

Ekologija američkog bodljaša (*Limulus polyphemus*) (Chelicerata, Merostomata)

Kraljević, Aurora

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://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:247539>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-16**



Repository / Repozitorij:

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



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Aurora Kraljević

**Ekologija američkog bodljaša (*Limulus
polyphemus*) (Chelicerata, Merostomata)**

Završni rad

Zagreb, 2024.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Aurora Kraljević

**Ecology of the american horseshoe crab
(*Limulus polyphemus*) (Chelicerata,
Merostomata)**

Bachelor thesis

Zagreb, 2024.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Biologije na Zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom prof. dr. sc. Renate Matoničkin Kepčija.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Biološki odsjek

Završni rad

Ekologija američkog bodljaša (*Limulus polyphemus*) (Chelicerata, Merostomata)

Aurora Kraljević

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Američki bodljaš (*Limulus polyphemus*) jedna je od četiri recentne vrste iz nadrazreda Merostomata. Bodljaši su karakteristični po građi sličnoj trilobitima koja se nije mnogo primijenila tijekom duge evolucije. Prepoznatljiv izgled i velike populacije koje tijekom proljeća i ljeta izlaze na plaže, često blizu ljudskih naselja, zaradili su im posebno mjesto u modernoj kulturi. Ovi zanimljivi člankonošci su preživjeli svako veliko izumiranje do modernih vremena, kada su se suočili s jednom od svojih najvećih prijetnji do sada u obliku čovječanstva. Intenzivni antropogeni utjecaji tijekom posljednja dva stoljeća ostavili su znatan trag na njihovim populacijama i ugrozili preživljavanje. U ovom radu izložena je evolucijsku povijest američkog bodljaša, ekologija vrste, značaj i status ugroženosti.

Ključne riječi: populacija, more, plaža, rasprostranjenost, antropogeni utjecaj

(18 stranica, 9 slika, 0 tablica, 23 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: prof. dr. sc. Renata Matonićkin Kepčija

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb

Faculty of Science

Department of Biology

Bachelor thesis

Ecology of the American horseshoe crab (*Limulus polyphemus*) (Chelicerata, Merostomata)

Aurora Kraljević

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

The American horseshoe crab (*Limulus polyphemus*) is one of the four recent species of the superclass Merostomata. Horseshoe crabs are characterized by their morphology, which is reminiscent of trilobites, and which has not changed significantly during their long evolution. They have a special place in modern culture due to their striking appearance and their large populations that visit the beaches in spring and summer, often close to human settlements. These remarkable arthropods survived every major extinction event until they finally encountered their greatest threat: humans. The intense impact of humans over the last two centuries has left a clear mark on their populations and threatened their survival. This paper deals with the natural history of the American horseshoe crab, its ecology, importance and conservation status.

Keywords: population, sea, beach, distribution, human impact

(18 pages, 9 figures, 0 tables, 23 references, original in: Croatian)

Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: prof. dr. sc. Renata Matoničkin Kepčija

SADRŽAJ

1. Uvod.....	1
2. Sistematika Merostomata	1
2.1 Sistematika izumrlih vrsta	1
2.2 Sistematika recentnih vrsta	2
3. Biologija i biogeografija američkog bodljaša (<i>Limulus polyphemus</i>).....	3
3.1 Građa	3
3.2 Rasprostranjenost	4
4. Ekologija američkog bodljaša (<i>Limulus polyphemus</i>)	5
4.1 Paleoekologija	5
4.2 Razvojna ekologija.....	7
4.3 Značaj za ekosustave	9
4.4 Odnos s ljudima	11
5. Status ugroženosti i zaštita	13
6. Zaključak	15
7. Literatura	16
8. Životopis	18

1. Uvod

Američki bodljaš, *Limulus polyphemus* (Linnaeus, 1758), vrsta je prakliještara iz reda Xiphosura, razreda Merostomata, koja nastanjuje slane i bočate vode sjevernog Atlantika. Naziv Merostomata potječe od grčkog „meros“ što znači bedro i „stoma“ što znači usta, a odnosi se na čeljusne nožice čiji proksimalni kraj služi hranjenju, a distalni kretanju (Woodward, 1866). *L. polyphemus* jedna je od četiri vrste u nadporodici Limulacea, koja je ujedno i jedina živa nadporodica ovog reda i razreda. Ovi drevni organizmi najbliži su živi srodnici trilobita. Vuku svoje korijene još iz ordovicija, a izgled im se nije značajnije promijenio u posljednjih 200 milijuna godina (Walls i sur., 2002). Danas prakliještari, posebice američki bodljaš, igraju značajnu ulogu u brojnim ekosustavima, ali i gospodarskim djelatnostima te u biomedicini i istraživanju lijekova. Ključan su izvor hrane za brojne vrste ptica selica, koriste se kao mamac u ribarstvu, dok se u biomedicini krv bodljaša koristi za detekciju bakterijskih endotoksina. Višestruka industrijska potražnja za ovim nevjerojatnim životinjama te stoljeća pretjeranog i neplanskog iskorištavanja, dovela su do značajnog pada brojnosti populacija američkog bodljaša diljem njegovog areala. U ovom radu upoznat ćemo se s biologijom i ekologijom prakliještara i njihovom bogatom prošlosti. Poblize ćemo se upoznat s vrstom *L. polyphemus*, njezinim ekološkim značajem, opasnostima koje joj prijete te mjerama zaštite.

2. Sistematika Merostomata

Bodljaši su skupina koja je stoljećima postojala kao taksonomski misterij, zbunjujući znanstvenike svojom jedinstvenom građom i morskim staništem. Stoga nije čudo što su sve do sredine 19. stoljeća smatrani rakovima (potkoljeno Crustacea). Prvi spomen bodljaša kao srodnika Arachnida može se pronaći u tekstu iz 1829. godine, no to mišljenje nije postalo općeprihvaćeno do druge polovice 19. stoljeća (Packard Jr., 1880). Danas znamo da bodljaši pripadaju prakliještarama (razred Merostomata), koljeno Arthropoda, potkoljeno Chelicerata, a njihov samostalni evolucijski put seže u vrijeme kasnog ordovicija, prije otprilike 445 milijuna godina. Dalje se grana na recentni red Xiphosura (bodljaši) i izumrli red Eurypterida (morski škorpioni) (Rudkin i Young, 2009).

2.1 Sistematika izumrlih vrsta

Xiphosura se prvi put pojavljuju u devonu. Tijekom svog postojanja ovaj red uključivao je dva podreda, Belinurina i Limulina i ukupno 30 redova s najmanje 82 trenutno poznate fosilne vrste. Podred Belinurina sadrži samo porodicu Belinuridae, dok pod Limulina spadaju porodice Austrolimulidae, Limulidae, Paleolimulidae i Rolfeidae (Bicknell i Pates, 2020).

Tijekom njihove duge evolucije, pripadnici Xiphosura naizgled su se minimalno mijenjali, što im je zaradilo naslov živi fosila. Usporedimo li vrste *Limulus coffini* (živjela prije 80 milijuna godina na području današnjeg Kolorada), *Mesolimulus walchi* (živjela prije 150 milijuna godina na području današnje Europe) i recentnog *L. polyphemus*, anatomske razlike su relativno male (Slika 1.), no njihova se fiziologija i genetika dinamično prilagođavala i mijenjala. S druge strane, nisu poznati fosili ni jedne od trenutno živi vrsta. Stoga naziv „živi fosil“ nije sasvim prikladan za ovu skupinu (Sekiguchi i Shuster Jr., 2009).



