalas réce	4	*Gallinago gallinago*	sárszalonka	1
Anas crecca	csörgő réce	42	*Ixobrychus minutus*	törpegém	1
Anas penelope	fütyülő réce	21	*Larus cachinnans*	styeppi sirály	1
Anas platyrhynchos	tőkés réce	37	*Numenius arquata*	nagy póling	2
Anas strepera	kendermagos réce	1	*Phalacrocorax pygmeus*	kis kárókatona	1
Anser albifrons	nagy lilik	1	*Platalea leucorodia*	kanalasgém	96
Anser anser	nyári lúd	32	*Recurvirostra avosetta*	gulipán	8
Ardea purpurea	vörös gém	1	*Tachybaptus ruficollis*	kis vöcsök	2
Branta canadensis	kanadi lúd	1	*Tadorna tadorna*	bütykös ásólúd	1
Calidris alpina	havasi partfutó	1	*Tringa glareola*	réti cankó	1
Corvus frugilegus	vetési varjú	1	*Vanellus vanellus*	bíbic	3
Egretta alba	nagy kócsag	13			

2. Táblázat: A csörgő réce és a tőkés réce által szállított olyan zooplankton taxonok, amelyeket az 1. Ábráról nagyon nehéz/nem lehet leolvasni. Mindegyik felsorolt taxonnak <0,2 pete/madár a gyakorisága.

Csörgő réce *(Anas crecca)*	Bryozoa, *Ceriodaphnia sp. 3*, *Daphnia sp. 4*, *Daphnia sp. 5*, *Leydigia sp.*, *Pleuroxus sp. 2*, *Pleuroxus sp. 3*, *Rhynchotalona cf. falcata*, *Simocephalus cf. vetulus*, *Tanimastix cf. stagnalis*
Tőkés réce *(Anas platyrhynchos)*	Bryozoa, *Ceriodaphnia sp. 2*, *Daphnia sp. 2*, *Rhynchotalona cf. falcata*, *Simocephalus cf. vetulus*

A madárfajokban leggyakrabban előforduló taxon a *Daphnia magna* volt, de gyakran fordultak elő nagytestű Branchiopoda peték, *D. magná*nál kisebb méretű *Daphnia* fajok petéi, illetve *Simocephalus* sp., *Pleuroxus* sp., *Rhynchotalona* sp. és Bryozoa peték sem voltak ritkák (**1. Ábra "A"**).

Az **1. Ábra "B"**, **"C"**, **"D"** és **"E"** grafikonjai pedig két dolgot is bemutatnak: Egyrészt a szállított taxonok egymáshoz viszonyított mennyiségét a négy kiemelt madárfajban, másrészt pedig a madarak által egyedenként szállított általános peteszámot is illusztrálja. Látszik, hogy a kanalasgém (*Platalea leucorodia*) a többi madárfajhoz viszonyítva egyedenként kevés, de sokféle taxont terjeszt, amelyek közül a legjelentősebb számban a *Simocephalus* sp. illetve a nagytestű Branchiopoda peték voltak jelen. A másik 3 madárfajnál, de főleg a 2 récénél viszont

