

Ubrzanje brzine širenja invazivne vrste divovska gubavica *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) duž invazivnog areala

Novoselić, Magdalena

Undergraduate thesis / Završni rad

2024

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:929181>

Rights / Prava: [In copyright/Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-11-16**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Magdalena Novoselić

**Ubrzanje brzine širenja invazivne vrste
divovska gubavica *Rhinella marina*
(Linnaeus, 1758) duž invazivnog areala**

Završni rad

Zagreb, 2024.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Magdalena Novoselić

**Increase in the dispersal rate of the invasive
cane toad *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758)
along its invasion range**

Bachelor thesis

Zagreb, 2024.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa sveučilišnog prijediplomskog studija Znanosti o okolišu na Zoologiskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom izv. prof. dr. sc. Sandra Hudina.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Ubrzanje brzine širenja invazivne vrste divovska gubavica *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) duž invazivnog areala

Magdalena Novoselić

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

U ovom radu obrađena je invazija divovske gubavice (*Rhinella marina*) u Australiji, koja je započela 1935. godine. Vrsta je unesena u svrhu biološke kontrole štetnika na poljima šećerne trske na prostoru Queenslanda. Divovska gubavica je autohton vodozemac na području Južne Amerike. Ova vrsta poznata je po bufotoksinu, smrtonosnoj tvari koju izlučuje kada se osjeća ugroženo. Nedugo nakon uspostave populacije, divovske gubavice (*R. marina*) krenule su se nekontrolirano širiti duž obale sjeverne i istočne Australije. Kroz godine zabilježen je porast u brzini širenja, pogotovo u jedinki u Sjevernoj Australiji. Adaptivne i fenotipske promjene opisane u ovom radu su odgovorne za ubrzanje širenja ove vrste duž njenog invazivnog areala. Navedene promjene su posljedica ekstremnih klimatskih uvjeta na koje divovske gubavice (*R. marina*) nailaze dalnjim širenjem. Na promjene je utjecao i manjak genetske raznolikosti unutar populacija na invazivnoj fronti na sjeveru zemlje.

Ključne riječi: invazivna strana vrsta, vodozemac, invazivna fronta, biološka kontrola, Australija (26 stranica, 8 slika, 0 tablica, 57 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)
Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: izv. prof. dr. sc. Sandra Hudina

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

Increase in the dispersal rate of the invasive cane toad *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) along its invasion range

Magdalena Novoselić

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

This paper explores the invasion of the cane toad (*Rhinella marina*) in Australia, which began in 1935. The species was introduced as an agent of biological control of sugar cane pests on plantations in Queensland. Shortly after population establishment, cane toads began rapidly spreading along the coast of north and east Australia. Over the years, dispersal rate increase was documented, specifically in individuals from Northern Australia. Adaptive changes as well as changes in phenotype, which are further explored in this paper, were responsible for dispersal rate increase of this species along its invasion range. These changes were caused by extreme climate conditions with which cane toads (*R. marina*) are faced during their dispersal. The changes were also caused by a lack of genetic diversity in populations on the invasion front in the north part of the country.

Keywords: invasive alien species, amphibian, invasion front, biological control, Australia
(26 pages, 8 figures, 0 tables, 57 references, original in: Croatian)
Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: izv. prof. dr. sc. Sandra Hudina

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. O VRSTI	2
3. NEUSPJEŠNI POKUŠAJ BIOLOŠKE KONTROLE	3
4. DIVOVSKA GUBAVICA (<i>R. marina</i>) KAO INVAZIVNA STRANA VRSTA	5
4. 1. ODREDNICE INVAZIVNOG USPJEHA	6
4. 1. 1. PROMJENE U PONAŠANJU I KLIMA	7
4. 1. 2. FENOTIPSKA PLASTIČNOST	8
4. 1. 3. NEDOSTATAK PRIRODNIH PREDATORA	10
4. 2. UGROŽAVANJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI	11
4. 3. NEKE METODE KONTROLE INVAZIJE	13
5. UBRZANJE BRZINE ŠIRENJA DUŽ INVAZIVNOG AREALA	13
5. 1. PREDNOSTI JEDINKI NA INVAZIVNOJ FRONTI	16
5. 2. NEDOSTATCI JEDINKI NA INVAZIVNOJ FRONTI	17
5. 3. INOVACIJE U PREVENICIJI DALJNJEG ŠIRENJA DUŽ INVAZIVNOG AREALA	18
6. ZAKLJUČAK	19
7. LITERATURA	20
8. ŽIVOTOPIS	26

1. UVOD

U današnjem svijetu okrenutom masovnoj proizvodnji, brzom razvoju i stalnoj povezanosti, biološka raznolikost je ugrožena kao nikada prije u ljudskoj povijesti. Pet najvećih prijetnji bioraznolikosti su prekomjerno iskorištavanje kopnenih i vodenih staništa, izravno iskorištavanje organizama (npr. lov, ribolov) klimatske promjene, zagađenje i invazivne strane vrste (IPBES, 2019). Prema IUCN-u (2024), invazivne strane vrste ili IAS (*Invasive Alien Species*) su sve biljne, životinjske ili druge vrste koje su pomoću ljudskog djelovanja uspostavile populaciju izvan svojeg prirodnog staništa; svojim djelovanjem ugrožavaju bioraznolikost zahvaćenog područja, narušavaju ekosustav, nanose ekonomsku štetu i negativno utječu na ljudsko zdravlje.

Prisutnost invazivnih stranih vrsta predstavlja kompleksan niz problema u očuvanju bioraznolikosti i ekosustava. Predmet je to mnogih današnjih istraživanja u području ekologije koja teže razumijevanju početka invazije i karakteristika uspješnih invazivnih vrsta. Catford, Jansson i Nilsson (2009) su usporedbom velikog broja radova na ovu temu podijelili uspješnu invaziju na šest koraka: transport, introdukcija, kolonizacija, uspostava populacije, širenje i utjecaj. Iako je problem invazivnih stranih vrsta velik, samo mali broj stranih vrsta može uspješno proći sve korake procesa invazije i postati invazivnom. Istraživanje uspostave invazivnih biljaka Pyšek i Richardson (2006) pridonijelo je osmišljanju modela uspješnosti neke invazije opisanog u radu Catford, Jansson i Nilsson (2009). Prema modelu, uspješnu invaziju čine tri parametra: pritisak propagula, uvjeti na potencijalnom staništu te karakteristike i međuodnosi autohtonih vrsta i invazivne strane vrste. Svaki od tih parametara pokriva niz hipoteza koje objašnjavaju uspješnost neke strane vrste kao invazivne; model je generaliziran kako bi bio primjenjiv u proučavanju potencijalne invazivnosti velikog broja stranih vrsta. Kako bi invazija bila uspješna, sva tri parametra moraju ići u korist invazivne strane vrste. Perkins i Nowak (2013) navode kompetitivnosti s autohtonim vrstama, stvaranje ili odvajanje nove ekološke niše i fenotipsku plastičnost kao mehanizme koji omogućavaju uspješnost invazivnih stranih vrsta. Svaki mehanizam može djelovati samostalno ili u kombinaciji s ostalim mehanizmima, ovisno o karakteristikama invazivne strane vrste i autohtone zajednice u koju je unesena.

Putevi unosa invazivnih stranih vrsta su raznoliki, a mogu biti slučajni ili namjerni. Hulme i sur. (2008) organiziraju puteve unosa invazivnih stranih vrsta u 6 kategorija: puštanje, bijeg, zaraza, slijepi putnik, putem koridora i vrste koje se šire prirodnim putem. U puštanje spadaju sve vrste unesene u svrhu biološke kontrole, lova, sadnje u parkovima ili privatnim vrtovima i slično. Pod slučajni unos spada bijeg namjerno unesene vrste, unos nametnika ili uzročnika bolesti s namjerno unesenom vrstom i unos putem nekog vektora; invazivna strana vrsta je takozvani slijepi putnik na gumama auta, u balastnim vodama, na propelerima brodova, na opremi za pecanje, itd. Invazivne strane vrste mogu se širiti izgradnjom nove

infrastrukture koja djeluje kao koridor koji povezuje prije razdvojena staništa. Neovisno o putu unosa, posljedice za autohtonu floru i faunu mogu biti drastične i često nepovratne ako dođe do uspostavljanja populacije. Uspostava populacije je proces s mnogo zapreka za invazivnu stranu vrstu i ovisi o mnogo faktora, no kada je vrsta uspostavljena šteta je već počinjena. Potrebno je ulagati u prevenciju invazije i edukaciju stanovništva kako bi se spriječio početak širenja invazivne vrste. Međutim, dođe li do uspostave i širenja populacije, potrebno je razviti učinkovito i trajno rješenje problema.

Troškovi odstranjivanja i kontroliranja invazivnih vrsta su visoki i rastu iz godine u godinu s pojavom novih i dalnjim širenjem već uspostavljenih invazivnih stranih vrsta. Prema Zenni i sur. (2021), na kontrolu i suzbijanje invazivnih stranih vrsta je do 2021. godine globalno potrošeno 2.3 bilijuna američkih dolara. Stvarna cijena je vrlo vjerojatno veća zbog nedostatka podataka za neke taksonomske skupine. Ekonomski šteta ovisi o nekoliko faktora kao što su brzina širenja vrste, površina zahvaćenog područja, karakteristike invazivne strane vrste i tip zahvaćenog staništa. Jedna od država s visokim troškovima upravljanja invazivnim stranim vrstama je Australija. Prema izračunu i pretpostavkama Bradshaw i sur. (2021), od 1960. do provedenog istraživanja, Australija je potrošila skoro 300 milijardi američkih dolara na sanaciju, suzbijanje i edukaciju o invazivnim vrstama. „Najskuplje“ carstvo su biljke, s troškom od oko 150 milijardi američkih dolara, dok je carstvo životinja koštalo australsku vladu i stanovnike oko 26 milijardi američkih dolara (Bradshaw i sur., 2021). Od životinja, najveću ekonomsku štetu, čak preko 20 milijardi američkih dolara, uzrokuju sisavci zbog predstavnika kao što su mačke, glodavci, zečevi i lisice (Bradshaw i sur. 2021). Skupinu vodozemaca predstavlja jedna od najpoznatijih australskih invazivnih stranih vrsta, divovska gubavica (*Rhinella marina*). Unesena na kontinent u prošlom stoljeću kao biokontrolna vrsta, divovska gubavica (*R. marina*) je zauvijek promijenila floru i faunu istočne Australije. Od svoje introdukcije i uspostave, ovaj vodozemac se neprestano širi uz obalni pojас Australije i nepovratno utječe na zajednice koje se nađu na putu. Istraživanjem divovskih gubavica (*R. marina*) i jedinki koje se nalaze na invazivnoj fronti, znanstvenici dolaze do novih spoznaja o tome što čini uspješnu invazivnu vrstu i do kojih granica vrsta može promijeniti svoju morfologiju bez negativnih posljedica. S novim saznanjima o jedinkama na invazivnoj fronti, otvara se mogućnost iskorištavanja njihovih novih karakteristika u svrhu usporavanja ili potpunog zaustavljanja širenja invazivne strane vrste.

