

## Jak gatunki inwazyjne wpływają na lokalną faunę? Przykład agi i australijskich węży

How do invasive species influence a local fauna? Cane toad and the Australian snakes example

BARTOSZ BORCZYK

Zakład Zoologii Kręgowców, Instytut Zoologiczny, Uniwersytet Wrocławski,  
ul. Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław  
borczyk@biol.uni.wroc.pl

### Wstęp

Obecny kryzys bioróżnorodności ma szereg przyczyn, w zdecydowanej większości przypadków wywołanych przez aktywność człowieka (WILSON 1999). Obserwowane obecnie procesy wymierania populacji i całych gatunków dotknęły niemal wszystkie grupy zwierząt, czego byliśmy niestety świadkami w ostatnich latach bardzo często. Doskonale znanymi ofiarami masowych polowań, przekształceń środowiska czy efektu cieplarnianego, są między innymi wilk workowaty (*Thylacinus cynocephalus*), tur (*Bos primigenius*), dodo (*Raphus cucullatus*) czy ropucha złocista (*Bufo perigrinus*). Wiele innych gatunków stoi na granicy wymarcia.

Bardzo duże zagrożenie dla lokalnych populacji stanowią gatunki introdukowane. Wielu ekologów uważa wręcz, że są one drugą, po zmianach klimatu, przyczyną wymierań lokalnych form (patrz ALLENDORF i LUNDQUIST 2003). Introdukcje dokonywane są celowo – aby kontrolować gatunki uznawane za szkodliwe dla gospodarki człowieka, lub z racji uważania ich za pożyteczne (np. obiekt polowań, połowów wędkarskich, z racji estetycznych itp.), albo przypadkowo – np. szereg gatunków zawleczono na inne kontynenty wraz z wodą balastową statków. Skala i konsekwencje introdukcji, często niedoceniane, są ogromne. Np. około 1/4 gatunków słodkowodnych ryb Polski to gatunki introdukowane (BRYLIŃSKA 2000); wprowadzenie okonia nilowego (*Lates niloticus*) do wód Jeziora Wiktorii i innych akwenów spowodowało dramatyczny spadek liczebności endemicznych gatunków ryb (GOLDSCHMIDT 1999); wprowadzenie boiga (*Boiga irregularis*) na wyspę Guam doprowadziło do wymarcia liczne endemiczne gatunki ptaków (GREENE 1989, 1997, FRITTS i RODDA 1998); około 60 % gatunków uznawanych w USA za narażone na wyginięcie jest zagrożone przez formy introdukowane (ARIM et al. 2006). Tego typu przykłady można mnożyć. Zyski płynące z introdukcji, jeśli w ogóle są, są minimalne i wielokrotnie przewyższone przez koszty związane z niwelowaniem negatywnego wpływu gatunków inwazyjnych

na środowisko. Tylko w USA walka z najbardziej rozprzestrzenionymi i uciążliwymi introdukowanymi gatunkami pochłania rocznie prawie 140 milionów dolarów (LEE 2002).

Gatunki introdukowane, zwłaszcza te, które ulegają szybkiej i gwałtownej dyspersji, mogą bardzo mocno oddziaływać na lokalne ekosystemy (FRITTS i RODDA 1998, SAKAI et al. 2001, ALLENDORF i LUNDQUIST 2003). Ich pojaw, chociaż wywołuje najczęściej negatywne skutki, dostarcza też unikatowej możliwości obserwacji procesów adaptacyjnych (LEE 2002). Przykładem jest aga (*Bufo marinus*) i jej wpływ na faunę australijskich węży.

### Aga w krajobrazie Australii

Aga, zwana też ropuchą olbrzymią albo kururu (SURA 2005), jest jednym z największych gatunków ropuch, dorastając do prawie 25 cm długości tułowia i ponad 0.5 kg masy ciała. W naturze występuje w Ameryce Środkowej. Zasiadła zarówno lasy tropikalne, ekosystemy łąkowe jak i obszary rolne. Płaz ten jest gatunkiem bardzo żarłocznym. Aga pożera zarówno bezkręgowce (nawet gatunki dla innych zwierząt toksyczne) jak i drobne kręgowce: płazy, małe ssaki, pisklęta ptaków gniazdujących na ziemi lub w norach. Znane są też przypadki żerowania na padlinie. Jest to też gatunek bardzo płodny. Jedna samica może złożyć nawet ponad 30 tysięcy jaj, a zagęszczenie może przekraczać nawet 2000 osobników na hektar. Agi bardzo szybko rosną: kijanki wykluwają się z osłon jajowych po 2-3 dniach, tolerują nawet wysoką temperaturę wody (do 42°C). Do rozrodu przystępują już w drugim roku życia. Agi dysponują też silną toksyną, u dorosłych wydzielaną głównie przez gruczoły jadowe zebrane w parotoidach. Wszystkie stadia rozwojowe agi są toksyczne: jaja, kijanki i formy dorosłe. Jad ten jest tak silny, że znane są liczne przypadki śmierci ssaków, ptaków bądź gadów w wyniku pożarcia tej ropuchy. Znane są też wypadki śmiertelnych zatruc ludzi po zjedzeniu jaj agi.

Historia introdukcji agi do Australii jest powszechnie znana (patrz HALLIDAY i ADLER 2004). Gatunek ten miał kontrolować liczebność chrząszczy (*Dermolepida albohirtum* i *Lepidiota frenchi*), które zagrażały przemysłowym uprawom trzciny cukrowej. W 1935 roku sprowadzono 101 ropuch z Hawajów do Gordonvale w Queensland. Początkowo ropuchy hodowano w warunkach laboratoryjnych i stopniowo wypuszczano na pola trzciny cukrowej. W ciągu dwóch lat do środowiska trafiło ponad 60 000 ropuch. Do końca lat pięćdziesiątych XIX wieku, aga zasiedlała już niemal całe wschodnie wybrzeże Queensland. Obecnie, skolonizowała większość terenów w kilkuset kilometrowej szerokości paśmie, wzdłuż północnego wybrzeża Australii, aż do północnego wybrzeża Australii Zachodniej. Jednak zarówno *Dermolepida albohirtum* jak i *Lepidiota frenchi* żerują głównie na łodygach i liściach trzciny cukrowej, na ziemi pojawiając się rzadko. Z tego względu żerująca na ziemi aga nie mogła polować na te gatunki chrząszczy. Brak naturalnych drapieżników, pasożytów, sprzyjające warunki termiczne i w początkowym okresie wręcz ochrona i „pomoc” ze strony człowieka sprawiły, że gatunek ten szybko się rozmnożył i zaczął zwiększać swój areal (TORCHIN et al. 2003, HALLIDAY i ADLER 2004). W latach 40. 50. i 60. agi zwiększały swój zasięg występowania w Australii z prędkością około 10 km rocznie.

Obecnie, jej australijski areał, mimo starań miejscowych przyrodników, to ponad 1 000 000 km<sup>2</sup> a jego granica przesuwa się o ponad 50 km na rok (PHILLIPS et al. 2006). Sama ropucha aga, jest zresztą jednym z najbardziej mobilnych gatunków płazów na Świecie. Obserwacje PHILLIPSA et al. (2006) wykazały, że w ciągu nocy, niektóre osobniki są w stanie pokonać dystans nawet 1.8 km. Jest to znacznie więcej, niż wykazano dla innych gatunków płazów (SMITH i GREEN 2005).

Obserwacje w terenie, gdy front inwazji przechodził przez obszar, na którym zespół prof. SHINE'a prowadził badania zaowocowały ciekawymi spostrzeżeniami. Obserwowane przesuwanie się granicy zasięgu ropuch pozwoliło stwierdzić, że pierwszymi osobnikami jakie pojawiały się na jeszcze nie skolonizowanym obszarze były ropuchy z najdłuższymi kończynami, i dopiero po nich pojawiały się formy z krótszymi (PHILLIPS et al. 2006). Co więcej, ropuchy z najbardziej skrajnych części swojego zasięgu, będące swego rodzaju forpocztą, mają zdecydowanie dłuższe kończyny niż ropuchy w centrum zasięgu, z okolic gdzie zostały introdukowane. Jest to logiczne, biorąc pod uwagę, że osobniki z dłuższymi nogami poruszają się szybciej i pokonują znacznie większe dystanse w takim samym czasie niż ropuchy z krótszymi kończynami. W coraz to młodszych populacjach, odpowiadających kolejnym falom migracyjnym ag, średnia długość nóg ropuch jest coraz większa. Zmiany w morfologii tego gatunku, jakie zaszły w ciągu kilkudziesięciu lat od czasu jego introdukcji są bardzo szybkie. Obserwacja ta, poza wykazaniem ciekawego przykładu adaptacji ropuch do nowych warunków środowiska, wynikającej z selekcji w kierunku dłuższych kończyn, niesie też ze sobą poważne konsekwencje. W populacjach skrajnych, na czele inwazji, dominują formy długonogie, o większych możliwościach lokomocyjnych. Efektem tego, jest rosnące tempo kolonizacji nowych obszarów, obecnie już ponad pięciokrotnie większe niż przed 60 laty, a niebezpieczeństwo, że proces ten będzie zachodził jeszcze szybciej, jest znaczne.

Innym ciekawym zjawiskiem zaobserwowanym w trakcie badań nad inwazją agi jest zmiana względnej toksyczności tych ropuch. PHILLIPS i SHINE (2005, 2006a) założyli, że poziom toksyczności ropuch może wynikać z kilku czynników. 1) Jad wydzielany przez parotoidy może być mniej lub bardziej toksyczny. 2) Większe ropuchy mogą być bardziej toksyczne, gdyż zawierają więcej jadu. 3) Ponieważ jad gromadzony jest głównie w parotoidach, ich rozmiar może wpływać na toksyczność ropuch.

Produkcja jadu jest dla wielu gatunków procesem fizjologicznie kosztownym. Jednocześnie, bycie jadowitym często zwiększa szanse przeżycia i z tego powodu, mimo iż produkcja jadu jest kosztowna, może być faworyzowana w przypadku wystarczająco silnej presji drapieżników. Podobnie, duże rozmiary ciała, mogą redukować liczbę potencjalnych drapieżników. Jest to prawdziwe zwłaszcza w systemach ofiara-drapieżnik, gdzie czynnikiem ograniczającym wielkość potencjalnej zdobyczy jest rozmiar paszczy (patrz węże; ARNOLD 1983, FORSMAN i SHINE 1997, CUNDALL i GREENE 2000). Osiągnięcie jednak odpowiednio dużych rozmiarów również jest obarczone kosztami. Poza niezbędną inwestycją energii, dochodzi jeszcze wydłużenie okresu dojrzewania i opóźnienie rozrodu. PHILLIPS i SHINE (2005, 2006a) stwierdzili, że w przypadku agi, wraz z czasem jaki upływał od introdukcji, rozmiary ciała ropuch malały, podobnie, jak wielkość parotoidów. Można więc założyć, że względna toksyczność ropuch powoli maleje. Ropuchy z największymi parotoidami i o największych

rozmiarach ciała występują w najmłodszych, skrajnych populacjach. W najstarszej części zasięgu, agi są mniejsze i mają proporcjonalnie mniejsze parotoidy. Przyczyna takiego trendu może leżeć w tym, że w Australii praktycznie brak jest drapieżników polujących na ten gatunek. Węży i warany (które są bardzo znaczącymi drapieżnikami w rejonach tropikalnych), podobnie jak niektóre gatunki ssaków, bądź nauczyły się unikać ag, wyewoluowało u nich unikanie tych ropuch, albo spadła ich liczebność (patrz niżej). W związku ze znikomą presją ze strony drapieżników, selekcja utrzymująca duże rozmiary ciała i parotoidów słabnie, czego efektem są obserwowane zmiany. PHILLIPS i SHINE (2005) sugerują, że wraz z czasem, wpływ agi na lokalną faunę może słabnąć. Z drugiej strony, nie sposób jest przewidzieć dalszej reakcji lokalnych drapieżników na malejącą toksyczność ag i ewentualnej ewolucyjnej odpowiedzi agi na możliwą nową presję ze strony drapieżników.

Powyższe przykłady obrazują, że mimo bardzo zredukowanej puli genetycznej, wielokrotnego efektu założyciela (ropuchy wprowadzone do Australii pochodziły z Hawajów, gdzie również zostały introdukowane), ropuchy te zachowały bardzo dużą plastyczność i zdolność adaptacyjną, będącą prawdopodobnie podstawą ich sukcesu kolonizacyjnego.

### Węży Australii po przybyciu agi

W Australii występują ślepuchy (Typhlopidae), pytony (Pythonidae), brodawkowce (Acrochordidae), zdradnice (Elapidae) oraz położowate (Colubridae) (SHINE 1991a). Za wyjątkiem ślepuch i brodawkowców, przedstawiciele pozostałych rodzin mogą wykorzystywać płazy jako źródło pokarmu (SHINE 1991a). W sumie, ze względu na zasięg i preferencje pokarmowe, około 50 gatunków węży może potencjalnie żerować na agach (tabela 1). Szacuje się, że obecnie jest, lub w ciągu najbliższych 30 lat będzie, zagrożonych z powodu inwazji agi 70 % australijskich gatunków położowatych, 40 % pytonów i 41 % zdradnic (PHILLIPS et al. 2003). W faunie Australii nie występują naturalnie przedstawiciele rodziny ropuchowatych. Jest to istotne, gdyż australijskie węży nie wykształciły fizjologicznych mechanizmów neutralizowania toksyn produkowanych przez ropuchy; w systemach w których węży i ropuchy (lub inne toksyczne płazy) ewoluowały razem, drapieżniki wykształciły mechanizmy umożliwiające im pożeranie tych płazów, jak np. pończoszники (*Thamnophis*) (BRODIE i BRODIE 1990). Jak wykazały badania, australijskie węży wykazują niewielką odporność na toksyny produkowane przez ropuchy (PHILLIPS et al. 2003). Dotyczy to również gatunków, dla których płazy stanowią główne źródło pokarmu, sięgające nawet 90% wykorzystywanych zasobów.

Aga, jako silnie toksyczna, pospolita, potencjalna ofiara, może wywierać silny wpływ na sympatryczne populacje drapieżników. Należy więc oczekiwać, że wraz z pojawieniem się tego gatunku, będzie można obserwować reakcję potencjalnych drapieżników na nowy bodziec selekcyjny. Założenie to wspierają liczne doniesienia odnotowujące spadek liczebności węża *Pseudechis porphyriaeus* na terenach gdzie dotarła aga. W efekcie można oczekiwać adaptacyjnych zmian w fizjologii węży (większa odporność na toksyny), morfologii (mniejsze węży nie będą w stanie zjeść ropuch wystarczająco dużych aby zawierały letalną dawkę toksyny), nastąpią zmiany

w preferencji zdobyczy (węże będą unikać ropuch), lub też nastąpią zmiany w czasoprzestrzennych wzorcach zachowań (węże będą preferować biotopy wolne od ropuch, lub aktywne będą w okresach braku aktywności ag).

Szczegółowe badania nad *Pseudechis porphyriacus* wykazały, że węże z populacji które już od wielu lat współwystępują z agą, wykazują większą odporność na toksyny zawarte w skórze ropuch. Co więcej, wykazano też różnice w preferencji zdobyczy – węże z terenów gdzie aga jeszcze nie dotarła, w warunkach terraryjnych jadły ropuchy, podczas gdy osobniki z populacji które już miały kontakt z agą nie. Unikanie ropuch, jako pożywienia nie jest wynikiem uczenia się węży. *Pseudechis* które jadły ropuchy, mimo iż badacze notowali wyraźne efekty zatrucia węży, po kilku dniach ponownie przyjmowały ten sam typ pokarmu. Próby powtarzano z jaszczurkami i myszami nastrzykiwanymi toksyną i nie stwierdzono unikania pokarmu wywołującego zatrucia (PHILLIPS i SHINE 2006b). Większa odporność węży z populacji sympatrycznych z ropuchami na toksyny ag nie była też wynikiem przyzwyczajenia organizmu do patogenów. Wielokrotne podawanie subletalnych dawek toksyny nie powodowało

**Tabela 1**

Lista gatunków węży potencjalnie zagrożonych inwazją agi (*Bufo marinus*) na podstawie PHILLIPS et al. (2003). % oznacza procentowy udział płazów (Anura) w pokarmie węży, 1 - obecny procent nakładania się zasięgów agi i poszczególnych gatunków węży, 2 - przewidywane nakładanie się zasięgów w 2030 roku przy obecnym klimacie, 3 - przewidywane nakładanie się zasięgów w 2030 roku zakładając zmiany klimatu, potencjalny wpływ opiera się o udział płazów w pokarmie węży i stopień nakładania się zasięgów w 2030 roku przy założeniu zmian klimatycznych, \* oznacza gatunki uznawane za zagrożone w Australii (kategorie V, narażone i R, rzadkie).

gatunek	%	Procent nakładania się zasięgów			potencjalny wpływ
		1	2	3	
<b>Pythonidae</b>					
<i>Antaresia childreni</i>	33	70	100	100	33
<i>Antaresia maculosus</i>	6	95	100	100	6
<i>Antaresia stimsoni</i>	8	7	10	10	0.8
<i>Morelia spilota</i>	1	43	55	64	0.64
<i>Morelia carinata</i> *	?	0	100	100	?
<i>Morelia oenpelliensis</i> *	?	20	100	100	?
<b>Colubridae</b>					
<i>Boiga irregularis</i>	6	65	91	100	6
<i>Dendrelaphis calligastra</i>	50	100	100	100	50
<i>Dendrelaphis punctulatus</i>	78	63	87	95	74.1
<i>Enhydryis polylepis</i>	30	83	100	100	30
<i>Stegonotus cucculatus</i>	50	79	100	100	30
<i>Stegonotus parvus</i> *	?	?	100	100	?
<i>Tropidonophis mairii</i>	97	70	100	100	97

Tabela 1. (ciąg dalszy)

<b>Elapidae</b>					
<i>Acantophis antarcticus</i> *	6	43	51	58	3.48
<i>Acanthophis praelongus</i>	27	65	100	100	27
<i>Cacophis churchilli</i>	?	100	100	100	?
<i>Cacophis squamulosus</i>	6	63	100	100	6
<i>Demansia papuensis</i>	?	45	100	100	?
<i>Demansia psammophis</i>	7	16	21	23	1.61
<i>Demansia simplex</i>	?	0	100	100	?
<i>Demansia vestigiata</i>	27	87	100	100	27
<i>Denisonia devisii</i>	88	45	55	60	52.8
<i>Denisonia maculata</i> *	95	100	100	100	95
<i>Drysdalia coronata</i>	53	0	38	88	46.64
<i>Drysdalia coronoides</i>	5	0	0	16	0.8
<i>Echiopsis atriceps</i> *	?	0	100	100	?
<i>Echiopsis curta</i> *	31	0	14	32	9.92
<i>Elapognathus minor</i> *	66	0	0	50	33
<i>Hemiaspis damelii</i>	95	60	80	100	95
<i>Hemiaspis signata</i>	22	75	92	100	22
<i>Hoplocephalus bitorquatus</i> *	77	72	83	94	72.38
<i>Hoplocephalus stephensi</i> *	11	50	75	100	11
<i>Notechis ater</i> *	?	0	22	56	?
<i>Notechis scutatus</i>	92	5	5	20	18.4
<i>Pseudechis australis</i>	20	20	31	32	6.4
<i>Pseudechis colletti</i>	25	77	77	77	19.25
<i>Pseudechis guttatus</i>	40	64	86	100	40
<i>Pseudechis papuanus</i>	?	?	100	100	?
<i>Pseudechis porphyriacus</i>	60	32	41	53	31.8
<i>Pseudonaja affinis</i>	2	0	14	36	0.72
<i>Pseudonaja guttata</i>	41	44	47	47	19.27
<i>Pseudonaja nuchalis</i>	4	19	27	27	1.08
<i>Pseudonaja textilis</i>	9	48	52	57	5.13
<i>Rhinoplocephalus incredibilis</i>	?	?	100	100	?
<i>Rhinoplocephalus nigrescens</i>	1	61	69	77	0.77
<i>Rhinoplocephalus pallidiceps</i>	6	45	100	100	6
<i>Suta ordensis</i>	?	0	100	100	?
<i>Suta suta</i>	3	24	30	31	0.93
<i>Tropidechis carinatus</i>	41	71	86	100	41

uodparniania się węży na jad. PHILLIPS i SHINE (2006b) sugerują, że jest to wynik ewolucji adaptacyjnej w odpowiedzi na pojawienie się toksycznej zdobyczy. Podobne zjawisko obserwowali BRODIE i BRODIE (1990). Biorąc pod uwagę, że *Bufo marinus* jest obecna w Australii od 1935, a długość jednego pokolenia *Pseudechis porphyraceus* wynosi 3 lata, zmiany te ewoluowały w ciągu zaledwie 23 pokoleń węży (PHILLIPS i SHINE 2006b).

Jedynym gatunkiem płaza występującym naturalnie w Australii, a posiadającym w skórze silne toksyny, jest *Litoria dahlii*. Żaba ta jest silnie toksyczna dla większości australijskich węży. Wyjątkiem od tej reguły jest *Tropidonophis mairii*. Waż ten, jak wykazały badania jest też bardzo odporny na działanie jadu ag (PHILLIPS et al. 2003). Koewolucja *Tropidonophis mairii* z *Litoria dahlii* może być preadaptacją, umożliwiającą szybkie przystosowanie się do współwystępowania z *Bufo marinus*, gdyż odporność na jeden rodzaj toksyn, może powodować wzrost odporności na inne. Z drugiej strony, możliwy jest całkowicie odwrotny scenariusz – odporność na jedną z toksyn może być kompromisem, którego kosztem jest obniżenie odporności na inne trucizny. Możliwa jest też sytuacja, w której adaptacja umożliwiająca żerowanie na obu typach toksycznych ofiar, pociąga za sobą obniżenie wartości innych cech wpływających na ogólne dostosowanie organizmu. BRODIE i BRODIE (1999) stwierdzili pogorszenie zdolności lokomotorycznych węży odpornych na toksyny kilku różnych gatunków płazów, w porównaniu do osobników odpornych tylko na jeden typ zdobyczy.

Dalsze badania wykluczyły koewolucję z *Litoria dahlii* jako preadaptację umożliwiającą szybsze przystosowanie się do obecności toksycznych ropuch. Nie stwierdzono też zależności między odpornością na toksyny jednego i drugiego gatunku, ani obniżenia sprawności u węży odpornych na jad ropuch lub ropuch i żab (PHILLIPS et al. 2004). To pozwala spekulować, że *Tropidonophis* wolne są od potencjalnych ograniczeń przed wyewoluowaniem pełnej odporności na jad ag. *Tropidonophis mairii* zwykle nie są w stanie połknąć na tyle dużych ropuch, które mogły by doprowadzić do śmiertelnego zatrucia organizmu węża (PHILLIPS et al. 2003). Jednak po połknięciu nawet małej ropuchy, węże te doświadczały przynajmniej kilkugodzinnego zatrucia, które objawiało się między innymi obniżoną sprawnością lokomotoryczną (PHILLIPS et al. 2004). Objawy ustępowały, jednak wpływ jaki wielokrotne pożeranie ropuch może wywierać na dostosowanie węży może być znaczny. SHINE (1991b) stwierdził, że osobniki *Tropidonophis mairii* które regularnie karmiono agami, zaczynały chorować i często zdychały. To świadczy, że obecność ropuch może być silnym czynnikiem selekcyjnym dla tych węży. Co więcej, z racji krótkiego czasu trwania jednego pokolenia (18 miesięcy; BROWN i SHINE, 2002) możliwe jest szybka i gwałtowna ewolucja w tym kierunku (PHILLIPS et al. 2004).

Innym potencjalnym efektem wywołanym przez obecność agi mogą być zmiany w morfologii drapieżników – węży. Jak wspomniałem powyżej, toksyczność ropuch może wynikać z kilku czynników, niekoniecznie wzajemnie wykluczających się: toksyczności jadu, rozmiarów gruczołów jadowych i rozmiarów płaza. Ponieważ pożarcie ropuchy wywołuje u węży poważne konsekwencje, łącznie ze śmiercią,

dobór może prowadzić do wytworzenia mechanizmów minimalizujących ryzyko zatrucia. Poza opisanymi wyżej reakcjami fizjologicznymi, obecność agi może wpływać na morfologię węży. Większe węże są bardziej odporne na taką samą dawkę jadu, niż mniejsze osobniki. Co więcej, z racji tego, że wielkość zdobyczy jest zależna od wielkości głowy węży, te węże, które mają mniejsze głowy są mniej narażone na przyjęcie proporcjonalnie większej dawki toksyny i tym samym są narażone na słabsze efekty zatrucia. Dodatkowo, jak w przypadku większości kręgowców, tak i u węży, małe osobniki, mają relatywnie większe głowy. Biorąc to pod uwagę, należy oczekiwać, że w populacjach węży które od lat występują na terenach na które aga już dotarła, będą charakteryzowały się większymi rozmiarami ciała i relatywnie mniejszymi głowami (PHILLIPS i SHINE 2004, PHILLIPS i SHINE 2006c).

Na takie zmiany najbardziej powinny być podatne gatunki które charakteryzują się niską odpornością na jad agi, a jednocześnie mogą rozpoznawać ropuchy jako potencjalną zdobycz. Takimi gatunkami są między innymi *Dendrelaphis punctulatus* i *Pseudechis porphyriacus*. Natomiast gatunki, które są zbyt małe, aby połknąć wystarczająco dużą ropuchę aby mogła poważnie zaszkodzić i są przynajmniej częściowo odporne na toksyny produkowane przez agi, jak np. *Hemiaspis signata* i *Tropidonophis mairi* takich trendów nie powinny wykazywać. Szczegółowe badania potwierdziły powyższe założenia. W populacjach *Dendrelaphis* i *Pseudechis* które najdłużej narażone są na kontakt z agami stopień tych zmian jest największy. Jednocześnie w populacjach, które są od niedawne sympatryczne z ropuchami, redukcja rozwarcia paszczy i wzrost długości ciała są stosunkowo nieznaczne. *Hemiaspis* i *Tropidonophis* takich zmian nie wykazują, lub też wykazują w stopniu minimalnym (PHILLIPS i SHINE 2004).

### Zakończenie

Historia inwazji *Bufo marinus* w Australii, z racji swojego dobrego udokumentowania, stałego monitoringu i wysokiej kultury naukowej gromadzenia i zabezpieczenia kolekcji muzealnych stwarza doskonałą okazję do obserwowania w warunkach naturalnych gwałtownych procesów ewolucyjnych w odpowiedzi na nowy, silny czynnik selekcyjny. Obserwowane zmiany w cechach fizjologicznych, morfologicznych i behawioralnych obrazują jak szybko może działać dobór naturalny. Wykrywalne zmiany pojawiają się w czasie krótszym niż 20 pokoleń węży. Sam gatunek inwazyjny, mimo iż posiada bardzo ograniczoną pulę genetyczną (potomstwo 100 osobników importowanych z Hawajów, gdzie agi również były introdukowane), ma duże zdolności przystosowawcze i również podlega gwałtownym procesom ewolucyjnym.

Wprowadzenie agi do Australii wywiera bez wątpienia negatywny wpływ na lokalną faunę (np. WILLIAMSON 1999, PHILLIPS et al. 2003). Opisane powyżej przykłady interakcji i ewolucyjnych reakcji lokalnych populacji drapieżników na nowy, silny czynnik selekcyjny mogą mieć o wiele szersze konsekwencje. Zmiany w morfologii i behawiorze węży (jak i innych gatunków) mogą skutkować pozornie nieznaczącymi zachwianiami równowagi lokalnych ekosystemów. Ewolucyjna odpowiedź w postaci zmiany rozmiarów ciała przez węże może mieć poważne konsekwencje dla biologii tych gatunków. Dymorfizm płciowy w wielkości ciała jest zjawiskiem



powszechnym, nie tylko wśród węży (patrz SHINE 1979, 1994, PREZIOSI i FAIRBRAIN 2000). Wśród czynników odpowiedzialnych za jego ewolucję można wymienić między innymi nacisk na większą płodność samic (BONNET et al. 1998) lub rozdzielenie nisz pokarmowych (SHINE 1986, CAMILLERI i SHINE 1990). Nacisk na zmianę rozmiarów ciała może w efekcie mieć też wpływ na reprodukcję węży, co z kolei może prowadzić do dalszych zaburzeń funkcjonowania ekosystemu. Zmniejszenie rozmiarów paszczy, co zapobiega połykaniu ropuch wystarczająco dużych aby zawierały letalną dawkę toksyn, powoduje też niemożność polowania na inne większe gatunki, będące wcześniej dostępnym źródłem pożywienia. W związku z tym, większa presja drapieżnicza może być skierowana na mniejsze gatunki, podczas gdy większe będą, przynajmniej częściowo, uwolnione od niej.

Powyższe przykłady szerszego wpływu gatunku wprowadzonego na lokalną faunę są w znacznej mierze spekulacją, a faktyczna siła i znaczenie takich zmian w sieci troficznej są, z racji złożoności ekosystemów, bardzo trudne do oszacowania. Przykład węży obrazuje jednak, że zmiany wynikające ze zachwiania relacji drapieżnik-ofiara mogą następować bardzo szybko. Powinni to brać pod uwagę zwolennicy introdukcji nowych gatunków roślin i zwierząt, gdyż skutki takich działań, o wątpliwym merytorycznym uzasadnieniu, mogą spowodować nieodwracalne szkody w lokalnych ekosystemach.

### Summary

I present a short review of recent researches on the impact of cane toad, *Bufo murinus*, on the naive Australian snakes. This toads were first introduced in 1935 in Queensland, and shortly became abundant on more than 1 000 000 square kilometers in Australia. The cane toad is rapidly evolving in the new environment and some morphological changes, as body size, legs length or parotoid size are observed. The Australian continent is free from native bufonids, and only one species of frog, *Litoria dahlia* is toxic enough to pose serve danger for snake that swallow it. Hence Australian snakes did not evolved together with poisonus amphibians and are not resistant to bufonid toxins. The cane toad is thought to be threat for about 30% of naive snake species. Snakes also rapidly evolve in the presence of new selective pressure – toxic prey. Researchers observed decrease in the gape size with increasing body length, increasing resistance to toad toxins and behavioral shifts in prey preference in the populations sympatric with cane toad. Such changes appear in some species in less than 23 snake generations. However, more indirect impact of cane toad on Australian fauna is possible; due to its effect on the potential predators, it influences whole ecosystem.

### Literatura

- ALLENDORF F.W., LUNDQUIST L.L. 2003: Introduction: Population biology, evolution, and control of invasive species. *Conserv. Biol.*, **17**: 24-30.
- ARIM M., ABADES S.R., NEILL P.E., LIMA M., MARQUET P.A. 2006: Spread dynamics of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **103**: 374-378.
- ARNOLD S.J. 1983: Morphology, performance and fitness. *Am. Zool.*, **23**: 347-361.
- BONNET X., SHINE R., NAULLEAU G., VACHER-VALLAS M. 1998: Sexual dimorphism in snakes: different reproductive roles favour different body plans. *proc. Roy. Soc. Lond. B.*, **265**: 179-183.

- BRODIE E.D. III, BRODIE E.D. jr. 1999: Costs of exploiting poisonous prey: evolutionary trade-offs in a predator-prey arms race. *Evolution*, **44**: 651-659.
- BRODIE E.D. III., BRODIE E.D. jr. 1990: Tetrodotoxin resistance in garter snakes: an evolutionary response of predators to dangerous prey. *Evolution*, **44**: 651-659.
- BROWN G.P., SHINE R. 2002: Reproductive ecology of a tropical natricine snake, *Tropidonophis mairii* (Colubridae). *J. Zool. (London)*, **258**: 63-72.
- BRYLIŃSKA M. 2000: Ryby Ślōdkowodne Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, 521.
- CAMILLERI C., SHINE R. 1990: Sexual Dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia*, **1990**: 649-658.
- CUNDALL D., GREENE H.W. 2000: Feeding in snakes. [W] SCHWENK K. (red.) Feeding. Form, and Evolution in Tetrapod Vertebrates. Academic Press, San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, 293-333.
- FORSMAN A., SHINE R. 1997: Rejection of non-adaptive hypotheses for intraspecific variation in trophic morphology in gape limited-predators. *Biol. J. Linn. Soc.*, **62**: 209-223.
- FRITTS T.H., RODDA G.H. 1998: The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: A case history of Guam. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **29**: 113-140.
- GOLDSCHMIDT T. 1999: Wymarzone Jezioro Darwina. Dramat w Jeziorze Wiktorii. Prószyński i s-ka., Warszawa, 314.
- GREENE H.W. 1989: Ecological, evolutionary, and conservation implications of feeding biology in Old World cat snakes, genus *Boiga* (Colubridae). *Proc. Cal. Acad. Sci.*, **46**: 193-207.
- GREENE H.W. 1997: Snakes. The Evolution of Mystery in Nature. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 351.
- HALLIDAY T., ADLER K. 2004: The New Encyclopedia of Reptiles & Amphibians. Oxford University Press, Oxford, 240.
- LEE C.E. 2002: Evolutionary genetics of invasive species. *TREE*, **17**: 386-391.
- PHILLIPS B.L., SHINE R. 2004: Adapting to an invasive species: Toxic cane toads induce morphological change in Australian snakes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **101**: 17150-17155.
- PHILLIPS B.L., SHINE R. 2005: The morphology, and hence impact, of an invasive species (the cane toad, *Bufo marinus*): changes with time since colonisation. *Anim. Cons.*, **8**: 407-413.
- PHILLIPS B. L., SHINE R. 2006a: Spatial and temporal variation in the morphology (and thus, predicted impact) of an invasive species in Australia. *Ecography*, **19**: 205-212.
- PHILLIPS B.L., SHINE R. 2006b: An invasive species induces rapid adaptive change in a native predator: cane toads and black snakes in Australia. *proc. Roy. Soc. Lond. B.*, **273**: 1545-1550.
- PHILLIPS B.L., SHINE R. 2006c: Allometry and selection in a novel predator-prey system: Australian snakes and the invading cane toad. *Oikos*, **112**: 122-130.
- PHILLIPS B.L., BROWN G.P., SHINE R. 2003: Assessing the potential impact of cane toads on Australian snakes. *Conserv. Biol.*, **17**: 1738-1747.
- PHILLIPS B.L., BROWN G.P., SHINE R. 2004: Assessing the potential for an evolutionary response to rapid environmental change: invasive toads and an Australian snake. *Evol. Ecol. Res.*, **6**: 799-811.
- PHILLIPS B.L., BROWN G.P., WEBB J.K., SHINE R. 2006: Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*, **439**: 803.
- PREZIOSI R.F., FAIRBRAIN D.J. 2000: Lifetime selection on adult body size and components of body size in a waterstrider: opposing selection and maintenance of sexual size dimorphism. *Evolution*, **54**: 558-566.
- SAKAI A.K., ALLENDORF F.W., HOLT J.S., LODGE D.M., MOLOFSKY J., WITH K.A., BAUGHMAN S., CABIN R.J., COHEN J.E., ELLSTRAND N.C., MCCAULEY D.E., O'NEIL P., PARKER I.M.N.T.J., WELLER S.G. 2001: The population biology of invasive species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **32**: 305-332.

- SHINE R. 1979: Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*, 1979: 297-306.
- SHINE R. 1986: Sexual differences in morphology and niche utilization in an aquatic snake, *Acrochordus arafuræ*. *Oecologia*, 69: 260-267.
- SHINE R. 1991: Australian Snakes. A Natural History. Cornell University Press, Ithaca, New York: 223.
- SHINE R. 1991: Strangers in a strange land: ecology of the Australian colubrid snakes. *Copeia*, 1991: 120-131.
- SHINE R. 1994: Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 1994: 326-346.
- SMITH M.A., GREEN D.M. 2005: Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, 28: 110-128.
- SURA P. 2005: Encyklopedia Współczesnych Płazów i Gadów. Wydawnictwo Fundacja, Nowy Sącz: 544.
- TORCHIN M.E., LAFFERTY K.D., DOBSON A.P., MCKENZIE V.J., KURIS A.M. 2003: Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 421: 628-630.
- WILLIAMSON I. 1999: Competition between the larvae of the introduced cane toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) and native anurans from the Darling Downs area of southern Queensland. *Aust. J. Ecol.*, 24: 363-343.
- WILSON E.O. 1999: *Różnorodność Życia*. Państwowy Instytut Wydawniczy, Warszawa, 508.

Wpłynęło: 30 IX 2007