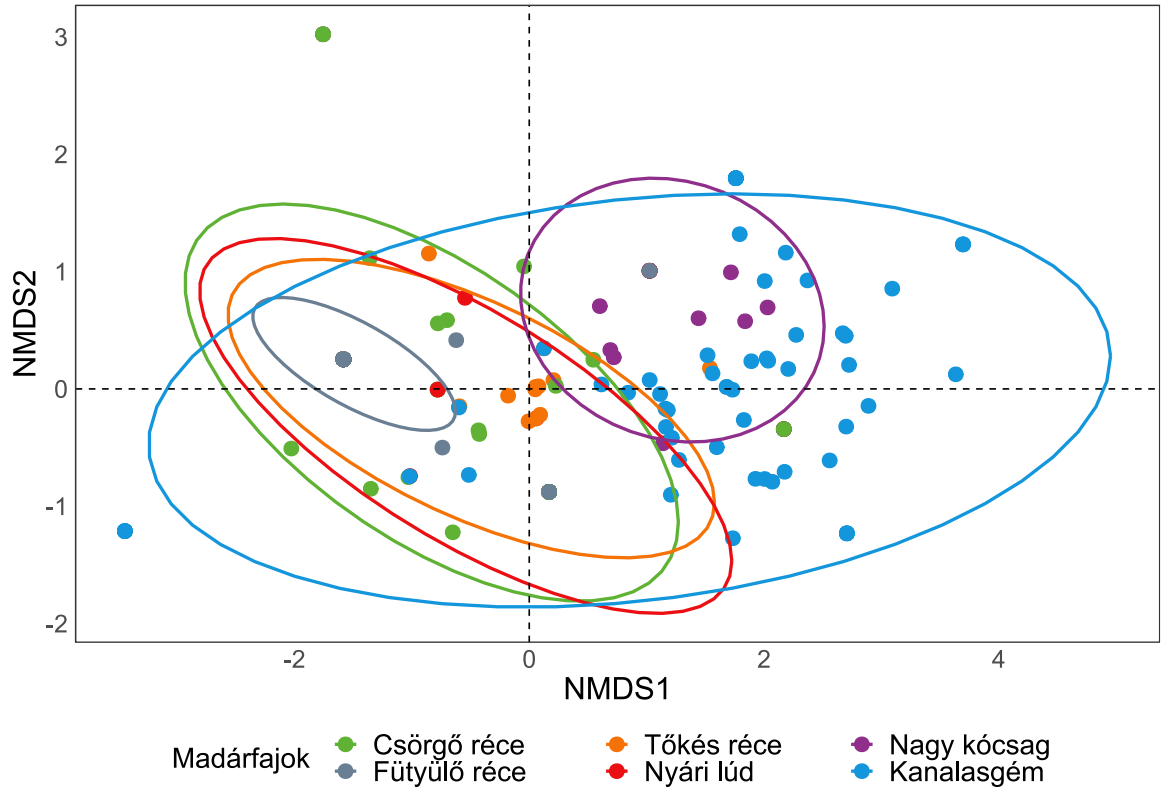


2. Ábra: Azon 6 madárfaj extrapolált fajtelítési görbéje, amelyektől minimum 10 minta származott (A); az átláthatóság fokozásának érdekében rendek szerint két külön grafikonon is kirajzoltattam a görbéket: gödényalakúak (P. leucorodia és A. alba) (B) és lúdalakúak (A. crecca, A. platyrhynchos, A. penelope és A. anser) (C). A folytonos vonal az adott mintaszámhoz tartozó becsült fajszám alapján kirajzolódó ritkított fajtelítési görbe, a szaggatott vonal pedig ennek az extrapolálása. A vonalak körülötti színes mezők pedig a 95%-os konfidencia intervallumot jelképezik.

az látszik, hogy inkább kis számú zooplankton taxont szállítanak, azokat viszont nagy mennyiségben, habár a diverzitásnak a hiánya az alacsonyabb mintaszámból is származhat. Ennek további vizsgálatára készítettem egy fajtelítési görbét, (**2. Ábra**) amelyen a legnagyobb mintaszámú madár (kanalasgém) szintjéig van extrapolálva az öt utána következő madárfaj. Ez alapján elmondhatjuk, hogy a kanalasgém már nagyon alacsony mintaszám esetén is sokféle petét szállíthat, tehát egy egyedben nagy eséllyel találhatunk sok taxonhoz tartozó tartóspetét, azonban hamar telítődik a görbéje. Hozzá hasonlóan a nagy kócsag (*Egretta alba*) is változatos

összetételben szállíthat petéket. A tőkés réce (*Anas platyrhynchos*), a nyári lúd (*Anser anser*) és a fütyülő réce (*Anas penelope*) a nagy kócsaghoz hasonló számú fajt szállít. A csörgő récénél (*A. crecca*) folyamatos növekedést láthatunk, amely egy ponton megközelíti a kanalasgémnél tapasztalt fajszámot is.

A **3. Ábrán** ugyanezeknek a madárfajoknak a nem-metrikus többdimenziós skálázása van ábrázolva. A permANOVA teszt szignifikáns elkülönülést jelzett az egyes madárfajok által szállított tartóspete összetétele között (Df = 5; F = 4,7283; *P* = 0,001). A konkrét fajok páronkénti elválásának szignifikanciáját pedig a **3. Táblázat** részletezi. Három pár kivételével (*A. anser - A. platyrhynchos*; *A. anser - A. crecca*; *A. crecca - A. penelope*) az összes faj között szignifikáns különbség van 95 %-os konfidencia intervallumot feltételezve.