Slika 1. Usporedba opistosome vrste *L. polyphemus* (desno) i kalupa opistosome *L. coffini* (preuzeto iz Sekiguchi i Shuster Jr., 2009).

2.2 Sistematika recentnih vrsta

Danas postoje četiri vrste bodljaša podijeljenih u dvije porodice i tri roda:

Porodica: Limulidae

Rod: *Limulus*

Vrsta: *polyphemus*

Porodica: Tachypleinae

Rod: *Trachypleus*

Vrste: *tridentatus*

gigas

Rod: *Carcinoscorpius*

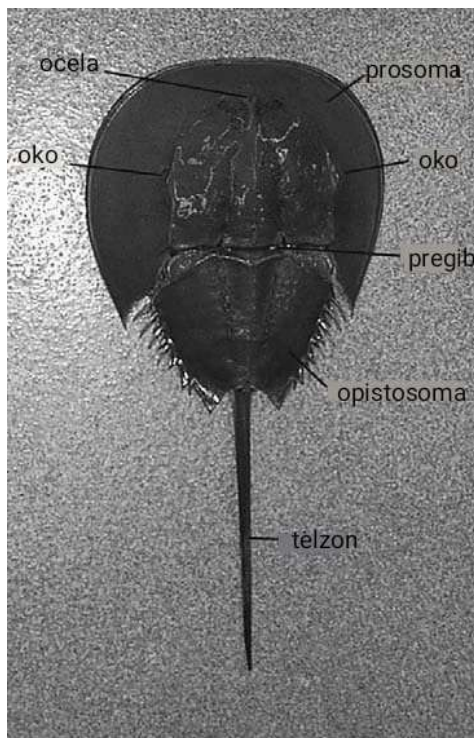
Vrsta: *rotundicauda*

3. Biologija i biogeografija američkog bodljaša (*Limulus polyphemus*)

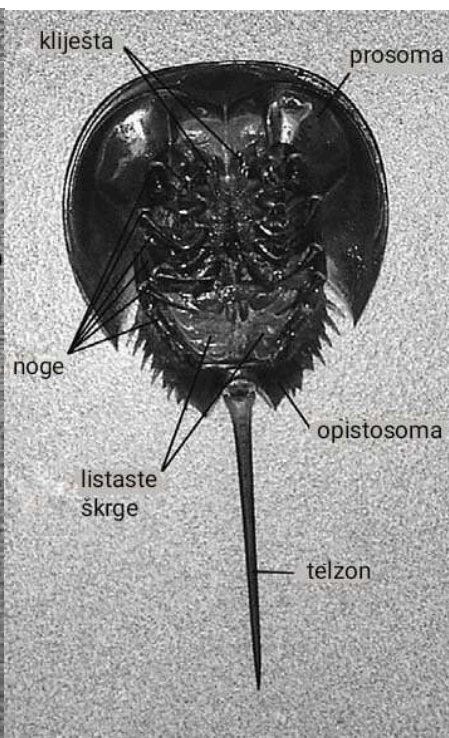
3.1 Građa

Tijelo bodljaša dorzoventralno je spljošteno i trodijelne građe. Razlikujemo prosomu, opistosomu i rep, odnosno telzon (Slika 2.). Prosoma je zakrivljenog, kupolastog oblika i nosi par lateralno postavljenih očiju, centralnu, ventralno postavljenu ocelu i šest pari tjelesnih privjesaka. Četiri je pari segmentiranih nogu za hodanje s terminalnim kliještima, jedan par čeljusnih nožica i jedan par kliješta za hranjenje. Na opistosomi su dorzalno smještene bodlje, a ventralno pet pari listastih škrge (Slika 3.) (Barthel, 1974; Smith, 2006). Škrge služe disanju i osmoregulaciji, a imaju ulogu i u kretanju. Probavni sustav se sastoji od strukture nalik volji na koju se nastavlja kratka probavna cijev. Probavna cijev se grana na probavne divertikule koji su u tjelesnoj šupljini isprepleteni sa spolnim žlijezdama. Dorzalno je smješten veliki cjevasti srčani sinus iz kojeg se nastavlja otvoren optjecajni sustav (Smith, 2006).

L. polyphemus spolnu zrelost dostiže nakon 9 do 12 godina, pri čemu se presvlači oko 17 puta. Mlade jedinke karakterizira kraća i dorzalno ispupčenija prosoma, proporcionalno veće bodlje na opistosomi te pojačana sekrecija sluzi. Navedene anatomske razlike rezultat su različitog načina života juvenilnih i odraslih jedinki. Dok odrasli bodljaši primarno borave na morskome dnu ili plitko zakopani, mladi većinu vremena provode kopajući u sedimentu. Zbog toga je sloj sluzi važna zaštita nježnom egzoskeletu, ali i pomoć pri kretanju. Veće bodlje na opistosomi pomažu mladima da se lakše isprave kada ih prevrnu morske struje (Barthel, 1974).



Slika 2. Vanjska građa vrste *L. polyphemus* - dorzalno (preuzeto iz Lewbart, 2006)



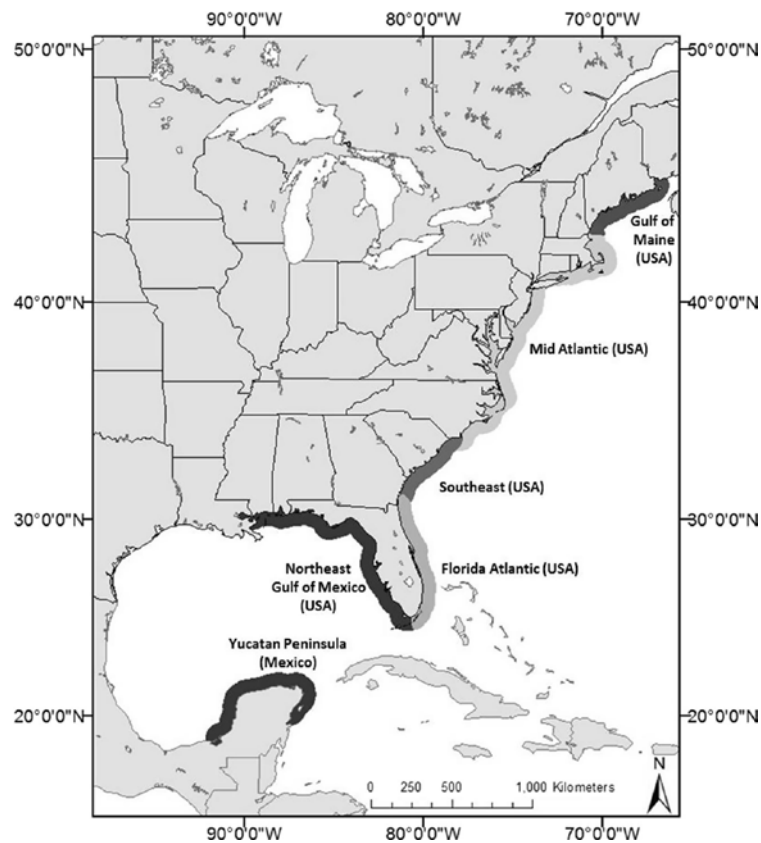
Slika 3. Vanjska građa vrste *L. polyphemus* - ventralno (preuzeto iz Smith, 2006)