2. O VRSTI

Divovska gubavica (*R. marina*) je vodozemac iz porodice Bufonidae (Slika 1). Autohtona je vrsta na području Sjeverne i Južne Amerike, od južnog Teksasa do središnjeg Brazila. Može se pronaći na raznolikim staništima, ali prednost daje travnjacima i staništima koja su nastala ljudskim djelovanjem (Zug i Zug, 1979). Može biti duljine do 150 milimetara i širine do $\frac{3}{4}$ svoje duljine. Ženke i mužjaci su smeđih nijansi s malim razlikama među spolovima. Ženke su u prosjeku veće, a mužjaci se mogu prepoznati prema

palčanom žulju (Zug i Zug, 1979). Dorzalnu stranu tijela i noge prekrivaju okrugla izbočenja, zaslužna za ime gubavica. Iako joj u prehrani prevladavaju insekti, oportunistički je predator i pojest će sve što joj je dostupno na staništu. Najaktivnija je par sati nakon zalaska sunca i pri početku kišnih sezona tijekom godine (Zug i Zug, 1979). To je period koji je idealan za divovsku gubavicu (*R. marina*) zbog visokog postotka vlažnosti i povećane brojnosti plijena (Zug i Zug, 1979). Ovaj vodozemac poznat je po otrovu kojeg izlučuje iz parotidne žlijezde na području vrata; otrov je bufotoksin, gusta tvar, svijetlo-žute do bijele boje, kojeg vodozemac izlučuje u susretu s predatorom (Hayes i sur., 2009). Bufotoksin sadrži steroide bufadienolide (Lever, 2001 navedeno u Hayes i sur., 2009) koji inhibiraju Na^+/K^+ pumpu u srčanom tkivu i svojim djelovanjem dovode do brze smrti predatora (Steyn i van Heerden, 1998 navedeno u Hayes i sur. 2009). Punoglavlci i odrasle jedinke stvaraju otrov, no juvenilne jedinke ne. (Zug i Zug, 1979). Nedostatak otrova čini juvenilni dio populacije posebno ranjivim na napade predatora, dok odrasle jedinke i punoglavce isti izbjegavaju. Predatori juvenilnih jedinki su zmija *Leptodeira annulata*, kajman *Caiman latirostris*, neke vrste sisavaca i ptica te jedinke odrasle jedinke divovske gubavice (*R. marina*) (Zug i Zug, 1979). Prisutna je diljem svijeta na tropskim i suptropskim staništima; na mnogima je strana vrsta zbog njene popularne primjene u biološkoj kontroli štetnih kornjaša na poljima šećerne trske.



Slika 1: Divovska gubavica (*R. marina*) na Havajskom otočju (izvor: Ward-Fear, Greenlees i Shine, 2016).

3. NEUSPJEŠNI POKUŠAJ BIOLOŠKE KONTROLE

Divovske gubavice (*R. marina*) su prisutne na području Australije od 1935. godine. Ovaj vodozemac unesen je na prostor u svrhu biološke kontrole nekoliko vrsta kornjaša, od kojih su autohtone vrste *Dermolepida albohirtum* i *Lepidiota frenchi* bile glavne mete (Shine, Ward-Fear i Brown, 2020). Navedene vrste kukaca uzrokovale su velike gubitke australskim poljoprivrednicima koji su zahtijevali pronalazak trajnog rješenja. Htjela se izbjjeći uporaba pesticida te su se nadležne vlasti odlučile za biološku kontrolu. Prema Stenberg i

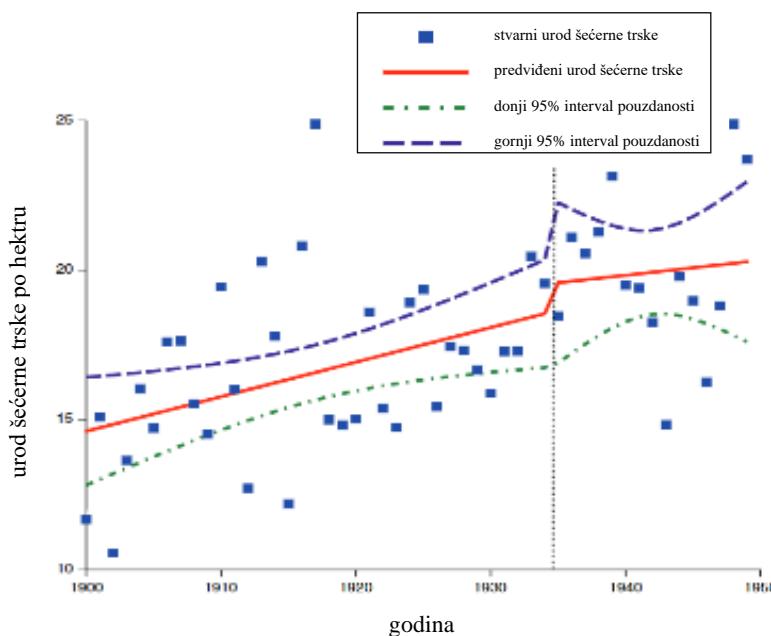
sur. (2021), biološka kontrola je proces suzbijanja nekog nametnika pomoću drugog živog organizma koji je njegov predator, kako bi se umanjila šteta koju nametnik izaziva čovjeku. Iako su divovske gubavice (*R. marina*) autohtone na području Sjeverne i Južne Amerike (Zug i Zug, 1979), jedinke unesene u Australiju došle su s Havajskog otočja. Vodozemci su na Havaje doneseni 1932. godine, također kao biokontrolna vrsta za suzbijanje kornjaša na plantažama šećerne trske (Lever, 2001 navedeno u Ward-Fear, Greenlees i Shine, 2016). Nadležne vlasti nisu provele detaljno istraživanje o vrsti i o posljedicama njenog puštanja. Svoju su odluku utemeljili na navodnoj uspješnosti vrste kao biokontrolnog organizma na komercijalnim plantažama na Karibima i Pacifiku (Mungomery, 1935 navedeno u Shanmuganathan i sur., 2010; Shine, Ward-Fear i Brown, 2020). S Havajskog otočja odabrana je 101 jedinka koja je, nakon dolaska u Australiju, razmnožavana u laboratoriju istraživačke postaje Meringa Sugar Experimentation Station (Slika 2). Tijekom sljedeće dvije godine, na prostor sjevernog Queenslanda pušteno je oko 62 000 jedinki (Easteal, 1981 navedeno u Shanmuganathan i sur., 2010).



Slika 2: Laboratorijska zgrada postaje Meringa Sugar Experimentation Station u Queenslandu (izvor: Queensland Government, 2013).

Pokušaj biološke kontrole kornjaša nije bio uspješan. Prepostavka nadležnih vlasti da divovske gubavice (*R. marina*) jedu kornjaše bila je istinita, jer su jedna od dominantnih skupina u njihovoј prehrani. Ipak, divovske gubavice (*R. marina*) nisu specijalisti koji se hrane samo s kornjašima već su oportunisti. U dijeti ovih vodozemaca prevladavaju mravi i kornjaši dok ostatak sadržaja želudca odražava raznolikost zajednice beskralježnjaka na staništu (Zug i Zug, 1979; Heise-Pavlov i Longway, 2011). Odabir biokontrolne vrste koja je oportunist i konzumira velike količine raznolikog plijena bio je krivi korak u sanaciji ovih nametnika. Divovske gubavice (*R. marina*) nisu aktivno lovile kornjaše za čije su suzbijanje bile uvezene, već su na novom staništu lovile onaj plijen koji im je bio najlakše dostupan, poput mrava. Svakako jesu konzumirale kornjaše, no ne u dovoljnoj količini da bi umanjile njihovu prisutnost i utjecaj na poljima

šećerne trske. Urod šećerne trske se nije povećao nakon introdukcije (Slika 3) što je glavni pokazatelj neuspješnosti divovske gubavice (*R. marina*) kao biokontrolna vrste (Shine, Ward-Fear i Brown, 2020).



Slika 3: Prikaz predviđenog i stvarnog uroda šećerne trske od 1900. do 1950. (izvor: Shine, Ward-Fear i Brown, 2020).

4. DIVOVSKA GUBAVICA (*R. marina*) KAO INVAZIVNA STRANA VRSTA

Nakon introdukcije 1935. godine, divovske gubavice (*R. marina*) krenule su se nekontrolirano širiti iz područja Queenslanda u smjeru juga i zapada. U 90 godina, ovi invazivni vodozemci zauzeli su prostor površine preko 1,2 milijuna km². Ako se njihovo širenje ne zaustavi, divovske gubavice (*R. marina*) mogле bi zauzeti površinu od 2 milijuna km²; u ovom scenariju, čak 76% obalnog područja Australije postalo bi stanište ove invazivne strane vrste (Urban i sur., 2007). Prema ovom modelu, stanište divovskih gubavica (*R. marina*) proširilo bi se na prostor saveznih država Zapadne Australije, Južne Australije i Viktorije. Urban i sur. (2007) modelom također predviđaju zauzimanje svih prostora s godišnjim temperaturnim minimumom od 5 °C i maksimumom do 37 °C; navedeni minimum nalazi se ispod temperature na kojoj ova vrsta može preživjeti u svom prirodnom staništu. Pokušaji kontrole i suzbijanja invazije koštali su australsku vladu skoro 10 milijuna australskih dolara, od 1986. do provedenog istraživanja 2006. godine (Shine i sur., 2006).