3. Ábra: A vizsgált madárfajokból a 10-nél több mintával rendelkezőknek nem-metrikus többdimenziós skálázása (NMDS). Az ábrára vetített ellipszisek 95%-os konfidencia intervallummal mutatják az egyes madárfajokhoz tartozó minták egymáshoz viszonyított elhelyezkedését a tartóspete-összetételük alapján.

A peték keltetése során alacsony volt a kelési arány, összesen 3 db mintából (3 különböző madárfajhoz tartoztak: kanalas réce, kanalasgém, és tőkés réce) 14 zooplankton egyed (8 db *D. magna*, 6 db *D. sp. 5*) kelt ki. Ez maximum 14 ephippium életképességét igazolja (azért bizonytalan, mivel 1 db *D. magna* ephippiumban potenciálisan 2 db pete van, és a kelések közül több is ugyanabban a well plate lyukban történt). Az összes kikelt pete akváriumi külső

szűrővel (aktív szén szűrőanyagot tartalmazó) szűrt csapvízben kelt ki 17 °C-on 16 órányi LED megvilágítás mellett; az ilyen módszerrel keltetett peték száma 2437 volt. Az iszapmintákból izolált peték kelési aránya sokkal kedvezőbb volt, de ezzel a kísérlettel csupán igazolni szerettem volna az adott felhasznált keltető médium (500 µS * cm^{-1}-es vezetőképességű $NaHCO_3$-oldat) hatásosságát.

A *D. magna* ephippiumok felnyitásából származó adatok is kis mértékű életképességre utalnak: a 141 db vizsgált ephippiumból mindössze 11-ben találtam összesen 16 db intakt embriót, ami a 282 potenciális embriószámnak az 5,67%-a.

*3.Táblázat: A permutációs többváltozós varianciaanalízis (permANOVA) páronkénti többszörös összehasonlító (pairwise) próbájának eredménye. Szignifikancia: p <0,05 = *; p <0.01 = **; p <0,001 = ****

Madárfaj 1	Madárfaj 2	R^2	F-érték	df1	df2	*P*-érték
Anser anser	*Anas platyrhynchos*	0.026	1.684	1	63	0.121
Anser anser	*Platalea leucorodia*	0.033	4.065	1	118	0.000***
Anser anser	*Egretta alba*	0.136	6.478	1	41	0.000***
Anser anser	*Anas crecca*	0.026	1.814	1	68	0.100
Anser anser	*Anas penelope*	0.062	3.212	1	49	0.013*
Anas platyrhynchos	*Platalea leucorodia*	0.041	5.277	1	123	0.000***
Anas platyrhynchos	*Egretta alba*	0.142	7.601	1	46	0.000***
Anas platyrhynchos	*Anas crecca*	0.037	2.780	1	73	0.013*
Anas platyrhynchos	*Anas penelope*	0.057	3.289	1	54	0.009**
Platalea leucorodia	*Egretta alba*	0.049	5.213	1	101	0.000***
Platalea leucorodia	*Anas crecca*	0.047	6.245	1	128	0.000***
Platalea leucorodia	*Anas penelope*	0.051	5.839	1	109	0.000***
Egretta alba	*Anas crecca*	0.141	8.376	1	51	0.000***
Egretta alba	*Anas penelope*	0.219	8.972	1	32	0.000***
Anas crecca	*Anas penelope*	0.028	1.692	1	59	0.121