3.2 Rasprostranjenost

Američki bodljaš generalist je koji naseljava slane i bočate vode, s posebnim naglaskom na estuarije. Toleriraju širok raspon uvjeta temperature i saliniteta, što im je omogućilo širenje na značajnom geografskom prostoru. Populacije vrste *L. polyphemus* mogu se pronaći duž istočne obale Sjevernoameričkog kontinenta, od 21° do 44° sjeverne geografske širine i 68° do 90° zapadne geografske dužine (Sekiguchi i Shuster Jr., 2009). Postoje dva odvojena areala (Slika 4.): sjeverni u SAD-u, od Maeinskog zaljeva do Louisiane i južni, u Meksiku, od juga Meksičkog zaljeva do poluotoka Yucatan koji obuhvaća obale saveznih država Campeche, Yucatan i Quintana Roo. Duž obale sjevernog dijela Meksičkog zaljeva ne nalazimo stalne populacije. Najbrojnije populacije žive na području između država Virginija i New Jersey (Walls i sur., 2002). Primjerci su povremeno pronađeni daleko van svog areala, no do sada bez uspostavljanja populacija. Populacije nisu uspostavljene ni u drugim krajevima svijeta, poput obale Izraela, gdje su slučajno dospjeli na brodovima. Najsjevernije su pronađeni u Novoj Scotiji u Kanadi, a južno na Kubi i Bahamima (Smith i sur., 2017).

Čini se da je ograničavajući čimbenik za širenje *L. polyphemus* temperatura vode. Primijećeno je da se udaljavanjem od optimalnog temperaturnog raspona, koja iznosi između 25 i 30°C, predvidivo smanjuje veličina odraslih jedinki (Sekiguchi i Shuster Jr., 2009). Riska je 1981. mjerio niz obilježja na

jedinkama iz geografski odvojenih populacija kako bi odredio stopu morfološke varijacije među jedinkama. Analiza je pokazala da je varijacija unutar populacija u skladu s očekivanim i usporediva s podacima za druge skupine životinja, dok varijacija među populacijama znatno nadilazi prosjek za većinu drugih skupina. Također je poznato da, iako su bodljaši općenito otporni na širok raspon temperatura, pojedine populacije mogu podnijeti samo raspon kojem su izložene unutar svog staništa, što zajedno ukazuje na postojanje temperaturom uvjetovanih fizioloških sojeva unutar vrste s obzirom na lokaciju (Sekiguchi i Shuster Jr., 2009).



Slika 4. Karta rasprostranjenosti vrste američki bodljaš (*L. polyphemus*). Različite regije su nijansirane različito zbog lakšeg raspoznavanja (preuzeto iz Smith i sur., 2017)

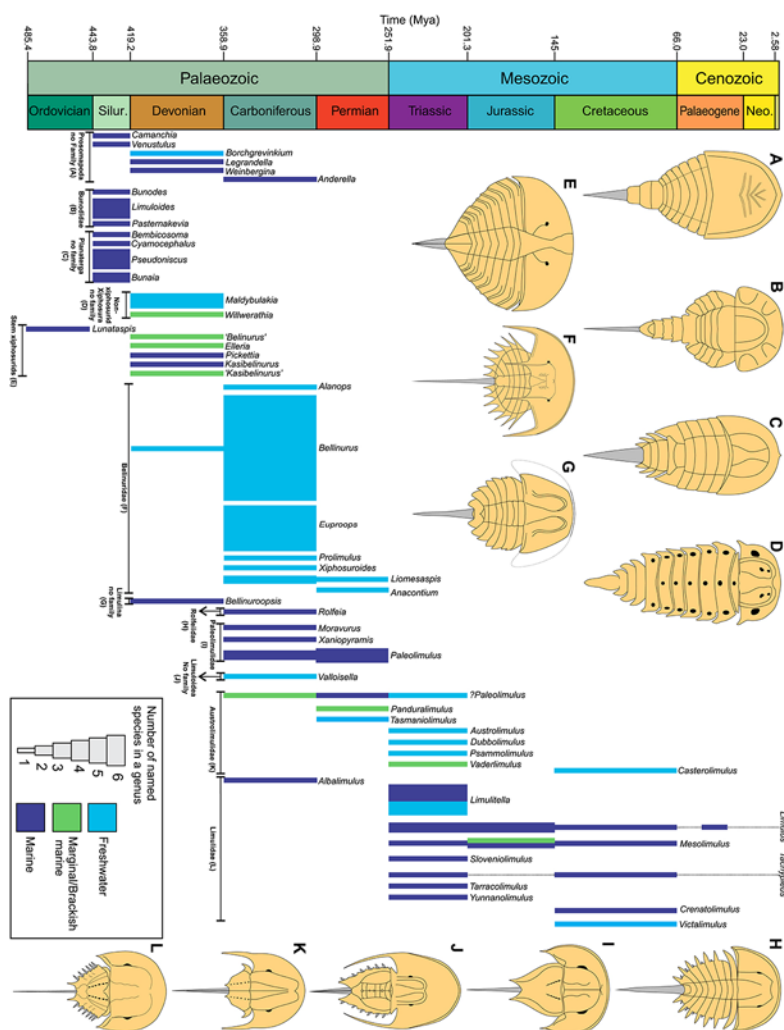
4. Ekologija američkog bodljaša (*Limulus polyphemus*)

4.1 Paleoekologija

Red Xiphosura danas čine četiri anatomski, morfološki i ekološki slične vrste. Svi živući bodljaši eurivalentni su bentički stanovnici slanih i boćatih voda, posebice estuarija, koji značajan dio života provode kopajući u sedimentu. Usprkos današnjem naizgled statičnom evolucijskom stanju ove skupine okarakteriziranom sporim morfološkim promjenama, iza njih leži dinamična i bogata

prošlost. Do danas je otkriveno 88 fosilnih vrsta koje su međusobno značajno varirale, kako tjelesnom građom, tako i načinom života.

Vrhunac raznolikosti opažamo od karbona do trijasa (Slika 5.) (Bicknell i Pates, 2020; Lamsdell, 2020). U devonu dolazi do razvoja prvih slatkovodnih vrsta. Tijekom karbona njihov broj raste, a posebno se ističe vrlo brojna i potpuno slatkovodna skupina Belinuridae. Promjene u staništu prate i morfološke promjene te dolazi do razvoja pedomorfije i peramorfije. Od karbona broj slatkovodnih skupina opada, a do početka kenozoika, kada se razvija rod *Limulus*, potpuno nestaju (Lamsdell, 2020).