Zasad, širenjem južne invazivne fronte divovske gubavice (*R. marina*) došle su na prostor Novog Južnog Walesa, dok su na zapadnoj invazivnoj fronti osvojile staništa do granice Zapadne Australije sa Sjevernim

Teritorijem (Urban i sur., 2008). Invazivne strane vrste vodozemaca mijenjaju zajednice koje osvajaju na indirektne i direktne načine; utječu na dostupnost resursa, na bioraznolikost i hranidbene lance zajednica na koje najdu kao i na genetsku raznolikost populacija određenih srodnih vrsta s kojima se mogu razmnožavati (Kraus, 2015). Svojim stalnim širenjem divovske gubavice (*R. marina*) ugrožavaju autohtone predatorske vrste (Phillips i sur., 2010; Jolly, Shine i Greenlees, 2015; Doody i sur., 2021) i time nepovratno mijenjaju hranidbene lance zahvaćenih zajednica. Daju prednost staništima koja su nastala ljudskim utjecajem te su česta pojava u naseljenim mjestima i njihovim okolicama. Brojnost jedinki na ovim staništima je velika, kao i vrijeme zadržavanja, što ih čini smetnjom ljudskoj populaciji (González-Bernal i sur., 2016). Kontakt s ljudima ima veliki utjecaj na uključenost nadležnih tijela u kontroli ove vrste; financiranje i provođenje istraživanja o divovskim gubavicama (*R. marina*) opada s ulaskom vrste u prostore bez stalne ljudske prisutnosti (Shine i sur., 2006). Divovske gubavice (*R. marina*) svoju uspješnost kao invazivna strana vrsta dokazuju iz godine u godinu, a njihovo širenje dodatno olakšavaju nepravilne i krivo usmjerene tehnike suzbijanja daljnog širenja.

4. 1. ODREDNICE INVAZIVNOG USPJEHA

Ljudski utjecaj, brze promjene u ponašanju, pogodna klima, fenotipska plastičnost, nedostatak prirodnih predatora i kompeticije trenutno čine ovu invazivnu stranu vrstu nezaustavljivom u širenju Australijom. Prema Zug i Zug (1979), jedini tip staništa koji ova vrsta nije u mogućnosti osvojiti su šume, koje na američkim kontinentima čine jasnu granicu njihovog prirodnog areala. Staništa s niskom vegetacijom koja su nastala ljudskim djelovanjem najatraktivnija su ovim vodozemcima koji ih znaju maksimalno iskoristiti. Divovske gubavice (*R. marina*) ovise o vodenim površinama koje su im potrebne za razmnožavanje i preživljavanje (Zug i Zug, 1979). Potreba za smanjenjem gubitka vode u prirodnim staništima gdje su temperature velike preusmjerila je ovu vrstu na noćni način života (Zug i Zug, 1979). Tijekom dana traže sklonište u niskom raslinju ili u sjeni koju pružaju ljudske konstrukcije, dok noću love. Ljudska prisutnost osigurava prisutnost vode, što objašnjava sklonost ove vrste životu u čovjekovoj blizini (González-Bernal i sur., 2016); okupljanje većeg broja insekata oko umjetnih izvora svijetla također pridonosi popularnosti urbanih prostora među divovskim gubavicama (*R. marina*) (González-Bernal i sur., 2016). Prisutnost jedinki oko zgrada i kuća primjećena je tijekom vlažnog i sušnog perioda godine, s većom brojnosti tijekom sušnog razdoblja (González-Bernal i sur., 2016) kada je potreba za vodom i hranom najveća. U sljedećim poglavljima su obrađene pojedine odrednice invazivnog uspjeha divovske gubavice (*R. marina*) na području Australije.

4. 1. 1. PROMJENE U PONAŠANJU I KLIMA

Unatoč njenoj ovisnosti o vodi, kada ova vrsta najde na aridno stanište, njen širenje se ne zaustavlja. Istraživanje populacija na Havajskom otočju pokazalo je da areal divovskih gubavica (*R. marina*) nije strogo određen s prisutnosti aridnih staništa. Uspredbom podataka o kretanjima populacija na vlažnoj i aridnoj strani otoka primijećena je razlika u ponašanju koju uvjetuje dostupnost resursa; jedinke na vlažnoj strani otoka su raspršene, dok jedinke na aridnoj strani uspostavljaju gušće populacije oko stalnog izvora vode (Ward-Fear, Greenlees i Shine, 2016). Istraživanjem se također uočilo da su jedinke u potrazi za povoljnim uvjetima sposobne preći suha staništa koja su se isprva smatrala prirodnom barijerom u dalnjem širenju (Ward-Fear, Greenlees i Shine, 2016). Slično promatranje proizašlo je iz istraživanja González-Bernal i sur. (2016): jedinke promatrane u divljini nisu se dugo zadržavale na oskudnim staništima sjeverne Australije već su se aktivno kretale u potrazi za hranom i povoljnijim uvjetima, dok su se jedinke iz urbane sredine zadržavale na promatranom području. Potreba za zadržavanjem što veće količine vode u tijelu utjecala je na period dana u kojem su jedinke na aridnim područjima aktivne. Iako su na prirodnom staništu strogo noćne životinje (Zug i Zug, 1979), odrasle jedinke divovskih gubavica (*R. marina*) koje se šire aridnim staništima na zapadnoj invazivnoj fronti pokazuju aktivnost danju. Webb i sur. (2014) su promatranjem populacija na stočarskim površinama u Sjevernom Teritoriju utvrdili da je 90% promatranih jedinki aktivno danju, dok su najpopularniji periodi aktivnosti 9 i 17 sati. Promatrane populacije su se okupljale oko rezervoara na stočarskim površinama, koji su jedini izvor vode u ovom području. Iako aktivnost danju nema smisla zbog visokih temperatura koje pridonose gubitku tjelesne tekućine, na ovakvom staništu pogoduje divovskim gubavicama (*R. marina*) više nego što im šteti. Navedena promjena u ponašanju uzrokovana je visokim temperaturama i dugim sušnim razdobljem; podzemna skloništa koja divovske gubavice (*R. marina*) koriste tijekom dana brzo se zagrijavaju i cijelodnevni boravak u njima bez konzumacije vode uzrokovao bi ugibanje (Webb i sur., 2014). Usprkos tome što su na prirodnom staništu noćne životinje kako bi sačuvale što više vode u tijelu i izbjegle potencijalne predatore, jedinke na sjeveru Australije nemaju drugog izbora nego postati aktivne danju kako bi izbjegle isušivanje i pregrijavanje te posljedičnu smrt.

Prema Urban i sur. (2008), širenje ove invazivne strane vrste usporeno je na južnoj fronti, a ubrzava na zapadnoj. Zapadna invazivna fronta pokriva prostor sjeverne Australije, regije koju karakterizira izmjena sušnih i vlažnih sezona (Woinarski i sur., 2007), slična onima na prirodnom staništu divovske gubavice (*R. marina*). To je prostor niskog reljefa na kojem dominira tropska savana (Slika 4), biom koji karakteriziraju visoke trave i rijetko raspršeno drveće; uz Australiju, prisutne su diljem svijeta u Africi, Aziji i Središnjoj Americi (Woinarski i sur., 2007). Manju površinu područja zauzimaju i kišne šume, šume mangrova te močvarna područja (Woinarski i sur., 2007). Prisutnost kišnih šuma i močvarnih područja usred savane

osigurava „otoke“ povoljnih životnih uvjeta za invazivne gubavice, koje se šire prostorom sjeverne Australije brzinom od čak 60 kilometara godišnje. Sličnosti u klimi i vegetacijskom pokrovu s prirodnim staništem divovske gubavice (*R. marina*) te nedostatak prostrane i gусте šume koja bi djelovala kao barijera u kretanju čine sjevernu Australiju savršenom za daljnje širenje divovske gubavice (*R. marina*).

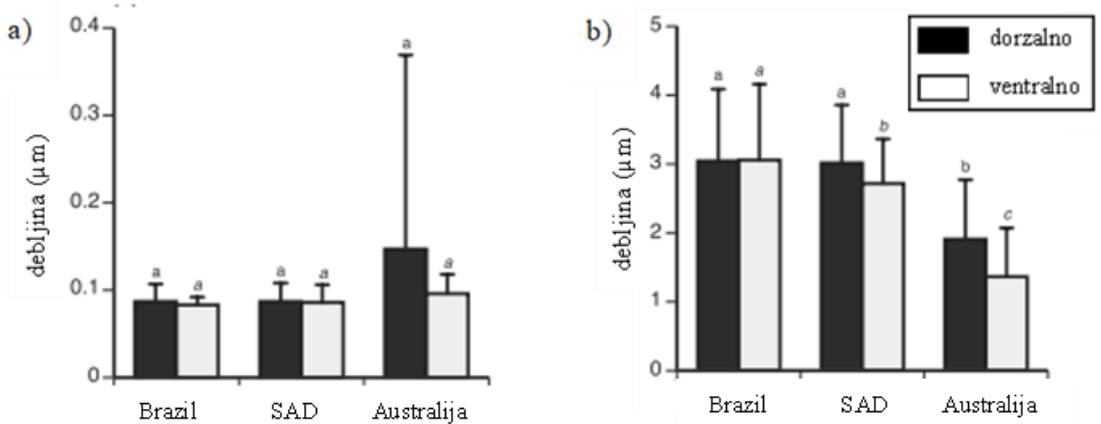


Slika 4: Tropska savana (izvor: Woinarski i sur.).

4. 1. 2. FENOTIPSKA PLASTIČNOST

Širenje zapadnom invazivnom frontom u potrazi za povoljnim staništima dovodi divovske gubavice (*R. marina*) na vrlo aridna područja. Iako ovi vodozemci mogu izgubiti čak 52% vode u tijelu prije ugibanja (Zug i Zug, 1979), u sušnoj sezoni koja traje 7 do 8 mjeseci, većina jedinki je ugrožena. Zug i Zug (1979) navode sušne sezone kao glavni uzrok smrtnosti u odraslih jedinki divovske gubavice (*R. marina*) na njihovom prirodnom staništu. Ipak, populacije u sjevernoj Australiji se ne povlače niti nestaju, već napreduju dalje prema zapadu, duž sjeverne obale Australije. Kosmala, Brown i Shine (2020) su usporedbom jedinki iz Australije, Brazila i s Havajskog otočja utvrdili da divovske gubavice (*R. marina*) s područja Australije imaju najtanju kožu, ali najdeblji dorzalni *stratum corneum*, sloj čija je debljina pozitivno korelirana sa zadržavanjem vode; imaju i najtanji dorzalni *stratum copactum* čija je debljina negativno korelirana sa zadržavanjem vode (Slika 5). Ova prilagodba mogla bi se pripisati fenotipskoj plastičnosti pod utjecajem lokalne klime, no druga objašnjenja nisu isključena (Kosmala, Brown i Shine, 2020). Prema West-Eberhard (1989), fenotipska plastičnost je mogućnost da se jedan genotip, kao odgovor na uvjete u okolišu, izrazi na više različitim načina promjenama u morfologiji, fiziološkom stanju ili ponašanju jedinka u nekoj populaciji. Populacije na zapadnoj invazivnoj fronti su, od uspostave divovskih

gubavica (*R. marina*) prije skoro 90 godina do danas, prošle kroz mnogo morfoloških promjena kako bi osigurale svoju invazivnu uspješnost.