Diszkusszió

Madárfajok jellegzetességeinek hatása a szállított petékre

Az egyes madarak között szignifikáns különbségeket találtam, amelyek az életmódjukból adódhatnak. A legtöbb mintát szolgáltató kanalasgém például jellemzően iszapos lapályokban (mudflat) gázolva keres táplálékot, amely főként kishalakból, kétéltűekből, puhatestűekből és vízi rovarokból áll össze. Nyitott csőrét a vízbe mártva, az aljzatot is megérintve jobbra-balra keresgél, amíg táplálékot nem talál, ekkor pedig egy gyors mozdulattal bekebelezi (van Wetten és Wintermans, 1986). Ezzel a fajta táplálékszerzéssel nagyon jól magyarázhatjuk a kanalasgémben talált peték kiemelkedő sokféleségét (**1. Ábra**), illetve mivel az aljzatnak egy viszonylag nagy kiterjedésű részét "felszántják" keresés közben, ez is hozzájárul a sokféle faj összeszedéséhez. Ettől eltérő vadászó viselkedése van a nagy kócsagnak, amely ugyan szintén iszapos lapályokat látogató gázlómadár, kanalasgémhez hasonló táplálékpreferenciával, de ez a faj a prédáját megfigyeléssel, kivárással majd lecsapással ejti el (Grzimek, 1984). Ezzel jelentősen kevesebb kontaktusba kerül az aljzattal, ezért ezzel magyarázható, hogy jóval kevesebb féle tartóspetét szállít (**2. Ábra**). A három récefaj, a csörgő réce, a fütyülő réce és a tőkés réce fő táplálékukat tekintve nem egységesek: a csörgő és a tőkés magvakon és vízi növényeken kívül kisrákokat, lárvákat, rovarokat, stb. fogyaszt, a fütyülő pedig túlnyomóan vízinövényekkel táplálkozik. Azonban a **2. Ábrán** a csörgő réce fajtelítődésének egyenletesen meredek emelkedését, így egyértelmű elkülönülését a másik két fajtól Thomas (1982) mindhárom fajt átfogó tanulmánya alapján lehetséges a táplálékszerzési hely alapján magyarázni. A fütyülő réce leginkább szárazföldön, vagy sáros, nagyon sekély vizű parti területeken szeret gyűjtögetni, a tőkés réce pedig olyan mély vízben szerzi táplálékát, hogy közben úsznia kell. A csörgő réce nagyjából a két faj közé sorolható be, mivel általában vízben sétálva, csak a fejét a víz alá dugva vadászik, így valószínűleg ennek a fajnak van a legnagyobb esélye, hogy az aljzaton fellelhető tartóspetéket felszedje a táplálékával együtt. A nyári lúd táplálkozásmódja pedig nagyban hasonlít a fütyülő récééhez (*Anas penelope*), mivel ez a faj is növényi magvakkal és egyéb növényi részekkel táplálkozik, illetve a szárazföldi életet preferálja (Grzimek, 1975), ez magyarázhatja hasonlóságát az említett récefajhoz. Fontos megjegyezni, hogy az NMDS grafikon (**3. Ábra**) és a permANOVA analízis eredményét a nagy kócsag esetében befolyásolhatta a mintavételező terület hatása is, mivel az összes többi madárfajtól (túlnyomó többségben) a Hortobágyi Nemzeti Park területéről származnak minták, míg a nagy kócsagtól kizárólag a Balaton környékéről (Balatonlelle, Kis-Balaton).

Tartóspeték diszperziós hajlama, keltetések

Az eredmények alapján a vízimadarak általi leggyakrabban terjesztett tartóspete a *D. magna* által képzett ephippium, mivel a madárfajok nagyrészében jelen volt, és tömegessége is számottevő. Ez persze magyarázható azzal, hogy pl. az alföldi szikes és tápanyagban dús kistavakban ez a leggyakrabban előforduló zooplankton faj (Tóth et al., 2014). Ezzel összhangban volt a *D. magná*nál tapasztalt kelési siker is. Ezt nem figyelhettük meg a mintákban második leggyakrabban előforduló taxonról, a nagytestű Branchiopodákról. Hasonló eredményre jutott Brochet et al. (2010) is, amikor egyszerre vizsgáltak endozoochóriával szállított Cladocera és Anostraca (ami egy nagytestű Branchiopoda) petéket: a Cladocera peték között tapasztaltak kelést, a Branchiopoda peték között viszont nem.

A keltetések sikeressége nagyban alulmúlta a kezdeti elvárásokat, de mivel a kívánt eredmény elérése érdekében számos keltetési protokollt kipróbáltam, rengeteg tapasztalatot szereztem a vízimadarak által endozoochóriával terjesztett peték keltetésében. A végül sikeres módszert (akváriumi külső szűrővel szűrt csapvíz, 17 °C, 16 LED megvilágítás, 8 óra sötétség) a kísérletemnek csak a legvégén kezdtem el alkalmazni. A kelések alacsony számát több tényezővel is magyarázhatjuk.