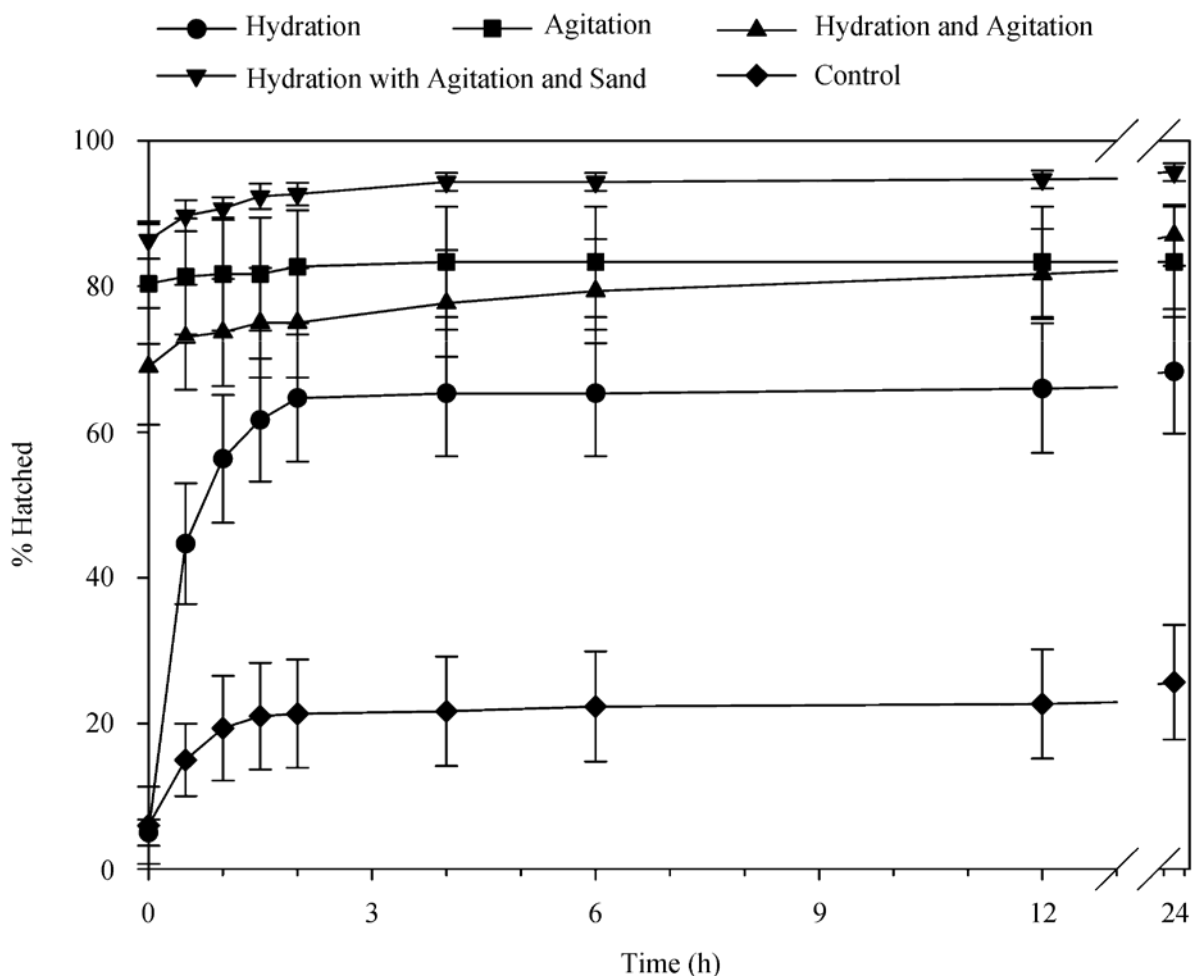
Slika 5. Kronogram reda Xiphosura s prikazanim staništima, brojem vrsta po skupini i planom građe (preuzeto iz Bicknell i Pates, 2020)

4.2 Razvojna ekologija

Bodljaši se ističu se kao jedini morski člankonošci koji migriraju iz vodenog okoliša na plaže kako bi položili jaja. Jaja gotovo uvijek polažu u gnijezda na zaklonjenim pješčanim plažama, u zoni plime i oseke na dubini 5-20 centimetara ispod površine sedimenta. Točni uvjeti i preferirani dio plimne zone ovise o geografskoj lokaciji populacije, no gotovo univerzalni kriteriji za izbor idealne plaže uključuju geokemiju i morfologiju plaže, energiju valova i veličinu čestica sedimenta. U blizini se često nalaze područja prikladna razvoju mladih. Nepoželjne su plaže s visokom koncentracijom sumpora i niskom koncentracijom kisika u sedimentu, dok preferirana tekstura sedimenta varira među populacijama (Smith i sur., 2017).

Ženke bodljaša dolaze na plažu u pratnji mužjaka koji se za njihove opistomalne bodlje pridržavaju modificiranim pedipalpima i slobodnih satelitskih mužjaka koji okružuju par. Satelitski mužjaci su uglavnom iste veličine kao i oni združeni sa ženkama, ali stariji i slabiji. Budući da je oplodnja kod bodljaša vanjska, jaja jedne ženke može oploditi više mužjaka. Na taj način satelitski mužjaci često značajno doprinose oplođivanju i povećavaju postotak ukupno oplođenih jaja. Također su nešto rjeđi u južnim populacijama. Populacije su u prosjeku spolno asimetrične, tako u prirodnim uvjetima nalazimo 1.5 - 2.4 odrasla mužjaka po ženki (Smith i sur., 2017).

Ženke polažu između 2 i 5 legla, dok ukupan broj jaja ovisi o veličini ženke i lokaciji. Pri tome sam broj jaja po leglu ne varira značajno već se mijenja broj legla. Najveći primjerci i najveća legla pronađeni su u Delawareskom zaljevu. Najveće ženke (širina prosome iznad 260 mm) polažu i do 63500 jaja, dok male (širina prosome ispod 200 mm) polažu oko 14500. U optimalnim uvjetima razvoj jajeta traje 28 dana, a udaljavanjem od optimuma potrebno vrijeme raste (Botton i sur., 2010). Optimalni uvjeti podrazumijevaju temperaturu između 20 i 30°C, salinitet između 20 i 30 ‰, vlažnost oko 5-10% i koncentraciju kisika oko 3-4 ppm (Smith i sur., 2017). U proljeće se, potaknuti visokim plimama i promjenama u ciklusu svjetla i tame, iz jaja izlegu mladi u obliku trilobitne ličinke. Plavljenje gnijezda mijenja osmotske uvjete unutar jajeta, a kretanje vode je značajan mehanički čimbenik. Tekućina unutar jajeta hiperosmotska je u odnosu na okolnu vodu. Dolaskom veće količine vanjske vode dolazi do hipoosmotskog šoka i bubrenja. Mehaničko kretanje uslijed gibanja mora potiče pucanje oslabljene stjenke jajeta (Slika 6.). Ova prilagodba osigurava da se mladi izlegu u vlažnim uvjetima i smanjuje opasnost od njihovog isušivanja.



Slika 6. Postotak izlegnutih ličinki tijekom 24 sata od izlaganja ciklusima hidracije i trešenja. Promatrano je 30 zametaka koji su podvrgnuti jednog od četiri tretmana (preuzeto iz Botton i sur., 2010)

Zaklonjenost u pijesku i povoljni uvjeti tijekom izlijeganja omogućuju izrazito visoku stopu preživljavanja jaja. Trilobitna ličinka izlazi nakon otprilike 4 tjedna i 7-10 dana živi planktonski, nakon čega dolazi do presvlačenja u prvi juvenilni stadij (Botton i sur., 2010). Trilobitna ličinka kreće se jednosmjerno, prema moru. Slabi su plivači tako da za kretanje ovise o plimama i vertikalnim strujama u stupcu vode. Uočen je endogeni ritam usklađen s plimnim kretanjem koji pospješuje put ka moru. Ličinke žive u ekološki nestabilnim uvjetima zone plime i oseke, stoga su izrazito otporne na suboptimalne životne uvjete. Mogu preživjeti višu temperaturu i salinitet od bilo kojeg drugo razvojnog stadija, neosjetljive su na hipo- i anoksične uvjete (Botton i sur., 2016). Otprilike tjedan dana nakon izlijeganja mladi bodljaši se presvlače u prvi ličinački stadij, a tjedan dana nakon toga u drugi ličinački stadij koji je ujedno i prvi juvenilni oblik te se formira telzon. Samostalno hranjenje počinje od drugog ličinačkog stadija (Botton, 2009). Rani juvenilni stadiji ostaju u blizini plaže na kojoj su se izlegli i hrane se organskim česticama biljnog i životinjskog porijekla. Stariji stadiji počinju se hraniti malim bentičkim beskraljčnjacima (Smith i sur., 2017). Promjene u životnim uvjetima i potrebama prate anatomske promjene. Kraća, okruglasta prosoma prilagodba je na kopanje koja pruža dodatnu čvrstoću nježnom karapaksu. Opistosomalne bodlje izraženije su kod juvenilnih jedinki

i olakšavaju im ispravljanje orijentacije tijela u morskim strujama. Juvenilne jedinke hrane se kontinuiranim kopanjem po sedimentu. Cijela površina tijela prekrivena im je sluznim žlijezdama. Sluz služi višestrukoj svrsi: smanjuje otpor i štiti karapaks pri kopanju, stabilizira sediment te lijepi sediment za površinu tijela i time pruža dodatnu kamuflažu prilikom izlaska na površinu (Barthel, 1974). Nakon 7-8 godina sele u dublje morske ili estuarijske vode, gdje ostaju do spolne zrelosti. Razvoj traje između 9 i 12 godina, pri čemu dolazi do 16 presvlačenja kod mužjaka i 17 kod ženki (Smith i sur., 2017).