Slika 5: Prikaz debljina dorzalnih i ventralnih slojeva *Stratum corneum* (a) i *Stratum compactum* (b) za populacije divovske gubavice (*R. marina*) u Brazilu, SAD-u i Australiji (izvor: Kosmala, Brown i Shine, 2020).

Fenotipska plastičnost svakako pridonosi invazivnoj uspješnosti u populacija na jugu zemlje. Širenje južnom invazivnom frontom je sporije od širenja na zapadu, s brzinom koje rijetko premašuju 20 kilometara godišnje. Isprva je pretpostavljeno da je uzrok ovog usporavanja susretanje divovskih gubavica (*R. marina*) sa svojim termalnim minimumom odnosno temperaturom ispod koje nastupa smrt (Urban i sur., 2008), koji prema Zug i Zug (1979) iznosi 10-12 °C. Pretpostavljaljalo se da usporavanje širenja na jugu označava i skori potpuni prestanak širenja duž južne fronte. Međutim, istraživanje McCann i sur. (2014) pokazalo je da se ovaj vodozemac može prilagoditi i temperaturama koje su niže od onih na njegovom prirodnom staništu. Usporedba termalnog minimuma jedinki s niže i više nadmorske visine u nacionalnom parku Border Rangers u Novom Južnom Walesu (Slika 6) otkriva razlike u temperaturnim minimumima među populacijama. Jedinke s više nadmorske visine imale su niži termalni minimum od jedinki s manje nadmorske visine. Oba termalna minimuma su ispod onoga koji su izmjerili Zug i Zug (1979) u američkim populacijama. Dalnjim izlaganjem prikupljenih jedinki različitim temperaturama, McCann i sur. (2014) došli su do zanimljivih saznanja o ovoj vrsti. Podijeljene u dvije skupine, divovske gubavice (*R. marina*) izložene su temperaturama od 12 °C i 24 °C na mjesec dana. Nakon mjesec dana, dio jedinki iz obje skupine izložen je temperaturi od 12 °C, dok je ostatak izložen temperaturi od 24 °C na 12 sati. Neovisno o uvjetima u kojima su provele zadnjih mjesec dana, jedinke iz svake skupine su u periodu od 12 sati prilagodile svoj termalni minimum novim uvjetima. Ovi rezultati pokazuju da su jedinke s nižih nadmorskih visina također sposobne napredovati prema višim nadmorskim visinama (McCann i sur., 2014). Razlike u termalnim

minimumima promatranih jedinki nisu posljedica lokalne adaptacije i fizioloških razlika među jedinkama, već su uvjetovane abiotičkim čimbenicima staništa na kojem se jedinke nađu.

U slučaju južnih populacija, fenotipska plastičnost je vrlo vjerojatno odgovorna za mehanizme koji omogućuju brzu promjenu termalnog minimuma. Ipak, potrebno je provesti dodatne studije koje uspoređuju populacije divovskih gubavica (*R. marina*) s nekoliko potpuno različitih lokacija kako bi se utvrdili ili barem pobliže pojasnili mehanizmi i porijeklo ovako brze prilagodbe na niske temperature koje su u pravilu smrtonosne za ovu vrstu. Utjecaj prilagodbe na niske temperature, kao i posljedice ostalih morfoloških promjena na jedinkama s invazivnih fronti biti će detaljnije obrađeni u odlomku 5. „Širenje duž invazivnog areala“.



Slika 6: Nacionalni park Border Ranges u Novom Južnom Walesu (izvor: NSW National Parks and Wildlife Service).

4. 1. 3. NEDOSTATAK PRIRODNIH PREDATORA

Glavna zaštita divovskih gubavica (*R. marina*) je svakako već spomenuti bufotoksin, smrtonosni otrov koji ova vrsta izlučuje iz kože pod prijetnjom predatora; jaja i punoglavci su također otrovni dok juvenilne jedinke nisu (Zug i Zug, 1979). Zbog velike ugroženosti u ovom stadiju, juvenilne jedinke dosežu spolnu zrelost nakon godinu dana ili manje, ovisno o trajanju sušne sezone i dostupnosti hrane (Zug i Zug, 1979). Na njihovom prirodnom staništu, predatorske vrste često ne napadaju odrasle jedinke zbog njihove otrovnosti, dok neke vrste pokušavaju zaobići otrov u svom napadu (Zug i Zug, 1979). Bufotoksin brani divovske gubavice (*R. marina*) i od australskih predatora. Unatoč susreta s raznim predatorima kao što su gušteri, krokodili i zmije, brojnost ovog invazivnog vodozemca nije smanjena i njegovo širenje invazivnim arealom neometano se nastavlja. Australске vrste nikada nisu bile izložene bufotoksinima niti gubavicom

(Bufonidae), koje nisu prirodno prisutne na prostoru Australije (Shine, 2010 navedeno u Cabrera-Guzmán i sur., 2015). Brojne vrste predatora dolaskom divovske gubavice (*R. marina*) vide novi atraktivni plijen i ubrzo stradaju. Trovanjem i posljedičnom smrti, neki australski predatori mijenjaju svoje prehrambene navike. Autohtona vrsta žabe *Litoria dahlii* nakon konzumacije manje otrovnog punoglavca izbjegava jedinke divovske gubavice (*R. marina*) koje su prošle kroz metamorfozu (Greenlees i Shine, 2019). Slično reagira i gušter *Varanus varius*; jedinke uzete sa staništa na kojem su prisutne divovske gubavice (*R. marina*) pojeli su samo žabe iz ponuđene skupine žaba i gubavica, dok su jedinke kojima su divovske gubavice (*R. marina*) nepoznate pojeli i gubavice. U drugom hranjenju obje skupine su pojeli samo žabe (Jolly, Shine i Greenlees, 2016). Unatoč ugroženosti mnogih predatorskih vrsta, postoje i vrste koje su imune na bufotoksin. Istraživanje Cabrera-Guzmán i sur. (2015) pokazalo je da su tri vrste australskih glodavaca *Rattus colletti*, *R. tunneyi* i *Melomys burtoni* sposobne konzumirati divovske gubavice (*R. marina*) bez smrtnih posljedica. Navedene vrste smatraju se štetočinama, tako da biološka kontrola divovske gubavice (*R. marina*) pomoću navedenih autohtonih vrsta štakora nije poželjno rješenje.

4. 2. UGROŽAVANJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

Kao što je već spomenuto, divovske gubavice (*R. marina*) svojom prisutnosti dovode do ugibanja potencijalnih predatorskih vrsta autohtonih na području Australije. Neke od vrsta čija je brojnost ugrožena djelovanjem ovog vodozemca su gušter *Varanus varius* (Jolly, Shine i Greenlees, 2016), zmija *Acanthophis praelongus* (Phillips i sur., 2010) i tobolčar *Dasyurus hallucatus* (Doody i sur., 2021). Prikupljanje podataka o utjecaju divovskih gubavica (*R. marina*) na porast mortaliteta vrsta kao što su zmije i gušteri je izazovno zbog manje brojnosti ovih predavata (u usporedbi s recimo malim sisavcima), njihovih životnih navika i izoliranosti staništa. Ipak, potrebno je ulagati u takva istraživanja kako bi se utjecaj divovskih gubavica (*R. marina*), ali i svih invazivnih životinjskih vrsta mogao što bolje razumjeti.

Gušter *Varanus varius* je generalist i kao takav spremjan je pojesti sve. Konzumacija lako dostupnog plijena kao što su divovske gubavice (*R. marina*) dovela je do drastičnog smanjenja brojnosti ovog guštera za kojeg je bufotoksin smrtonosan (Jolly, Shine i Greenlees, 2016). Uz smanjenje brojnosti, ova invazivna strana vrsta utjecala je i na strukture populacija guštera *Varanus varius*, preciznije na raspon veličina jedinki (Jolly, Shine i Greenlees, 2016). Jedinke koje žive na staništima na kojima je prisutna divovska gubavica (*R. marina*) su manje od jedinki na staništima koje invazivna vrsta još nije dosegla. Ovakva razlika u veličinama ukazuje na tendenciju većih jedinki da love divovske gubavice (*R. marina*). Manje jedinke su opreznije od većih pri lovu, dulje proučavaju plijen i često su arborealne što smanjuje njihov kontakt s divovskim gubavicama (*R. marina*) (Jolly, Shine i Greenlees, 2016). Tijekom spomenutog istraživanja također je zapažena naučena selektivnost u odabiru plijena koja je spomenuta ranije u tekstu.

Acanthophis praelongus otrovna je zmija, autohtona u tropskoj Australiji (Cogger, 2000 navedeno u Phillips i sur. 2010). Vrlo je osjetljiva na bufotoksin što se očituje u rezultatima istraživanja Phillips i sur. (2010). Godišnji mortalitet u prirodi procijenjen je na 27%, a prema rezultatima iz laboratorija i s prirodnog staništa, promatrana populacija imala je mortalitet veći od 48% koji je prouzročila prehrana divovskim gubavicama (*R. marina*). Manji mortalitet imale su vrste s manjim glavama, čija je veličina proporcionalna s veličinom plijena koji mogu uhvatiti. Zbog velikih dimenzija divovskih gubavica (*R. marina*) jedinke s manjim glavama nisu u mogućnosti pojesti ih pa i ne pokušavaju. *Acanthophis praelongus* mogla bi nakon dulje izloženosti divovskoj gubavici (*R. marina*) razviti naučenu selektivnost u odabiru plijena kao što je uočeno kod guštera *Varanus varius*.

Prema IUCN-u (2024), *Dasyurus hallucatus* ima status ugrožene vrste s negativnim populacijskim trendom. Za ovu vrstu konzumacija divovske gubavice (*R. marina*) je fatalna. Doody i sur. (2021) promatrali su dvije populacije *Dasyurus hallucatus* tijekom perioda od 5 godina kako bi ustanovili opseg utjecaja koji divovska gubavica (*R. marina*) ima na brojnost odabranih populacija. Tijekom 5 godina, primjećen je veliki pad u brojnosti vrste na jednoj lokaciji i potpuni nestanak druge populacije.

Masovno ugibanje ovih vrsta, koje su na vrhu hranidbenog lanca, dovodi do velikih promjena u strukturama zajednica zahvaćenih područja. Vršni predator kontroliraju brojnosti predavata na nižoj razini hranidbenog lanca te tako indirektno utječu na održavanje brojnosti njihovog plijena. Divovske gubavice (*R. marina*) utječu na hranidbene lance smanjivanjem brojnost vršnih predavata, što dovodi do povećanja brojnosti predavata na nižim razinama hranidbenog lanca koji posljedično vrše pritisak na brojnost svog plijena (Feit i sur., 2020). Usporedbom dva staništa, brane i zatvorenog rezervoara vode, Feit i sur. (2019) bilježe razlike između zajednica čije su stanište osvojile divovske gubavice (*R. marina*) i one čija staništa nisu. Uz prisutnost divovske gubavice (*R. marina*) zabilježena je mala brojnost vrste *V. gouldii*, vršnog predavata na promatranim aridnim područjima. Budući da je smanjena brojnost vršnog predavata na brani, brojnost jedinki vrsta koje su plijen *V. gouldii* raste. Suprotno tome, brojnost jedinki koje ovise o vršnom predavatu pada na prostorima gdje nije prisutan (brana) (Feit i sur., 2020). Vrlo je važno shvatiti potpuni opseg nestanka vršnih predavata s nekog staništa. Poremećaji u hranidbenom lancu dovode do poremećaja u zajednicama koji mogu nepovratno promijeniti zahvaćeno stanište i time ugroziti prirodno bogatstvo nekog prostora. Utjecaj divovskih gubavica (*R. marina*) na predatorske vrste i hranidbene lance će se nastaviti. Širenje ove vrste duž obje invazivne fronte, dovodi ju u kontakt s predavatima koji se nikada nisu susreli s bufotoksinom, niti su svjesni posljedica njegova unosa.

4. 3. NEKE METODE KONTROLE INVAZIJE

Od početka njihove neočekivane i eksplozivne invazije, radi se na osmišljanju načina kontrole daljnog širenja ili čak potpunog uklanjanja ove invazivne strane vrste. Zbog njihove velike brojnosti i široke rasprostranjenosti, potpuna eliminacija divovske gubavice (*R. marina*) je nemoguća. U prošlom stoljeću, veliki se trud ulagao u informiranje šire javnosti i o poticanju stanovnika da se uključe u hvatanje i eliminaciju invazivne strane vrste. Ovakav način kontrole brojnosti, koji je populariziran pod nazivom „toad-busting“ pokazao se uspješan u južnoj Australiji. Na prostoru na kojem je provedeno istraživanje je tijekom jedne noći uhvaćeno oko 35% jedinki, čija je početna brojnost utvrđena prebrojavanjem prije početka akcije hvatanja (Greenlees, Brown i Shine, 2020). Ova tehnika se pokazala učinkovitom zbog karakteristika populacija na južnoj invazivnoj fronti; mala brzina, učestalost pojave u blizini ljudi, predvidljivost ponašanja i uočljivost ove vrste zbog njene veličine su čimbenici koji su olakšali pronalazak i hvatanje velikog broja jedinki (Greenlees, Brown i Shine, 2020). Ovakav način smanjivanja brojnosti naišao bi na mnogo više prepreka duž zapadnog invazivnog areala. Jedinke na zapadnoj invazivnoj fronti su brže, žive u negostoljubivim uvjetima, na staništima koja su često izolirana od ljudi, što bi otežalo pristup. Također je teže pretpostaviti gdje se ove jedinke okupljaju zbog veličine staništa koje zauzimaju. Shanmuganathan i sur. (2010) proučavanjem raznih predloženih tehnika kontrole ove invazivne vrste ističu par ideja koje bi mogle biti korisne u usporavanju jedinki na zapadnoj fronti. Puštanje sterilnih mužjaka na invazivnu frontu potencijalno bi smanjilo uspješnost sezone parenja, pošto bi pušteni mužjaci predstavljali konkurenциju mužjacima s invazivne fronte (Shanmuganathan i sur. 2010). Predložen je i pokušaj smanjenja brojnosti ženki, promjena koja bi zasigurno usporila rast populacije. Broj ženki smanjio bi se puštanjem laboratorijski modificiranih mužjaka koji dalnjim razmnožavanjem mogu imati samo muške potomke (Shanmuganathan i sur., 2010). Prednost ove tehnike je njen dugotrajni utjecaj na smanjenje brojnosti ovog vodozemca, dok je njen nedostatak povezanost mnogih populacija na sjeveru Australije, kao i velika brzina kretanja ovih jedinki. Mužjaci i ženke bi uspješno proveli parenje te bi vjerojatno došlo do razvoja novih mehanizama koji rade u korist njihovog susreta i uspješnog razmnožavanja (Shanmuganathan i sur., 2010). Postoje mnoge ideje o načinima kontrole ove invazivne vrste, te će nove zasigurno biti osmišljene s dalnjim napredovanjem ove vrste na njenom invazivnom arealu. Unatoč brojnim starim i novim idejama, trenutno ne postoji uspješna metoda kontrole.

5. UBRZANJE BRZINE ŠIRENJA DUŽ INVAZIVNOG AREALA

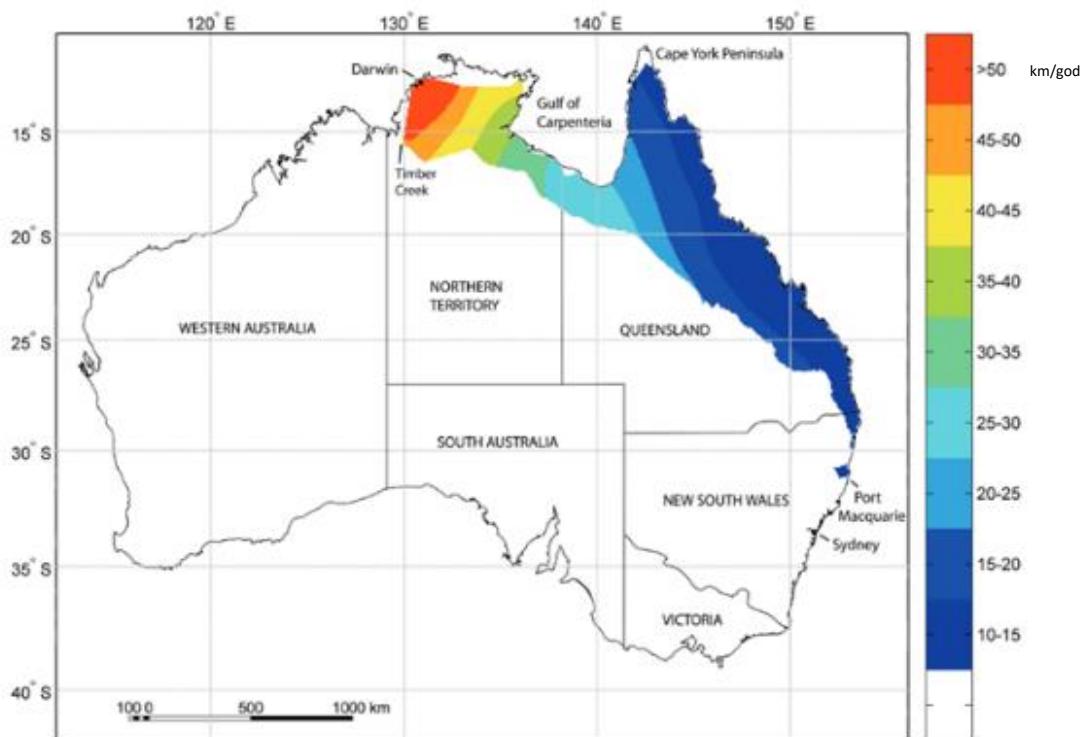
Nakon uspostave populacije na novom staništu, invazivne strane vrste započinju svoje širenje duž invazivnog areala. Daljnje širenje je posljedica rasta populacije na prostoru prvotne introdukcije i uspostave. Jedinke koje se raspršuju i šire duž invazivnog areala, imaju prednost u iskorištavanju resursa na novom staništu (Travis i Dytham, 2002). Invazivni potencijal neke vrste mogao bi se pretpostaviti

procjenom brzine širenja duž invazivnog areala, zato što sporija brzina širenja ukazuje na dostizanje ravnoteže na staništu i na posljedični prestanak dalnjeg širenja (Travis i Dytham, 2002). Širenje divovske gubavice (*R. marina*) Australijom promatrano je od njene uspostave u Queenslandu. Tijekom skoro 90 godina invazije, zabilježene su raznolike brzine kretanja ove invazivne strane vrste te su napravljene brojne pretpostavke o granicama njene buduće rasprostranjenosti. Usporedbom spoznaja znanstvenika u 20. stoljeću i recentnijih istraživanja uočavaju se velike razlike u procijenjenoj brzini širenja na invazivnim frontama.

Istraživanje Easteal i sur. (1985) odredilo je da brzina širenja na zapadnoj invazivnoj fronti iznosi 30 kilometara godišnje. Phillips i sur. (2007) samo 20 godina kasnije na zapadnoj fronti mjere brzine koje premašuju 50 kilometara godišnje, najveće zabilježene vrijednosti od početka praćenja divovskih gubavica (*R. marina*). Istraživanja južne fronte nisu mjerila velika odstupanja kroz godine. Prema Seabrook (1991), brzina širenja na invazivnoj fronti iznosi 1.3 kilometra godišnje, dok istraživanje Macgregor i sur. (2021) bilježi brzinu širenja od 2.7 kilometara godišnje. Prema Macgregor i sur. (2021), buduća brzina širenja mogla bi doseći vrijednost od 6.5 kilometara godišnje, pod uvjetom da kao rezultat klimatskih promjena temperature porastu za oko 2 °C. Za navedene razlike u brzinama širenja na južnoj i zapadnoj fronti (Slika 7) odgovoran je utjecaj lokalne klime na jedinke divovske gubavice (*R. marina*). Kao što je ranije spomenuto, sjever Australije karakterizira tropска klima s izmjenama sušnih i vlažnih perioda koja je slična onoj na prirodnom staništu divovskih gubavica (*R. marina*) (Phillips i sur., 2007). Istraživanje Seebacher i Franklin (2011) pokazalo je da krvožilni sustav divovskih gubavica (*R. marina*) najbolje funkcioniра kod jedinki izloženih visokoj temperaturi (30 °C) za vrijeme provođenja istraživanja. Hladnija klima na jugu Australije negativno utječe na lokomotorni sustav divovskih gubavica (*R. marina*) koje se posljedično sporije kreću; sa snižavanjem temperature opada izdržljivost i mogućnost dugotrajnog kretanja (Seebacher i Franklin, 2011).

Klimatski uvjeti objašnjavaju razlike u brzini jedinki na zapadnoj i južnoj fronti, ali ne objašnjavaju zašto se brzina širenja na zapadnoj invazivnoj fronti znatno povećala od introdukcije divovske gubavice (*R. marina*) 1935. godine do danas. Potrebno je istaknuti da se populacije na invazivnim frontama znatno drukčije ponašaju i kreću od populacija na već osvojenim staništima. Istraživanje provedeno na sjeveru Australije pokazalo je da postoje velike razlike u noćnim kretanjima promatranih populacija; jedinke divovske gubavice (*R. marina*) s zapadne invazivne fronte noću su prelazile tri puta veće udaljenosti od jedinki iz već ustanovljenih populacija (Pizzatto i sur., 2017). Uzrok ovakvog ubrzanog širenja jedinki kroz prostor sjeverne Australije vrlo je složen. Dolaskom na neosvojeno stanište, brže jedinke imaju mogućnost prve iskoristiti resurse staništa i uspostaviti populaciju; sljedeća generacija nasljeđuje karakteristike koje su omogućile brz dolazak na novo stanište i sama nastavlja širenje duž invazivnog areala (Shine i sur., 2021).

Kroz nekoliko generacija, populacije na invazivnoj fronti čine jedinke koje su uspješni i brzi osvajači novih staništa (Shine i sur., 2021). Shine, Brown i Phillips (2011) opisani proces definiraju kao „spatial sorting“, pojavu genetske različitosti među dvije ili više populacija, koja je uzrokovana različitim uvjetima na prostorima koje promatrane populacije zauzimaju. Uspješnost gena određena je sposobnošću preživljavanja i razmnožavanja roditeljskih jedinki, kao i njihovom brzinom u slučaju populacija na invazivnoj fronti (Shine, Brown i Phillips, 2011). Brzo osvajanje novog staništa vrlo je važno u sjevernoj Australiji zbog rijetkosti prikladnih vlažnih staništa u sveprisutnoj i suhoj savani. Za osvajanje takvih staništa, divovske gubavice (*R. marina*) spremne su prijeći velike udaljenosti preko negostoljubivih područja (Ward-Fear, Greenlees i Shine, 2016). Susret s nepoznatim i surovim staništem te s novim predatorima kao i stalna potreba za dalnjim širenjem utječu na ekspresiju gena jedinki na zapadnoj invazivnoj fronti (Rollins, Richardson i Shine, 2016). Ovakve razlike u brzinama kretanja među populacijama na invazivnoj fronti i u ustanovljenim populacijama nisu prisutne na južnoj invazivnoj fronti zbog ranije spomenutog negativnog utjecaja niskih temperatura na kretanje ove vrste. Niske temperature utjecale su na ranije spomenuto smanjenje termalnog minimuma u ovih jedinki, što je jedna od rijetkih prilagodbi koje idu u korist dalnjem širenju invazivnog areala u južnoj Australiji.



Slika 7: Prikaz brzine širenja jedinki divovske gubavice (*R. marina*) na području invazivnog areala (izvor: Urban i sur., 2008).

5. 1. PREDNOSTI JEDINKI NA INVAZIVNOJ FRONTI

Divovske gubavice (*R. marina*) su odlična vrsta za proučavanje „spatial sortinga“ i uloge ove hipoteze u širenju neke invazivne strane vrste zbog kratkog vremena nakon kojeg su razlike među populacijama uočljive. Tijekom svojeg dugogodišnjeg širenja duž invazivnog areala, divovske gubavice (*R. marina*) promijenile su svoje ponašanje i morfologiju na nekoliko načina. Hudson i sur. (2016) usporedbom jedinki s već zauzetih staništa i onih na invazivnoj fronti uočavaju nekoliko morfoloških razlika. Primijećene su razlike u obliku i duljini kostiju lubanje, kukova te prednjih i stražnjih udova. Divovske gubavice (*R. marina*) na invazivnoj fronti mijere dulju ramenu kost za 9.2 %, dok im je potkoljenica kraća od onih u jedinki iz uspostavljenih populacija za čak 12.5 % (Hudson i sur., 2016). Ovakve promjene u morfologiji osiguravaju brže „ciklično skakanje“ (Slika 8) koje omogućava divovskim gubavicama (*R. marina*) konstantno i time brže kretanje koje ne bi bilo moguće postići s pojedinačnim skokovima karakterističima za žabe (Hudson i sur., 2016). Divovske gubavice (*R. marina*) su prvi četveronošci koji nisu sisavci u kojih je zabilježeno ovakvo kretanje (Reilly i sur. 2015). Neprekidno kretanje kao što je ovo također osigurava očuvanje energije jer su skokovi međusobno povezani za razliku od niza pojedinačnih skokova koji je isprekidan (Reilly i sur. 2015). Razlike među kukovima usporedivih jedinki također idu u korist navedenog tipa kretanja, dok su promjene u obliku lubanje kod jedinki na invazivnoj fronti vjerojatno posljedica bržeg kretanja koje su omogućile već navedene morfološke promjene. Pretpostavka je da zabilježeno suženje lubanje štiti mozak od potencijalnih oštećenja, a veća visina lubanje osigurava bolji vid pri brzom neprekidnom kretanju (Hudson i sur., 2016).

Uz promjene u obliku i veličini kostiju, kod divovskih gubavica (*R. marina*) na invazivnoj fronti zabilježene su i promjene u veličini parotidnih žljezda koje su odgovorne za izlučivanje bufotoksina (Phillips i Shine, 2006). Veličina parotidnih žljezda određuje otrovnost divovske gubavice (*R. marina*) stoga ne iznenađuje da će one jedinke koje će se dolaskom na novo stanište susresti s nepoznatim predatorima imati najveće parotidne žljezde od svih mjerenih jedinki (Phillips i Shine, 2006). Zbog sklonosti autohtonih australskih predatora izbjegavanju ove vrste nakon inicijalnog susreta, veličina parotidnih žljezda u jedinki koje čine dugo uspostavljenu populaciju je manja (Phillips i Shine, 2006).

Uz ubrzano širenje, divovske gubavice (*R. marina*) na invazivnim frontama se i ubrzano razmnožavaju. Istraživanje Phillips (2009) potvrdilo je da se punoglavci i juvenilne jedinke s tadašnje invazivne fronte u blizini naselja Timber Creek razvijaju oko 30% brže od jedinki u blizini naselja Cairns, u kojem su divovske gubavice (*R. marina*) prisutne od 1936. godine. Brži razvoj osigurava ranije razmnožavanje i ubrzan rast populacije (Phillips, 1009). Kao što je već rečeno, velika gustoća populacije potiče daljnje širenje jedinki u svrhu pronalaska novog staništa s neiskorištenim resursima. Brz rast i razvoj u kombinaciji s morfološkim

prilagodbama koje osiguravaju brže kretanje invazivnim arealom čine divovsku gubavici (*R. marina*) spremnom za nastavak njenog širenja Australijom.



Slika 8: Prikaz neprekidnog načina kretanja jedinke divovske gubavice (*R. marina*) (izvor: Reilly i sur., 2015).

5. 2. NEDOSTATCI JEDINKI NA INVAZIVNOJ FRONTI

Morfološke prilagodbe koje osiguravaju brže širenje imaju svoju cijenu. Proučavanjem divovskih gubavica (*R. marina*) s invazivne fronte na Sjevernom Teritoriju, zapažene su deformacije kralježnice (Brown i sur. 2006). Ove deformacije mogu imati nekoliko uzroka koji se međusobno ne isključuju kao što su velike dimenzije tijela, stalno i ubrzano kretanje te opterećenje tijela zbog prisutnosti produljenih udova (Brown i sur. 2006). Do deformacija dolazi zbog velikih razlika u ponašanju i kretanju jedinki na invazivnoj fronti i jedinki s autohtonog staništa ili već dulje koloniziranog staništa u Australiji; kao što Brown i sur. (2006) ističu, morfologija divovske gubavice (*R. marina*) prilagođena je kratkim periodima kretanja s dugim periodima odmora što je potpuna suprotnost načinu života jedinki s invazivne fronte.

Iako se jedinke s invazivne fronte ubrzano razmnožavaju kao posljedica bržeg sazrijevanja, istraživanje Kelehear i Shine (2020) pokazuje da razmnožavanje ne dolazi ispred dalnjeg širenja invazivnim arealom. Iako dolazi do prvotnog rasta populacije nakon prolaska sezone parenja, jedinke na invazivnoj fronti ubrzo nastavljaju daljnje širenje. Nakon nekog vremena na prostor dolaze jedinke s drugačijim karakteristikama koje daju veću važnost razmnožavanju te su one te koje uspostavljaju stalne populacije. Izmjerene su jasne razlike u težinama testisa između mužjaka na invazivnoj fronti i u ustanovljenoj populaciji; mala težina testisa ne utječe na mužjake s invazivne fronte kada tek osvajaju neko područje, no presudna je u brojnijoj populaciji (Kelehear i Shine, 2020). Mužjaka je više te njihova reproduktivna vrijednost utječe na njihovu sposobnost kompeticije za ženke i resurse s drugim mužjacima (Kelehear i Shine, 2020). Mužjacima s invazivne fronte u takvim uvjetima ne preostaje drugo nego krenuti osvajati nova staništa. Njihova usmjerenost prema dalnjem širenju stavlja pritisak na morfologiju ovih jedinki te dovodi do ranije opisanih deformacija. Težnja kretanju duž invazivne fronte može i usporiti kretanje nekih jedinki, specifično onih na južnoj invazivnoj fronti. Iako su se ti vodozemci prilagodili na niže temperature u južnoj Australiji kako bi

mogli osigurati osvajanje novih staništa (McCann i sur., 2014), ova promjena čini ih sporijima zbog ranije spomenutog utjecaja niskih temperatura na fiziologiju ovog vodozemca.