A legkézenfekvőbb magyarázat abban rejlik, hogy a peték életképessége csökken a madarak emésztőrendszerén való áthaladáskor (Charalambidou et al., 2003; Conover et al., 2023; Santamaría et al., 2023), az őket itt ért mechanikai-kémiai hatások miatt. Ugyan a kísérletem során leteszteltem az emésztetlen, aljzatból származó peték túlélését is, és ott tapasztaltam számos kelést, de ezt nem lehet az emésztett és emésztetlen peték túlélésének direkt módon történő összehasonlítására használni. Az viszont elmondható, hogy azok közül az emésztett peték közül, amiket az aljzatminták keltetéséhez használt médiummal megegyező médiumban keltettem, egy sem kelt ki.

Egy másik lehetséges magyarázat a minták tárolási idejében kereshető. Az ürülékminták számottevő része (36,1%-a) egy évesnél idősebb volt, miközben végig 4 °C-on sötétben voltak tárolva. Internetes keresések alapján nem találtam egy tanulmányt sem, ami a hűtőszekrényben tárolt tartóspeték korának viszonyában nézte volna meg a kelési százalékot, de feltételezésem szerint ez hozzájárulhatott a végeredményhez. Ugyan (feltételezhetően) több száz éves zooplankton tartóspetéket is képesek voltak már laboratóriumban keltetni, de az idősödéssel arányosan nő az életképtelen peték aránya (Hairston et al., 1995).

A “bet-hedging” stratégia szerint, amit több zooplankton csoportnál is vizsgáltak, az előző évben képzett terjesztőképletek nem feltétlenül fejlődnek ki a következőben, így biztosítva a populáció hosszú távú fennmaradását. Eredményeképpen a vártnál alacsonyabb kelési arányt tapasztalhatunk a kedvező környezeti tényezők beálltakor (Wang és Rogers, 2018; Waterkeyn et al., 2013). Ezen kívül a természetes tavak petebankjában levő peték jelentős része nem tartalmaz embriót, nem életképes (Carvalho and Wolf, 1989).

Eredmények felhasználása, további kutatás

Az egyes madárfajok által szállított tartóspeték mennyiségének és összetételének feltérképezésével, valamint az adott madárfajok mozgásmintázatai illetve migrációjuk ismeretében teljesebb képet kaphatunk a zooplankton endozoochór diszperziójának szerepéről. Ennek alapján pedig predikciókat tehetünk diszperziós eseményekkel kapcsolatban, illetve jobban megérhetjük a zooplankton metaközösségek működését, valamint a zooplankton fajok természetben látható biogeográfiai mintázatait.

A kutatásom során ugyan számos madárfajtól származó mintát vizsgáltam, azonban ezek közül csak néhányból volt elegendő mennyiségű ahhoz, hogy robusztus és általánosítható eredményeket állítsak elő. Véleményem szerint hasznos lenne minél több vízimadárfaj ürülékmintájából származó tartóspetét azonosítani, illetve keltetni, vagy legalább különböző táplálkozási stratégiát bemutató madárfajokat vizsgálni ilyen módszerrel. Továbbá elengedhetetlennek tartom egy zooplankton tartós peték határozására használható kulcs készítését, amely megkönnyítené, illetve lehetővé tenné a peteminták pontos és egyszerű analizálását a jövőre nézve.

Köszönetnyilvánítás

Szeretném megköszönni mindazok munkáját, akik segítséget nyújtottak a projekt elvégzésében: köszönöm **Dr. Borza Péternek**, hogy rendelkezésemre bocsátotta a klímakamráját, amíg a laborunk sajátja elkészült; **Fierpasz Ádámnak**, hogy segített az aljzatmintákból a peték izolálásában; **Dr. Szabó Beátának**, hogy segített az adatábrázolásban; **Barta Barbarának**, az NMDS analízis elvégzésében nyújtott segítségéért; mindenkinek, aki részt vett az ürülékminták gyűjtésében és feldolgozásában: **Tóth Pálnak**, **Dr. Koleszár Balázsnak**, **Szabó Nándornak**, **Simay Gábornak**, **Dr. Pigniczki Csabának**, **Dr. David M. Wilkinsonnak**, **Dr. Andy J. Greennek** és **Kane Bridesnek**; illetve **Dr. Horváth Zsófiának**, hogy a témavezetőim mellett végig segített az elméleti kérdésekben.