4.3 Značaj za ekosustave

Američki bodljaši su generalisti koji tijekom životnog ciklusa žive u različitim staništima i utječu na nekoliko ekosustava. Odrasle jedinke žive u području kontinentalne podine, tijekom sezone parenja migriraju na pješčane plaže mora i estuarija, dok mladi prve mjesece života provode u plićacima u blizini plaže na kojoj su se izlegli. Mladi se najprije hrane fitoplanktonom i biljnim detritusom, zatim prelaze na strvinu i sitne beskralješnjake, posebice školjkaše i mnogočetinaše (Botton, 2009). Iako su odrasli tehnički omnivori koji povremeno posežu za vaskularnim biljkama i algama, beskralješnjaci i dalje dominiraju njihovom prehranom. Plijen biraju na temelju čvrstoće školjke i veličine. Pri tome preferiraju školjkaše duljine od oko pola centimetra i mekane ljuške (Botton i Ropes, 1989). Istraživanja isključivanja bodljaša iz okoliša, odnosno zaštite plijena, kao i istraživanja sadržaja njihovog želudca su dokazala da su oni primarni predatori školjkaša u priobanim područjima mrijesta. Njihova odsutnost s promatranog područja značajno smanjuje smrtnost plijena, a bodljaši igraju značajnu ulogu u održavanju ravnoteže ekosustava kontroliranjem populacija školjkaša (Botton, 2009). Najradije se hrane školjkašima svojiti *Ensis* spp., *Macoma* spp., *Spisula solidissima*, *Mytilus edulis*, *Tellina* spp., *Siliqua costata*, *Mya arenaria* te mnogočetinašima *Nereis* spp. i *Cerebratulus* spp. (Walls i sur., 2002). Osim predacijom, na smrtnost bentičkih beskralješnjaka utječu i rovanjem. Prevrću sediment do dubine od 11 cm i na taj način ponekad zgnječe manje organizme ili ih izlože drugim predatorima (Botton, 2009). Tijekom zime migriraju nazad u dublje vode. Borave uglavnom na dubinama do 30 metara, a prehrambene navike se ne mijenjaju značajno (Botton i Ropes, 1989).

Odrasli bodljaši su zbog relativno velikog tijela i čvrstog egzoskeleta rijetko plijen. Njima se hrane poglavito glavate želve, aligatori i povremeno ljudi (Walls i sur., 2002, Botton, 2009). S druge strane, jaja američkog bodljaša ključan su izvor hrane za mnoge vrste. Njima se hrani minimalno 11 vrsta ptica selica iz reda Charadriiformes (šljugarice) (Walls i sur., 2002). Šljuke (*Calidris pusilla*) svake godine migriraju od zimovališta na južnoj polutci do Arktika gdje provode ljeto. Ovo putovanje od više tisuća kilometara izvode kao seriju dugih, višednevnih letova s nekoliko pauza kako bi se opskrbile energijom za ostatak puta (Mizrahi i Peters, 2009). Šljuke moraju stići na Arktik što prije kako bi

maksimalno iskoristile kratko polarno ljeto i sezonu izlijeganja kukaca kojima se hrane. Kvalitetna odmorišta s velikom količinom hrane ključna su kako bi ptice što manje vremena provele u migraciji. Jedno od najznačajnijih odmorišta za ptice koje migriraju preko zapadnog Atlantika je upravo Delawareski zaljev, gdje po sezoni slijeće između 400 000 i 1 000 000 jedinki (Walls i sur., 2002). Sezona migracije šljukarica vremenski se poklapa s parenjem bodljaša i polaganjem velikog broja jaja na delawareske plaže. Jaja bodljaša pticama su lako probavljiva, puna masti i biološki dostupnih nutrijenata. Kao takva, savršena su hrana pticama koje moraju nakupiti značajnu količinu masnog tkiva u kratkom vremenu (Slika 7.) (Mizrahi i Peters, 2009). Ovisno o vrsti ptice, jedinke dnevno pojedu između 8 000 i 24 000 jaja. To znači da je populaciji od 40 000 jedinki za vrijeme boravka u zaljevu potrebno 16 milijardi jaja kako bi bile spremne za preostali put (Botton, 2009). Primijećeno je da za to vrijeme ignoriraju gotovo sav drugi dostupan plijen. Ukupna masa jaja *L. polyphemus* koju ptice pojedu procijenjena je na oko 300 tona (Mizrahi i Peters, 2009).

Iako se radi o velikim brojevima, predacija ptica zapravo nije značajno štetna za populaciju bodljaša. Botton (2009) smatra da je važnost ovog izvora hrane za ptice daleko veća od štete za bodljaše. Većina jaja polaže se oko 20 centimetara duboko u pijesak, daleko dublje nego što je pticama dostupno. One se hrane jajima na površini pijeska ili u gornjih nekoliko centimetara sedimenta, odnosno onima koja bi se zbog nepovoljnih uvjeta svakako isušila prije izlijeganja. Kretanje valova, plima i oseka, vjetar i izlijeganje mladih prevrće pijesak i čini jaja dostupnim pticama. Na taj način se održava konstantna zaliha (Botton, 2009). Poznato je da se ptice povremeno hrane i odraslim bodljašima. Radi se uglavnom o jedinkama bodljaša koje su zapele na plaži nakon što su okrenute na leđa i ne mogu se ispraviti (Walls i sur., 2002). O važnosti bodljaša za reproduktivni uspjeh šljukarica govori činjenica da je primijećen pad brojnosti populacija koje migriraju preko područja Delawarea, a koji prati pad u brojnosti lokalnih populacija *L. polyphemus* (Mizrahi i Peters, 2009).

Osim odnosa sa školjkašima i pticama, bodljaši su značajni domaćini za epibionte. Njihov karapaks često je supstrat za rast algi i više skupina beskralješnjaka. Najčešće se mogu pronaći mahovnjaci, rakovi vitičari, mnogočetinaši koji grade cijevi i manji školjkaši. Ovi organizmi ne mogu se opisati kao parazitski, budući da uglavnom nisu štetni za domadara. Odnos bodljaša i epibionata uglavnom je neutralan. Iznimke su vitičari koji se povremeno prihvate za noge bodljaša i otežavaju kretanje i alge koje obrastanjem mogu oštetiti omatidije (Botton, 2009).