5. 3. INOVACIJE U PREVENCIJI DALJNJEŠIRENJA DUŽ INVAZIVNOG AREALA

Znanstvenici sa svakim novim saznanjem o ovoj vrsti i njenim prilagodbama sve bržem kretanju pokušavaju smisliti nove načine zaustavljanja daljnješirenja. Shine i Baeckens (2023) ističu brojne potencijalne tehnike i ideje o suzbijanju daljnješirenja divovskih gubavica (*R. marina*) temeljene na karakteristika koje su posljedica ubrzane evolucije ove vrste. Jedna od predloženih ideja je utemjeljena na već spomenutim razlikama među populacijama na invazivnoj fronti i onih u ustanovljenim populacijama diljem Australije. Jedinke iz ustanovljenih populacija namjerno bi bile introducirane na područje invazivne fronte. Uspostavljanjem populacije na tom području, nadolazeće jedinke bile bi prisiljene zaustaviti ili barem usporiti svoje kretanje. Uspostavljenja populacija kontrolirala bi brzinu ovih disperzivnih jedinki razmnožavanjem s njima, koje bi negativno utjecalo na brzinu budućeg potomka (Shine i Baeckens, 2023). Također, nova populacija imala kompetitivnu prednost nad jedinkama s invazivne fronte, što bi u konačnici smanjilo njihovu brojnost (Shine i Baeckens, 2023). Još neke od spomenutih tehnika suzbijanja uključuju zgrađivanje izoliranih vodenih površina na suhim staništima kako bise onemogućio pristup divovskim gubavicama (*R. marina*) te unosom parazitskih vrsta Nematoda s karakteristikama koje osiguravaju ranjivost divovskih gubavica (*R. marina*) u slučaju unosa parazita. Predlaže se i iskorištanje kanibalizma divovskih gubavica (*R. marina*). Prema Crossland i Shine (2011), prehranu punoglavaca ovog invazivnog vodozemca čine i jaja te iste vrste. Punoglavci pronalaze jaja pomoću kemijskih signala koje ona ispuštaju u vodu nakon početka raspada njihovih ovojnica (Crossland i Shine, 2011). U stadiju punoglavca, divovske gubavice (*R. marina*) nisu veoma otrovne te su relativno bezopasne za većinu predatora, kao i za autohtone vodozemce čija jaja ne jedu; zadržavanjem određenog broja divovskih gubavica (*R. marina*) u stadiju punoglavca te korištenjem tih jedinki za smanjenje brojnosti jaja moglo bi pridonijeti smanjenju brojnosti ove vrste (Shine i Baeckens, 2023). Potencijalnih rješenja je mnogo, no zbog rizika koje nose, trenutno su još u stadiju razvoja. Zgrađivanje vodenih površina na aridnim staništima ugrozilo bi druge vrste na staništu koje se oslanjaju na taj izvor vode, a uvođenje novog parazita može potencijalno ugroziti autohtone vodozemce Australije. Potrebno je pažljivo primjenjivati nove metode prevencije divovskih gubavica (*R. marina*) kako bi se izbjegla dodatna šteta na zahvaćenom staništu.

Iznimno je važno poticati buduća ulaganja u istraživanja divovskih gubavica (*R. marina*). Potrebno je proširiti područje istraživanja kako bi se putem usporedbe različitih jedinki došlo do novih spoznaja o brzoj evoluciji ovog invazivnog vodozemca. Svako novo saznanje dovodi korak bliže do razumijevanja i barem djelomičnog zaustavljanja ove skoro stoljeće duge invazije.

6. ZAKLJUČAK

Ono što je počelo kao pokušaj biološke kontrole preraslo je u jednu od najpoznatijih invazija na svijetu. Divovska gubavica (*R. marina*) i mehanizmi njenog širenja svakako su među najproučavanim jima na svijetu. U zadnjih 90 godina, ovaj vodozemac pokazao je svoj pravi potencijal kao invazivna strana vrsta. Dok su na prirodnom staništu sporije i manje sklone kretanju na velike udaljenosti, na tropskim staništima Australije ova vrsta ubrzava brzinu i trajanje kretanja duž invazivnog areala. Mogućnost ovako brze prilagodbe daje znanstvenicima diljem svijeta uvid u mehanizme evolucije na invazivnim frontama. Ova saznanja omogućavaju bolje procjene invazivnog potencijala neke strane vrste te pridonose osmišljanju novih i uspješnijih metoda kontrole daljnog širenja. Procjene invazivnog potencijala mogu zaustaviti namjerni unos stranih vrsta isticanjem njihove potencijalne štetnosti i invazivnosti. Uz spoznaje o invazivnim vrstama, ova invazija dovela je i do saznanja o odgovoru autohtonih vrsta na dolazak invazivne strane vrste na njihovo stanište. Iako australski predatori nisu nikada bili izloženi otrovnosti divovske gubavice (*R. marina*), oni vrlo brzo izbjegavaju ove vodozemce kako bi izbjegli trovanje i posljedičnu smrt. Svojom prisutnosti invazivne strane vrste sposobne su na mnoge načine promijeniti stanište i njegove zajednice što je svakako istina za divovsku gubavicu (*R. marina*). Unatoč tome što se širenju Australijom ne nazire skori kraj, važno je dalje ulagati u istraživanje ovog invazivnog vodozemca kako bi se budući nepovoljni utjecaji njegove, ali i ostalih invazija u svijetu predvidjeli i pravovremeno zaustavili.

7. LITERATURA

- Bradshaw, C. J. A., Hoskins, A. J., Haubrock, P. J., Cuthbert, R. N., Diagne, C., Leroy, B., Andrews L., Page, B., Cassey, P., Sheppard, A.W., Courchamp, F. (2021) Detailed assessment of the reported economic costs of invasive species in Australia. U: Zenni, R. D., McDermott, S., García-Berthou, E., Essl, F. (ur.) *The economic costs of biological invasions around the world. NeoBiota [online]* 67, 511–550. Dostupno na: <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58834> [15. kolovoz 2024]
- Cabrera-Guzmán, E., Crossland, M. R., Pearson, D., Webb, J. K., Shine, R. (2015) Predation on invasive cane toads (*Rhinella marina*) by native Australian rodents. *Journal of Pest Science [online]*, 88, 143–153. Dostupno na: <https://doi.org/10.1007/s10340-014-0586-2> [1. rujna 2024]
- Catford, J. A., Jansson, R., Nilsson, C. (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions [online]*, 15(1), 22–40. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x> [22. kolovoz 2024.]
- Cogger, H. G. (2000) *Reptiles and amphibians of Australia*. Melbourne: Reed Books.
- Crossland, M. R., Shine, R. (2011) Cues for cannibalism: cane toad tadpoles use chemical signals to locate and consume conspecific eggs. *Oikos [online]*, 120(3), 327-332. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18911.x> [6. rujna 2024.]
- Doody J. S., McHenry C., Rhind D., Gray C., Clulow S. (2021) Impacts of invasive cane toads on an Endangered marsupial predator and its prey. *Endangered Species Research [online]*, 46, 269-277. Dostupno na: <https://doi.org/10.3354/esr01158> [24. kolovoz 2024.]
- Easteal, S. (1981) The history of the introductions of *Bufo marinus* (Amphibia: Anura); a natural experiment in evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16, 93–113.
- Easteal, S., van Beurden, E. K., Floyd, R. B., Sabath, M. D. (1985) Continuing Geographical Spread of *Bufo marinus* in Australia: Range Expansion between 1974 and 1980. *Journal of Herpetology [online]*, 19(2), 185–188. Dostupno na: <https://doi.org/10.2307/1564171> [5. rujna 2024.]
- Feit, B., Dempster, T., Jessop, T. S., Webb, J. K., Letnic, M. (2020) A trophic cascade initiated by an invasive vertebrate alters the structure of native reptile communities. *Global Change Biology [online]*, 26, 2829–2840. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/gcb.15032> [1. rujna 2024]
- Greenlees, M., Brown, G. P., Shine, R. (2020) Pest control by the public: Impact of hand-collecting on the abundance and demography of cane toads (*Rhinella marina*) at their southern invasion front in Australia.

Global Ecology and Conservation [online], 23. Dostupno na: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01120> [6. rujna 2024.]

Greenlees, M. J., Shine, R. (2019) Ontogenetic shift in toxicity of invasive cane toads facilitates learned avoidance by native predators. *Aquatic Invasions*, [online], 14(3), 458-464. Dostupno na: <https://doi.org/10.3391/ai.2019.14.3.05> [1. rujna 2024]

González-Bernal, E., Greenlees, M. J., Brown, G. P., Shine, R. (2016) Toads in the backyard: why do invasive cane toads (*Rhinella marina*) prefer buildings to bushland? *Population Ecology* [online], 58, 293–302. Dostupno na: <https://doi.org/10.1007/s10144-016-0539-0> [25. kolovoz 2024.]

Hayes, A. R., Crossland, M. R., Hagman, M., Capon, R. J., Shine, R. (2009) Ontogenetic Variation in the Chemical Defenses of Cane Toads (*Bufo marinus*): Toxin Profiles and Effects on Predators. *Journal of Chemical Ecology* [online], 35(4), 391–399. Dostupno na: [10.1007/s10886-009-9608-6](https://doi.org/10.1007/s10886-009-9608-6) [19. kolovoz 2024.]

Heise-Pavlov, S. R., Longway, L. J. (2011) Diet and dietary selectivity of Cane Toads (*Rhinella marina*) in restoration sites: a case study in Far North Queensland, Australia. *Ecological Management & Restoration* [online], 12(3), 230-233. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/j.1442-8903.2011.00603.x> [18. kolovoz 2024.]

Hudson, C. M., McCurry, M. R., Lundgren, P., McHenry, C. R., Shine, R. (2016) Constructing an Invasion Machine: The Rapid Evolution of a Dispersal-Enhancing Phenotype During the Cane Toad Invasion of Australia. *PLoS ONE* [online], 11(9). Dostupno na: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156950> [4. rujna 2024]

Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V., Pergl, J., Pyšek, P., Roques, A., Sol, D., Solarz, W., Vilà, M. (2008) Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology* [online], 45(2), 403-414. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x> [15. kolovoza 2024.]

IPBES (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, IPBES secreteriat. Dostupno na: <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579> [14. kolovoz 2024.]

IUCN: *Invasive Alien Species* (2024) Dostupno na: <https://iucn.org/our-work/topic/invasive-alien-species> [15. kolovoz 2024.]

IUCN: *The IUCN Red List of Threatened Species* (2024) Dostupno na: <https://www.iucnredlist.org> [1. rujna 2024]

Jolly, C. J., Shine, R., Greenlees, M. J. (2016) The impacts of a toxic invasive prey species (the cane toad, *Rhinella marina*) on a vulnerable predator (the lace monitor, *Varanus varius*). *Biological Invasions* [online], (18), 1499–1509. Dostupno na: <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1097-2> [24. kolovoz 2024.]

Kelehear, C., Shine, R. (2020) Trade-offs between dispersal and reproduction at an invasion front of cane toads in tropical Australia. *Scientific Reports* [online], 10. Dostupno na: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-57391-x> [6. rujna 2024.]

Kraus, F. (2015) Impacts from Invasive Reptiles and Amphibians. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* [online], 46, 75–97. Dostupno na: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054450> [25. kolovoz 2024.]

Lever, C. (2001) The cane toad: The history and ecology of a successful colonist. Otley, Ujedinjeno Kraljevstvo: Westbury Academic and Scientific Publishing

Macgregor, L. F., Greenlees, M., de Bruyn, M., Shine, R. (2021) An invasion in slow motion: the spread of invasive cane toads (*Rhinella marina*) into cooler climates in southern Australia. *Biological Invasions* [online], 23, 3565–3581. Dostupno na: <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02597-2> [5. rujna 2024.]