Szeretnék köszönetet mondani az Ökológiai Kutatóközpont, Vízi Ökológiai Intézet kutatói, és asszisztensei, kiemelten **Laskai Csilla**, **Márton Zsuzsanna**, **Varsha Rani**, **Szabó Bernadett** és **Bene Kata** segítségéért a mindennapi élet navigálásához a laborban, illetve köszönöm jó tanácsaikat és útmutatásukat a legkülönbözőbb laboreszközök használatához. Továbbá köszönöm **Buttyán Bencéne**k a lelki támogatást, amit a laborban eltöltött hosszú órák alatt nyújtott és segített, hogy ne hagyjon el minden remény, amikor a kísérletemnek majdnem a legvégéig nem kelt ki egyetlen endozoochór petém sem.

Kiemelten köszönöm témavezetőimnek, **Dr. Vad Csaba Ferenc**nek és **Dr. Lovas-Kiss Ádám**nak, hogy Tudományos Diákköri Konferencia dolgozati témával bíztak meg és szakdolgozói munkát is adnak nekem. Köszönöm Dr. Vad Csabának, hogy többek között a zooplankton tartóspeték keltetésének rejtelmeit és a biostatisztika területén szerzett tapasztalatait megosztotta velem, Dr. Lovas-Kiss Ádámnak pedig köszönöm, hogy bevezetett a zoochória tudományába, és hogy ürülékminta gyűjtés mellett megmutatta nekem a madárhálózás illetve -gyűrűzés mikéntjét a Hortobágyi Nemzeti Park egy pazar szegletében. Köszönöm, hogy mindketten hozzájárultak sokéves cikkírói tapasztalatukkal a dolgozat nem csak tartalmi, de formai megvalósulásához is.

Végül, de nem utolsó sorban szeretnék köszönetet mondani a “Vízimadár útikalauz stopposoknak: a magterjedés hatékonysága” FK OTKA (NFKI-138698) projektért, ami hozzájárult a projekt magvalósulásának anyagi hátteréhez.

Irodalom

Arenas-Sánchez, C., Brendonck, L., García-Roger, E.M., Carmona, M.J., Ortells, R., 2023. Wind dispersal differences between rotifer cryptic species: a proof of principle from a wind tunnel experiment. Hydrobiologia. https://doi.org/10.1007/s10750-023-05349-6

Bartlow, A.W., Agosta, S.J., 2021. Phoresy in animals: review and synthesis of a common but understudied mode of dispersal. Biol. Rev. 96, 223–246. https://doi.org/10.1111/brv.12654

Berg, D.J., Garton, D.W., 1994. Genetic differentiation in North American and European populations of the cladoceran Bythotrephes. Limnol. Oceanogr. 39, 1503–1516. https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.7.1503

Bowler, D.E., Benton, T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biol. Rev. 80, 205–225. https://doi.org/10.1017/S1464793104006645

Bray, J.R., Curtis, J.T., 1957. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. Ecol. Monogr. 27, 326–349. https://doi.org/10.2307/1942268

Brendonck, L., De Meester, L., 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. Hydrobiologia 491, 65–84. https://doi.org/10.1023/A:1024454905119

Brendonck, L., Rogers, D.C., Olesen, J., Weeks, S., Hoeh, W.R., 2008. Global diversity of large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in freshwater. Hydrobiologia 595, 167–176. https://doi.org/10.1007/s10750-007-9119-9

Brochet, A.L., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., Fritz, H., Waterkeyn, A., Baltanás, Á., Green, A.J., 2010. Field evidence of dispersal of branchiopods, ostracods and bryozoans by teal (Anas crecca) in the Camargue (southern France). Hydrobiologia 637, 255–261. https://doi.org/10.1007/s10750-009-9975-6

Carvalho, G.R., Wolf, H.G., 1989. Resting eggs of lake- Daphnia I. Distribution, abundance and hatching of eggs collected from various depths in lake sediments. Freshw. Biol. 22, 459–470. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1989.tb01118.x

Chaloupka, M.Y., Domm, S.B., 1986. Role of Anthropochory in the Invasion of Coral Cays by Alien Flora. Ecology 67, 1536–1547. https://doi.org/10.2307/1939084

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C. Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. and Ellison, A. M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecological Monographs 84:45-67.