Slika 7. Galebovi se hrane jajima američkog bodljaša na plaži u New Jerseyju (fotografirao Carl N. Shuster, Jr., preuzeto iz Walls i sur., 2002)

4.4 Odnos s ljudima

Odnos ljudi i bodljaša seže daleko u prošlost, a s vremenom je podvrgnut brojnim promjenama. Usmena predaja i rani zapisi Europljana upućuju na to da su američki domoroci koristili dijelove tijela bodljaša za ribolov, kao alate i gnojivo u ratarstvu. Europljani po dolasku na prostor današnjeg Delawarea prisvajaju upotrebu bodljaša kao gnojiva (Slika 8.) i počinju ih koristiti kao stočnu hranu. Time započinje period masovnog, industrijskog sakupljanja bodljaša s plaža. Pad brojnosti vrste najprije postaje primjetan već krajem 19. stoljeća, a vrhunac doseže sredinom 20. stoljeća (Kreamer i Michels, 2009). Godišnji ulov koji je 1870-ih godina prelazio 4 000 000, samo 90 godina kasnije pao je na svega 100 000 jedinki. Tijekom 50-ih i 60-ih godina prošlog stoljeća dolazi do izuma sintetskih gnojiva. Komercijalna upotreba *L. polyphemus* posljedično se smanjuje. Populacije duž atlanske obale SAD-a značajno se oporavljaju u ovom razdoblju, a neki suvremeni izvori navode i potencijalni trinaesterostruki rast populacija u New Jerseyju (Walls i sur., 2002).



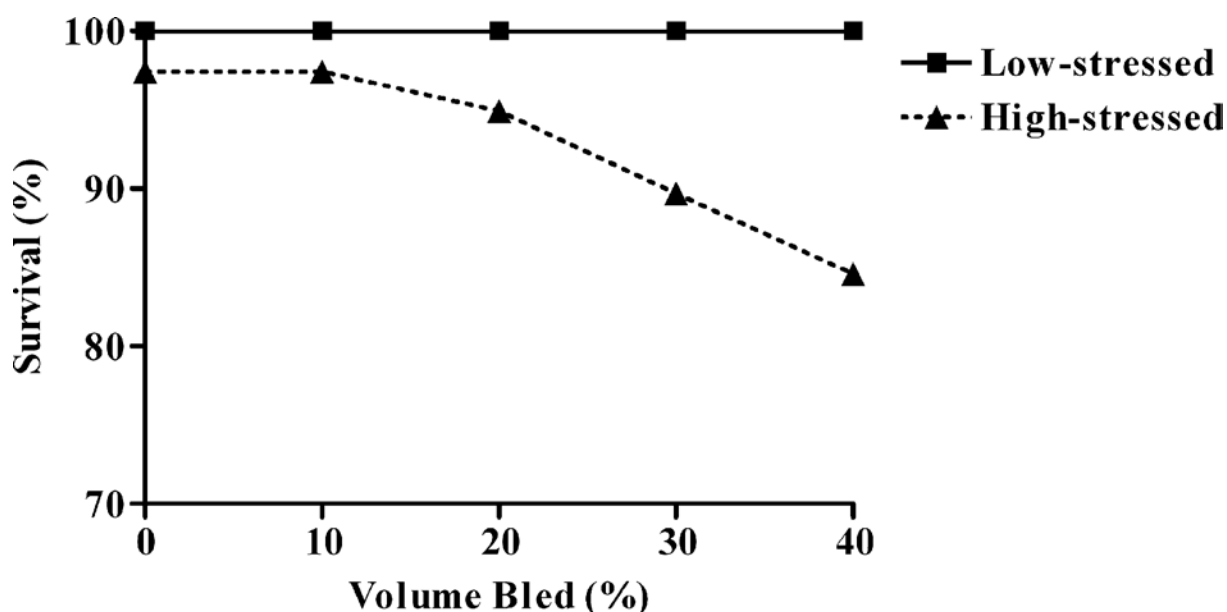
Slika 8. Tisuće jedinki bodljaša prije mljevenja u gnojivo, Delaware, lipanj 1924. (fotografija iz Državnog arhiva Delawarea, preuzeto iz Walls i sur., 2002)

Razdoblje oporavka nije dugo trajalo jer već 1970-ih počinje korištenje bodljaša kao mamca u ribolovu, naročito u lovu na američku jegulju (*Anguila rostrata*). Za mamac su se u prošlosti najviše lovile ženke. Razlog tome je sklonost jegulja prema mirisnim komponentama koje ispuštaju gravidne ženke (Walls i sur., 2002). Nova era komercijalnog sakupljanja bodljaša počinje s oko 9 tona ulova početkom 70-ih. Ta brojka ubrzano raste sve do 1998. godine kada doseže vrhunac od nevjerojatnih 2 722 tone ili 3 milijuna jedinki američkog bodljaša ulovljenih u Sjedinjenim Američkim Državama. Od 1998. godine uvode se lovne kvote i novi propisi koji dodatno ograničavaju sakupljanje ženki. Lov na bodljaše je u potpunosti zabranjen u Meksiku zbog ugroženosti vrste na tom području (Smith i sur., 2017).

Biomedicinska primjena vrste *L. polyphemus* počinje 1950-ih godina otkrićem faktora zgrušavanja krvi osjetljivog na prisutnost pirogenih endotoksina gram negativnih bakterija. Do tada su se za njihovo prepoznavanje koristili spori, neosjetljivi i skupi testovi na životinjama ili živom tkivu. Lizat amebocita *Limulus* (LAL) omogućuje brze, pouzdane i daleko humanije testove te kreće razdoblje intenzivnog istraživanja. Hemolimfa bodljaša vrlo brzo se zgruša u prisutnosti bakterijskih endotoksina. Morska voda sadrži visoku koncentraciju gram negativnih bakterija, a budući da bodljaši nemaju specijaliziran imunski sustav, ulogu obrane od mikrobnih infekcija obavlja krv (Walls i sur., 2002). Godine 1987. LAL je odobren za korištenje u ispitivanju prisutnosti endotoksina u lijekovima u SAD-u, zatim i u Europi te Japanu (Novitsky, 2009).

Odrasli bodljaši se prikupljaju te transportiraju u laboratorije gdje im se širokom šupljom iglom iz srčanog sinusa vadi oko 40% krvnog volumena, a zatim se živi vraćaju u more (Walls i sur., 2002;

Smith i sur., 2016.). Nakon ekstrakcije, krv se centrifugira. Nastali supernatant jest amebocitni lizat te ide u daljnju preradu i upotrebu. Danas se LAL koristi u većem broju farmaceutskih i drugih procesa. Farmaceutski i biomedicinski se koristi u proizvodnji lijekova, dijagnostici brojnih bolesti, od ciroze i raka do bolesti oka (Walls i sur., 2002). Koristi se i u skladištenju krvi, pripremi intravenoznih lijekova i medicinskih pomagala te industrijski u pročišćavanju vode, kontroli kvalitete hrane i za neke druge svrhe (Novitsky, 2009). Danas se sakuplja preko pola milijuna jedinki godišnje u svrhu proizvodnje lizata. Iako se životinje poslije vraćaju u stanište, zbog gubitka velike količine krvi i općenitog stresa značajan postotak, između 5% i 30% tretiranih jedinki ugiba (Smith i sur., 2017). Kako bi se smanjila smrtnost, potrebno je maksimalno smanjiti stres kojem su životinje izložene, procijeniti ukupni volumen krvi i prihvatljivi udio ukupnog volumena koji se može izvaditi. Krv čini u prosjeku 25% mase tijela, s time da ženke imaju veću varijabilnost od mužjaka. Omjer volumena krvi i veličine tijela otprilike prati eksponencijalnu krivulju i moguće je matematički procijeniti krvni volumen. Stopa smrtnosti bodljaša ovisi o izloženosti stresu značajno više nego o samom volumenu izvađene krvi. U uvjetima niskog stresa gotovo sve promatrane jedinke prežive, dok je u uvjetima visokog stresa smrtnost blisko vezana za volumen izvađene krvi (Slika 9.) (Hurton i sur., 2009).