McCann, S., Greenlees, M. J., Newell, D. Shine, R. (2014) Rapid acclimation to cold allows the cane toad to invade montane areas within its Australian range. *Functional Ecology* [online], 28, 1166-1174. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12255> [1. rujna 2024]

Mungomery, R. W. (1935) The giant American toad (*Bufo marinus*). *Cane Growers Quarterly Bulletin*, 3, 21–27.

NSW National Parks and Wildlife Service: Border Ranges National Park (2024) Dostupno na: [Border Ranges National Park | Learn more | NSW National Parks](#) [4. rujna 2024]

Perkins, L. B., Nowak, R. S. (2013) Invasion syndromes: hypotheses on relationships among invasive species attributes and characteristics of invaded sites. *Journal of Arid Land* [online], 5, 275–283. Dostupno na: <https://doi.org/10.1007/s40333-013-0161-3> [22. kolovoz 2024.]

Phillips, B. L. (2009) The evolution of growth rates on an expanding range edge. *Biology Letters* [online], 5(6), 802–804. Dostupno na: <http://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0367> [6. rujna 2024.]

Phillips, B. L., Brown, G. P., Greenlees, M., Webb, J. K., Shine, R. (2007) Rapid expansion of the cane toad (*Bufo marinus*) invasion front in tropical Australia. *Austral Ecology* [online], 32(2), 169-176. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01664.x> [23. kolovoz 2024.]

Phillips, B. L., Greenlees, M. J., Brown, G. P., Shine, R. (2010) Predator behaviour and morphology mediates the impact of an invasive species: cane toads and death adders in Australia. *Animal Conservation [online]*, 13, 53-59. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00295.x> [1. rujna 2024]

Phillips, B. L., Shine, R. (2006) The morphology, and hence impact, of an invasive species (the cane toad, *Bufo marinus*): changes with time since colonisation. *Animal Conservation [online]*, 8(4), 407–413. Dostupno na: <https://doi.org/10.1017/S1367943005002374> [6. rujna 2024.]

Pizzatto, L., Both, C., Brown, G., Shine, R. (2017) The accelerating invasion: dispersal rates of cane toads at an invasion front compared to an already-colonized location. *Evolutionary Ecology [online]*, 31, 533–545. Dostupno na: <https://doi.org/10.1007/s10682-017-9896-1> [6. rujna 2024.]

Pyšek, P., Richardson, D. M. (2006) The biogeography of naturalization in alien plants. *Journal of Biogeography [online]*, 33, 2040-2050. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01578.x> [22. kolovoz 2024.]

Queensland Government: Meringa Sugar Experiment Station (2022) Dostupno na: <https://apps.des.qld.gov.au/heritage-register/detail/?id=602835> [17. kolovoz 2024.]

Reilly, S. M., Montuelle, S. J., Schmidt, A., Naylor, E., Jorgensen, M. E., Halsey, L. G., Essner, R. L., Jr (2015) Conquering the world in leaps and bounds: hopping locomotion in toads is actually bounding. *Functional Ecology [online]*, 29, 1308-1316. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12414> [6. rujna 2024.]

Rollins, L. A., Richardson, M. F., Shine, R. (2016) A Genetic Perspective on Rapid Evolution in Cane Toads (*Rhinella marina*). *Molecular ecology [online]*, 24(9), 313–327. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/mec.13184> [6. rujna 2024.]

Seabrook, W. (1991) Range expansion of the introduced cane toad *Bufo marinus* in New South Wales. *Australian Zoologist [online]*, 27(3-4), 58–62. Dostupno na: <https://doi.org/10.7882/AZ.1991.008> [5. rujna 2024.]

Seebacher, F., Franklin, C. E. (2011) Physiology of invasion: cane toads are constrained by thermal effects on physiological mechanisms that support locomotor performance. *Journal of Experimental Biology [online]*, 214 (9), 1437–1444. Dostupno na: <https://doi.org/10.1242/jeb.053124> [5. rujna 2024.]

Shanmuganathan, T., Pallister, J., Doody, S., McCallum, H., Robinson, T., Sheppard, A., Hardy, C., Halliday, D., Venables, D., Voysey, R., Strive, T., Hinds, L., Hyatt, A. (2010) Biological control of the cane

toad in Australia: a review. *Animal Conservation* [online], 13(1), 16-23. Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00319.x> [16. kolovoz 2024.]

Shine, R. (2010) The ecological impact of invasive cane toads (*Bufo marinus*) in Australia. *The quarterly review of biology* [online], 85(3), 253 – 291. Dostupno na: <https://doi.org/10.1086/655116> [1. rujna 2024]

Shine, R., Alford, R. A., Blennerhasset, R., Brown, G. P., DeVore, J. L., Ducatez, S., Finnerty, P., Greenlees, M., Kaiser, S. W., McCann, S., Pettit, L., Pizzatto, L., Schwarzkopf, L., Ward-Fear, G., Phillips, B. L. (2021) Increased rates of dispersal of free-ranging cane toads (*Rhinella marina*) during their global invasion. *Scientific Reports* [online], 11. Dostupno na: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02828-5> [6. rujna 2024.]

Shine, R., Baeckens, S. (2023) Rapidly evolved traits enable new conservation tools: perspectives from the cane toad invasion of Australia. *Evolution* [online], 77(8) 1744–1755. Dostupno na: <https://doi.org/10.1093/evolut/qpad102> [8. rujna 2024.]

Shine, R., Brown, G. P., Phillips (2011) An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online], 108(14), 5708–5711. Dostupno na: <https://doi.org/10.1073/pnas.1018989108> [8. rujna 2024.]

Shine, R., Brown, G. P., Phillips, B. L., Webb, J. K., Hagman, M. (2006) The biology, impact and control of cane toads: an overview of the University of Sydney's research program. U: Molloy, K.L. i Henderson, W.R. (ur.) *Science of Cane Toad Invasion and Control. Proceedings of the Invasive Animals CRC/CSIRO/Qld NRM&W Cane Toad Workshop*. Canberra, Australija; Invasive Animals Cooperative Research Centre, str. 18 – 33. Dostupno na: [CaneToadProc.pdf \(pestsmart.org.au\)](CaneToadProc.pdf (pestsmart.org.au)) [26. kolovoz 2024.]

Shine, R., Ward-Fear, G., Brown, G. P. (2020) A famous failure: Why were cane toads an ineffective biocontrol in Australia? *Conservation Science and Practice* [online], 2(12). Dostupno na: <https://doi.org/10.1111/csp2.296> [12. kolovoz 2024.]

Stenberg, J. A., Sundh, I., Becher, P. G., Björkman, C., Dubey, M., Egan, P. A., Friberg, H., Gil, J. F., Jensen, D. F., Jonsson, M., Karlsson, M., Khalil, S., Ninkovic, V., Rehermann, G., R. R. Vetukuri, Viketoft M. (2021) When is it biological control? A framework of definitions, mechanisms, and classifications. *Journal of Pest Science* [online], 94, 665–676. Dostupno na: <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01354-7> [17. kolovoz 2024.]

Steyn, P. S., van Heerden, F. R. (1998) Bufadienolides of plant and animal origin. *Natural Products Reports*, 4 [19. kolovoz 2024.]

Travis, J. M. J., Dytham, C. (2002) Dispersal evolution during invasions. *Evolutionary Ecology Research [online]*, 4, 1119-1129. Dostupno na: evolutionary-ecology.com/abstracts/v04/1413.html [4. rujna 2024]

Urban, M. C., Phillips, B. L., Skelly, D. K., Shine R. (2007) The cane toad's (*Chaunus [Bufo] marinus*) increasing ability to invade Australia is revealed by a dynamically updated range model. *Proceedings. Biological Sciences [online]*, 274(1616), 1413-1419. Dostupno na: [10.1098/rspb.2007.0114](https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0114) [24. kolovoz 2024.]

Urban, M. C., Phillips, B. L., Skelly, D. K., Shine, R. (2008) A Toad More Traveled: The Heterogeneous Invasion Dynamics of Cane Toads in Australia. *The American Naturalist [online]*, 171(3), 275-418. Dostupno na: <https://doi.org/10.1086/527494> [22. kolovoz 2024.]

Ward-Fear, G., Greenlees, M. J., Shine, R. (2016) Toads on Lava: Spatial Ecology and Habitat Use of Invasive Cane Toads (*Rhinella marina*) in Hawai'i. *PLoS ONE [online]*, 11(3), Dostupno na: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151700> [17. kolovoz 2024.]

Webb, J. K., Letnic, M., Jessop, T. S., Dempster, T. (2014) Behavioural flexibility allows an invasive vertebrate to survive in a semi-arid environment. *Biology Letters [online]*, 10. Dostupno na: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.1014> [9. rujna 2024.]

West-Eberhard, M. J. (1989) Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics [online]*, 20, 249–278. Dostupno na: <http://www.jstor.org/stable/2097092> [30. kolovoz 2024.]

Woinarski, J., Mackey, B., Nix, H., Traill, B. (2007) *The Nature of Northern Australia Natural values, ecological processes and future prospects [online]*, Canberra: Australian National University Press. Dostupno na: <http://library.oapen.org/handle/20.500.12657/33683> [30. kolovoz 2024.]

Zenni, R. D., Essl, F., García-Berthou, E., McDermott, S. M. (2021) The economic costs of biological invasions around the world. U: Zenni, R. D., McDermott, S., García-Berthou, E., Essl, F. (ur.) *The economic costs of biological invasions around the world*. NeoBiota [online], 67, 1–9. Dostupno na: <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.69971> [15. kolovoz 2024.]

Zug, G. R., Zug, P. B. (1979) The Marine Toad, *Bufo marinus*: A Natural History Resumé of Native Populations. *Smithsonian Institution Press*. Dostupno na: <https://doi.org/10.5479/si.00810282.284> [18. kolovoz 2024.]

8. ŽIVOTOPIS

Magdalena Novoselić rođena je 09. 02. 2003. godine u Zagrebu. Svoje obrazovanje započinje u Osnovnoj školi Ivana Mažuranića i upisuje dvojezični program XVI. Gimnazije 2017. godine. Prijediplomski studij Znanosti o okolišu na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu upisuje 2021. godine. Na trećoj godini prijediplomskog studija odrađuje stručnu praksu u Zoološkom vrtu Grada Zagreba te volontira na manifestaciji Dan i noć PMF-a u sklopu radionice S.O.S. (Save Our Seas).