Charalambidou, I., Ketelaars, H.A.M., Santamaría, L., 2003. Endozoochory by ducks: influence of developmental stage of Bythotrephes diapause eggs on dispersal probability. Divers. Distrib. 9, 367–374. https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00026.x

Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G., Bullock, J.M. (Eds.), 2012. Preface, in: Dispersal Ecology and Evolution. Oxford University Press, p. 0. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199608898.002.0004

Conover, M.R., Bell, M.E., Delahoussaye, L.M., 2023. Viability and hatchability of brine shrimp Artemia franciscana cysts after passing through the digestive system of eared grebes Podiceps nigricollis. J. Oceanol. Limnol. 41, 1300–1306. https://doi.org/10.1007/s00343-022-2242-7

Den Boer, P.J., 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta Biotheor. 18, 165–194. https://doi.org/10.1007/BF01556726

Edelsparre, A.H., Shahid, A., Fitzpatrick, M.J., 2018. Habitat connectivity is determined by the scale of habitat loss and dispersal strategy. Ecol. Evol. 8, 5508–5514. https://doi.org/10.1002/ece3.4072

Figuerola, J., Green, A.J., 2002a. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. Freshw. Biol. 47, 483–494. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00829.x

Figuerola, J., Green, A.J., 2002b. How frequent is external transport of seeds and invertebrate eggs by waterbirds? A study in Doñana, SW Spain. Arch. Für Hydrobiol. 557–565. https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/155/2002/557

Gelmi-Candusso, T.A., Hämäläinen, A.M., 2019. Seeds and the City: The Interdependence of Zoochory and Ecosystem Dynamics in Urban Environments. Front. Ecol. Evol. 7.
Green, A.J., 2016. The importance of waterbirds as an overlooked pathway of invasion for alien species. Divers. Distrib. 22, 239–247. https://doi.org/10.1111/ddi.12392
Grzimek, B., 1984. Grzimek's Animal Life Encyclopedia: Volume 7: Birds I, New edition. ed. Van Nostrand Reinhold.
Grzimek, B., 1975. Grzimek's Animal Life Encyclopedia: Volume 8: Birds II, Reprint edition. ed. Van Nostrand Reinhold.
Havel, J.E., Shurin, J.B., 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. Limnol. Oceanogr. 49, 1229–1238. https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.4_part_2.1229
Hebert, P.D.N., Cristescu, M.E.A., 2002. Genetic perspectives on invasions: the case of the Cladocera. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 1229–1234. https://doi.org/10.1139/f02-091
Horváth, Z., Vad, C.F., Ptacnik, R., 2016. Wind dispersal results in a gradient of dispersal limitation and environmental match among discrete aquatic habitats. Ecography 39, 715–813. https://doi.org/10.1111/ecog.01685
Howard, W.E., 1960. Innate and Environmental Dispersal of Individual Vertebrates. Am. Midl. Nat. 63, 152–161. https://doi.org/10.2307/2422936
Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of Seed Dispersal. Annu. Rev. Ecol. Syst. 13, 201–228. https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221
Hsieh, T. C., Ma, K. H. and Chao, Anne. 2022 iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 3.0.0 URL: http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software-download/.
Loreau, M., Mouquet, N., Gonzalez, A., 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. Proc. Natl. Acad. Sci. 100, 12765–12770. https://doi.org/10.1073/pnas.2235465100
Marcus, N.H., 1990. Calanoid copepod, cladoceran, and rotifer eggs in sea-bottom sediments of northern Californian coastal waters: Identification, occurrence and hatching. Mar. Biol. 105, 413–418. https://doi.org/10.1007/BF01316312
Martín-Vélez, V., Sánchez, M.I., Lovas-Kiss, Á., Hortas, F., Green, A.J., 2021. Dispersal of aquatic invertebrates by lesser black-backed gulls and white storks within and between inland habitats. Aquat. Sci. 84, 10. https://doi.org/10.1007/s00027-021-00842-3
Okamura, B., Hartikainen, H., Trew, J., 2019. Waterbird-Mediated Dispersal and Freshwater Biodiversity: General Insights From Bryozoans. Front. Ecol. Evol. 7.
Oksanen, F.J., et al. (2017) Vegan: Community Ecology Package. R package Version 2.4-3. https://CRAN.R-project.org/package=vegan
Onbé, T., 1978. Sugar flotation method for sorting resting eggs of marine Cladocerans and Copepods from sea-bottom sediment. Bull Jap Soc Sci Fish 44, 1411.
Pinceel, T., Brendonck, L., Vanschoenwinkel, B., 2016. Propagule size and shape may promote local wind dispersal in freshwater zooplankton—a wind tunnel experiment. Limnol. Oceanogr. 61, 122–131. https://doi.org/10.1002/lno.10201
R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.
Santamaría, L., Charalambidou, I., Viana, D., van Donk, E., 2023. Evidence that long-distance dispersal of aquatic invertebrates by ducks increases with propagule size. Freshw. Biol. 68, 1530–1541. https://doi.org/10.1111/fwb.14146
Singh, J.S., 2002. The biodiversity crisis: A multifaceted review. Curr. Sci. 82, 638–647.
Sterner, R.W., 2009. Role of Zooplankton in Aquatic Ecosystems, in: Encyclopedia of Inland Waters. Elsevier Inc., pp. 678–688. https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00153-8
Symons, C.C., Arnott, S.E., 2013. Regional zooplankton dispersal provides spatial insurance for ecosystem function. Glob. Change Biol. 19, 1610–1619. https://doi.org/10.1111/gcb.12122
Tesson, S.V.M., Okamura, B., Dudaniec, R.Y., Vyverman, W., Löndahl, J., Rushing, C., Valentini, A., Green, A.J., 2015. Integrating microorganism and macroorganism dispersal: modes, techniques and challenges with particular focus on co-dispersal. Écoscience 22, 109–124.

Thiéry, A., Rabet, N., Nève, G., 2007. Modelling intraspecific resting egg shape variation in a freshwater fairy shrimp Tanymastix stagnalis (L., 1758) (Crustacea, Branchiopoda): RESTING EGG SHAPE VARIATION IN A FRESHWATER FAIRY SHRIMP. Biol. J. Linn. Soc. 90, 55–60. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00711.x

Thomas, G.J., 1982. Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse Washes, England. J. Zool. 197, 131–172. https://doi.org/10.1111/jzo.1982.197.1.131

Tóth, A., Horváth, Z., Vad, C.F., Zsuga, K., Nagy, S.A., Boros, E., 2014. Zooplankton of the European soda pans: Fauna and conservation of a unique habitat type. Int. Rev. Hydrobiol. 99, 255–276. https://doi.org/10.1002/iroh.201301646

van Leeuwen, C.H.A., van der Velde, G., van Groenendael, J.M., Klaassen, M., 2012. Gut travellers: internal dispersal of aquatic organisms by waterfowl. J. Biogeogr. 39, 2031–2040. https://doi.org/10.1111/jbi.12004

van Wetten, J.C.J., Wintermans, G.J.M., 1986. The food ecology of the Spoonbill. Platalea leucorodia. Versl. En Tech. Gegevens 49, 1–59.

Vandekerkhove, J., Declerck, S., Vanhove, M., Brendonck, L., Jeppesen, E., Conde Porcuna, J.M., De Meester, L., 2004. Use of ephippial morphology to assess richness of anomopods: potentials and pitfalls. J. Limnol. 63, 75. https://doi.org/10.4081/jlimnol.2004.s1.75

Viana, D.S., Santamaría, L., Michot, T.C., Figuerola, J., 2013. Migratory strategies of waterbirds shape the continental-scale dispersal of aquatic organisms. Ecography 36, 430–438. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07588.x

Wang, C.-C., Rogers, D.C., 2018. Bet hedging in stochastic habitats: an approach through large branchiopods in a temporary wetland. Oecologia 188, 1081–1093. https://doi.org/10.1007/s00442-018-4272-6

Wang, S., Loreau, M., 2016. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. Ecol. Lett. 19, 510–518. https://doi.org/10.1111/ele.12582

Waterkeyn, A., Van Pottelbergh, N., Vanoverbeke, J., Vanschoenwinkel, B., De Meester, L., Brendonck, L., 2013. Constitutive but no Triops-induced differences in bet-hedging strategies for hatching in Daphnia. Hydrobiologia 715, 29–35. https://doi.org/10.1007/s10750-012-1299-2

Wickham, H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016.