Slika 9. Usporedba preživljavanja bodljaša u uvjetima niskog i visokog stresa i kroz različite udjele izvađene krvi. Promatrano je 200 jedinki u uvjetima niskog stresa i 195 u uvjetima visokog stresa (preuzeto iz Hurton i sur., 2009)

5. Status ugroženosti i zaštita

Vrsta *L. polyphemus* nalazi se u središtu složenog spleta odnosa, interesa i okolnosti koji prikladno upravljanje i zaštitu čine izazovnim. Osim prethodno opisanog ekološkog značaja, danas se ističe i

ekonomska važnost u područjima ribarstva i biomedicine. U prošlosti je bila značajna i primjena u poljoprivredi. Američki bodljaš već se dva stoljeća intenzivno koristi kao ekonomski resurs koji se nalazio u središtu više industrija. Desetljeća prekomjernog, neodrživog i neplanskog korištenja dovela su do pada brojnosti populacija. Smanjenje broja jedinki najprije postaje primjetno 1870-ih godina kada masovno prikupljanje bodljaša u poljoprivredne svrhe dovodi do naglog i značajnog smanjenja brojnosti. Izumom sintetskih gnojiva komercijalni izlov bodljaša privremeno opada (Walls i sur., 2002). Tijekom 1980-ih i 1990-ih potražnja za bodljašima ponovno raste, ovaj put kao mamac u lovu na jegulje i morske puževe (Smith i sur., 2017).

Prva istraživanja populacija bodljaša provedena su 1950-ih godina, ali kvalitetnih podataka nije bilo do kraja 1990-ih godina (Smith i sur., 2009). Walls i suradnici 2002. godine ističu manjak podataka, mali broj provedenih istraživanja, neujednačene metode istraživanja i nedovoljno uzorkovanje. Istraživanja provedena tijekom prvog desetljeća 21. stoljeća, koja su uzela u obzir povijesne podatke, ukazuju na to da promjena brojnosti velikim dijelom ovisi o promatranjima populaciji, no gotovo sve su u nekom trenutku doživjele pad. Značajan pad primijećen je među populacijama s područja Nove Engleske, Delawarea, Floride i Meksika tijekom 1990-ih ranih 2000-ih godina (Smith i sur., 2009, Smith i sur., 2017). Tijekom 1990-ih na obalama Delawarea zabilježen je pad broja odraslih jedinki od 50%, dok sjevernije, u Massachusettsu pad u istom razdoblju doseže i do 80%. Najdramatičnije smanjenje brojnosti zabilježeno je u Mashnee Dikeu i 1999. godine je iznosilo 95%. Na istom području je zabilježeno drastično skraćivanje sezone parenja, sa 56 na 11 dana (Widener i Barlow, 1999). U Maineu je primijećen smanjeni mrijest bodljaša. U Meksiku je najizraženiji slom populacije zabilježen na području Laguna de Termos. Podatci su naročito nepotpuni za područje Meksika, no postoje indikacije da je situacija slična na većem dijelu meksičkog areala *L. polyphemus* (Smith i sur., 2017). Genetičke analize upućuju na pad svih populacija, osim na Yucatanskom poluotoku (Faurby i sur., 2010).

Sva navedena područja, osim Floride, doživjela su intenzivni lov na bodljaše u nekom trenutku tijekom zadnja dva stoljeća koji je direktno uzrokovao smanjenu brojnost jedinki. Florida se ističe kao područje na kojem degradacija i devastacija staništa igra značajniju ulogu od samog izlova (Faurby i sur., 2010). Gubitak adekvatnog staništa prisutan je diljem areala američkog bodljaša i predstavlja drugi ključan razlog za ugroženost vrste. Iako su odrasle jedinke *L. polyphemus* eurivalentni organizmi, zahtijevaju specifične uvjete za mrijest. Idealne plaže su široke, sa specifičnom veličinom zrna pijeska i vlažnosti, visokom koncentracijom kisika i zaklonjene od valova (Botton i sur., 2022). Erozija plaža, antropogena aktivnost i podizanje razine mora čimbenici su koji dovode ovakva staništa u opasnost. Erozija je u zadnje vrijeme pojačana sve snažnijim olujama uzrokovanim klimatskim promjenama. Litoralizacija predstavlja problem zbog prekrivanja prirodnih staništa tvrdim, umjetnim

materijalima poput betona, a jedna hidroelektrana može dovesti do smrti desetaka tisuća odraslih jedinki godišnje (Smith i sur., 2017).

Danas se američki bodljaš ne smatra ugroženom vrstom. Postoje regionalne razlike među populacijama ovisne o intenzitetu lokalnog korištenja vrste, ali sveukupno stanje daleko je bolje nego što je bilo prije nekoliko desetljeća (Berkson i sur., 2009). Godine 1998. počelo je pobliže praćenje lova i drugog korištenja američkog bodljaša. U narednim godinama uslijedio je niz regulativa s ciljem da se ograniči i kontrolira iskorištavanje vrste. Uvedene su lovne kvote, a korištenje tehnika za smanjenje potrebnog mamca drastično smanjuje potrebu za bodljašima u ribarstvu. Zahvaljujući provedenim mjerama, populacije od Nove Engleske do Meksika uspješno se oporavljaju (Smith i sur., 2009). Modeli pokazuju da bi za potpuni oporavak trebalo od 4 do 10 godina u idealnim uvjetima (ovisno o populaciji), ili 15 do 20 godina uz trenutni režim lova i drugog korištenja (Smith i sur., 2017).

6. Zaključak

Bodljaši su recentni pripadnici razreda prakliještara (Merostomata). Prakliještari su morski člankonošci srodni paučnjacima koji u nekom obliku postoje na Zemlji već gotovo 500 milijuna godina. Tijekom svog postojanja preživjeli su svih pet velikih izumiranja, brojne ekološke i fiziološke promjene. Kroz stotine milijuna godina evolucije do najmanje je promjena došlo u vanjskom izgledu i planu građe vrste, pa tako današnji bodljaši i dalje značajno nalikuju svojim ordovicijskim precima. Iako je vrhunac raznolikosti bodljaša ostao u dalekoj prošlosti i danas postoje samo četiri vrste, ostali su ekološki značajni i uspješni. *L. polyphemus* široko je rasprostranjen i ima brojne populacije duž zapadne obale Sjeverne Amerike. Nastanjuju pješčane plaže od estuarija južne Kanade do meksičkih mangrova. Istraživanje ove vrste značajnije je započelo krajem 19. stoljeća. Danas je najbolje poznata ekologija i ponašanje koje se tiče njihovog parenja i razvoja, dok je život američkog bodljaša na većim dubinama slabije istražen. Većina istraživanja bazira se na zaštiti i ekonomskoj primjeni vrste. Industrijsko korištenje najprije počinje u 19. stoljeću i ograničeno je uglavnom na poljoprivredu. Tijekom 20. stoljeća bodljaši se počinju koristiti kao mamac u ribarstvu. U drugoj polovici prošlog stoljeća otkriveni su faktori zgrušavanja koji njihovoj krvi pridaju veliku biomedicinski važnost i time otvaraju vrata još jednom području ekonomske primjene. Gotovo dva stoljeća neplanskog gospodarenja stvorila su značajan stres na nekad brojne populacije i dovele do drastičnog smanjenja brojnosti. Smanjenje brojnosti bodljaša negativno se odrazilo na ekosustave u kojima žive, posebice na ptice selice kojima jaja bodljaša predstavljaju značajan izvor hrane tijekom dugih migracija. Značajan negativan utjecaj na brojnost ima i devastacija staništa, posebice staništa potrebnih za razmnožavanje i razvoj mladih. Uvođenjem kvota na izlov i drugih regulativa, populacije bodljaša su se tijekom zadnjih 20 godina stabilizirale i čak počele pokazivati znakove oporavka.

Populacije američkog bodljaša i dalje su pod značajnim, uglavnom antropogenim stresom. Do potpunog oporavka bit će potrebno još mnogo vremena. Potrebno je zaštititi ključna staništa, nadzirati provođenje donesenih regulativa i raditi na metodama smanjenja ovisnosti ribolovne i biomedicinske industrije o životinjama upotrebom tehnika za štednju mamca i sintetskih pirogenih testova. Ipak, dosadašnji pozitivni rezultati daju nadu da se pravovremenim i kvalitetnim djelovanjem može sanirati i ispraviti šteta nastala ljudskim djelovanjem.

7. Literatura

1. Barthel, K. W. (1974): *Limulus*: a living fossil, *Naturwissenschaften*, 61: 428-433.
2. Berkson, J., Chen, C., Mishra, J., Shin, P., Spear, B., Zaldívar-Rae, J. (2009): A Discussion of Horseshoe Crab Management in Five Countries: Taiwan, India, China, United States, and Mexico, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Smith, D. R. (ur.): *Biology and Conservation of Horseshoe Crabs*, Springer Science+Business Media, New York, str. 466-467.
3. Bicknell, R. D. C., Pates, S. (2020): Pictorial Atlas of Fossil and Extant Horseshoe Crabs, With Focus on Xiphosurida, *Frontiers in Earth Science*, 8: 2296-6463.
4. Botton, L. M., Ropes, J. W. (1989): Feeding ecology of horseshoe crabs on the continental shelf, New Jersey to North Carolina, *Bulletin of marine science*, 45: 637-647.
5. Botton, M. L. (2009): The Ecological Importance of Horseshoe Crabs in Estuarine and Coastal Communities: A Review and Speculative Summary, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Smith, D. R. (ur.): *Biology and Conservation of Horseshoe Crabs*, Springer Science+Business Media, New York, str. 45-63.
6. Botton, M. L., Loveland, R. E., Munroe, D., Bushek, D., Cooper, J. F. (2022): Identifying the Major Threats to American Horseshoe Crab Populations, with Emphasis on Delaware Bay, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Shin, P. K. S., Iwasaki, Y., Cheung, S. G., Kwan, K. Y., Mattei, J. H. (ur.): *International Horseshoe Crab Conservation and Research Efforts: 2007-2020*, Springer Nature Switzerland AG, Cham, str. 315-344.
7. Botton, M. L., Tankersley, R. A., Loveland R. E. (2010): Developmental ecology of the American horseshoe crab *Limulus polyphemus*, *Current Zoology*, 56: 550–562.
8. Faurby, S., King, T. L., Obst, M., Hallerman, E. M., Pertoldi, C., Funch, P. (2010): Population dynamics of American horseshoe crabs — historic climatic events and recent anthropogenic pressures, *Molecular Ecology*, 19: 3088–3100.
9. Hurton, L., Berkson, J., Smith, S. (2009): The Effect of Hemolymph Extraction Volume and Handling Stress on Horseshoe Crab Mortality, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Smith, D. R.

- (ur.): Biology and Conservation of Horseshoe Crabs, Springer Science+Business Media, New York, str. 331-346.
10. Kreamer, G., Michels, S. (2009): History of Horseshoe Crab Harvest on Delaware Bay, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Smith, D. R. (ur.): Biology and Conservation of Horseshoe Crabs, Springer Science+Business Media, New York, str. 299-313.
 11. Lamsdell, J. C. (2020): The phylogeny and systematics of Xiphosura, PeerJ 8: e10431.
 12. Mizrahi, D. S., Peters, K. A. (2009): Relationships Between Sandpipers and Horseshoe Crab in Delaware Bay: A Synthesis, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Smith, D. R. (ur.): Biology and Conservation of Horseshoe Crabs, Springer Science+Business Media, New York, str. 65-87.
 13. Novitsky, T. J. (2009): Biomedical Applications of *Limulus* Amebocyte Lysate, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Smith, D. R. (ur.): Biology and Conservation of Horseshoe Crabs, Springer Science+Business Media, New York, str. 315-329.
 14. Packard Jr., A. S. (1880): The Anatomy, Histology, and Embryology of *Limulus polyphemus*, The Society, Boston
 15. Riska, B. (1981): Morphological variation in the horseshoe crab *Limulus polyphemus*, Evolution, 35: 647-658
 16. Rudkin, D. M., Young, G. A. (2009): Horseshoe Crabs – An Ancient Ancestry Revealed, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Smith, D. R. (ur.): Biology and Conservation of Horseshoe Crabs, Springer Science+Business Media, New York, str. 25-44.
 17. Sekiguchi, K., Shuster Jr., C. N. (2009): Limits on the Global Distribution of Horseshoe Crabs (Limulacea): Lessons Learned from Two Lifetimes of Observations: Asia and America, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Smith, D. R. (ur.): Biology and Conservation of Horseshoe Crabs, Springer Science+Business Media, New York, str. 5-24.
 18. Smith, D. R., Brockmann H. J., Beekey M. A., King, T. J., Millard M. J., Zaldívar-Rae J. (2017): Conservation status of the American horseshoe crab, (*Limulus polyphemus*): a regional assessment, Reviews in Fish Biology and Fisheries 27: 135–175
 19. Smith, D. R., Millard, J. M., Carmichael, R. H. (2009): Comparative Status and Assessment of *Limulus polyphemus* with Emphasis on the New England and Delaware Bay Populations, u: Tanacredi, J. T., Botton, M. L., Smith, D. R. (ur.): Biology and Conservation of Horseshoe Crabs, Springer Science+Business Media, New York, str. 361-386.
 20. Smith, S. A. (2006): Horseshoe crabs, u: Lewbart, G. A. (ur.): Invertebrate medicine, Ames, Blackwell publishing, str. 133-135.
 21. Walls, E. A., Berkson, J., Smith, S. A (2002): The Horseshoe Crab, *Limulus polyphemus*: 200 Million Years of Existence, 100 Years of Study, Reviews in Fisheries Science, 10: 39–73
 22. Widenerand J. W., Barlow, R. B. (1999): Decline of a Horseshoe Crab Population on Cape Cod, The Biological Bulletin 197: 300-302.

23. Woodward (1866.): A monograph of the British fossil crustacea, belonging to the order Merostomata, Monographs of the Palaeontographical Society, 32(145): ii-263.

8. Životopis

Rođena sam 13.4.2001. u Dubrovniku. Obrazovanje sam započela 2007. godine u Osnovnoj školi Ivo Dugadžić Mišić u Kominu te nastavila u Osnovnoj školi don Mikovila Pavlinovića u Metkoviću od 2008. do 2015. godine. Od 2015. do 2019. godine sam pohađala prirodoslovno-matematičko odjeljenje Gimnazije Metković. Nakon srednje škole upisala sam Prijediplomski studij Biologija na Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu.