BŁAŻEJ BŁAŻEJOWSKI¹, PIOTR GIESZCZ^{2,3}, DANIEL TYBOROWSKI⁴, ROBERT SIUDA⁵,
JERZY KWIATEK⁶

¹*Instytut Paleobiologii PAN*

Twarda 51/55, 00-818 Warszawa

²*Stowarzyszenie Klimatologów Polskich*

Krakowskie Przedmieście 30, 00-927 Warszawa

³*Interdyscyplinarne Centrum Modelowania Matematycznego i Komputerowego UW*

Pawińskiego 5A, 02-106 Warszawa

⁴*Muzeum Ziemi PAN*

Aleja Na Skarpie 20/26, 27, 00-488 Warszawa

⁵*Nordkalk Sp. z o.o.*

Zakład w Sławnie

26-332 Sławno

⁶*Nordkalk Sp. z o.o.*

Zakład w Miedziance

26-065 Piekoszów

E-mail: bblazej@twarda.pan.pl

ŻYCIE I ŚMIERĆ PÓŻNOJURAJSKICH SKRZYPŁOCZY (XIPHOSURA) Z OWADOWA-BRZEZINEK W ŚWIELE INTERDYSCYPLINARNYCH BADAŃ PALEOŚRODOWISKOWYCH

WSTĘP

Rząd ostrogonów (*Xiphosura*), potocznie określany mianem skrzyploczy, jest grupą obejmującą trzy współcześnie żyjące, reliktowe rodzaje morskich limulidów, które w zapisie kopalnym występują niezwykle rzadko (ANDERSON i SHUSTER 2003, BŁAŻEJOWSKI 2015). Ich delikatny, niezmineralizowany, chitynowy pancerz, a także zasiedlanie środowisk przybrzeżnych o dużej hydrodynamicie sprawiają, że znaleziska dobrze zachowanych skamieniałości skrzyploczy zdarzają się sporadycznie (BABCOCK i współaut. 2000). Najstarsze skrzyplocze znane są z zapisu kopalnego już od ordowiku (RUDKIN i YOUNG 2009), kiedy żyły razem z trylobitami, które wyginęły w czasie największej w historii Ziemi redukcji różnorodności biologicznej na granicy er paleozoicznej i mezozoicznej (ERWIN i współaut. 2002). Grupa ta obejmuje cztery reliktowe gatunki i często uważana jest za najbliższych żyjących krewnych trylobitów (HENDRICKS i LIEBERMAN 2008). Podobieństwo nie dotyczy wyłącznie cech zewnętrznych, ale również fizjologii i behawio-

ru (BŁAŻEJOWSKI i współaut. 2015, 2016), a ich pokrewieństwo potwierdzają również badania filogenetyczne (COTTON i BRADY 2004). Jedną z takich koncepcji zakłada, że szczękoczułkowce (*Chelicerata*), do których należą ostrogony, oraz trylobity, są grupami siostrzanymi; te dwie grupy obejmuje się wtedy nazwą *Arachnomorpha*.

Interdyscyplinarne badania nad późnojurajskimi skrzyploczami z kamieniołomu Owadów-Brzezinki, obejmujące między innymi paleoekologię i ewolucję skrzyploczy, tafonomię zespołów biotycznych twardego podłoża, mikropaleobotanikę oraz geochemię izotopową wraz z analizą mikrofacjalną, pozwoliły na stworzenie scenariusza paleośrodowiskowego, opisującego w nowatorski sposób świat wokół laguny Owadów-Brzezinek sprzed 148 milionów lat.

NAJSTARSZY PRZEDSTAWICIELE RODZAJU *LIMULUS*

Najstarszego znanego przedstawiciela rodzaju *Limulus* Müller, 1785, odnaleziono i opisano w polskim stanowisku paleontolo-

Ryc. 1. Lokalizacja badanego stanowiska.

gicznym, zlokalizowanym w górnej części wyrobiska kamieniołomu Owadów-Brzezinki (Ryc. 1, gmina Sławno, powiat opoczyński), gdzie odsłaniają się skały węglanowe najwyższej Jury (tyton). Na stanowisku tym, poza skrzypłocami, odkryte zostały również inne unikatowe, zachowane w doskonałym stanie skamieniałości organizmów morskich i lądowych, zarówno bezkręgowców, jak i kręgowców (KIN i BŁAŻEJOWSKI 2012; KIN i współaut. 2013; TYBOROWSKI 2016, 2017; TYBOROWSKI i współaut. 2016; SZCZYGIELSKI i współaut. 2017). Dostarcza ono ciągle nowych informacji o morskim, a także lądowym ekosystemie późnej jury, i to o znaczeniu globalnym (BŁAŻEJOWSKI i współaut. 2016). Odkryty w Owadowie-Brzezinkach nowy gatunek skrzypłocza został nazwany *Limulus darwini* Kin & Błażejowski, 2014, a zgromadzona dotychczas kolekcja tych skamieniałości zawiera ponad dwieście okazów. Większość zachowana jest nadzwyczaj dobrze w postaci trójwymiarowej, co umożliwia badanie mikrostruktur na powierzchni pancerza (Ryc. 2) (BŁAŻEJOWSKI i współaut. 2015, 2019). Ich naukowy opis stanowi istotny wkład w poznanie historii życia tej grupy zwierząt (KIN i BŁAŻEJOWSKI 2014, LOVELAND i BOTTON 2015).

Ryc. 2. Pozytyw i negatyw artykułowanego pancerza późnojurajskiego skrzypłocza z Owadowa-Brzezinek (ZPAL X.1/O-B/14.1).

Ryc. 3. Płyta wapienna z masowo nagromadzonymi cienkoskorupowymi małżami i doskonale zachowanymi późnojurajskimi skrzypłocami z Owadowa-Brzezinek (ZPAL X.1/O-B/XAC.8.3).

Masowe nagromadzenie skamieniałości skrzypłoczy w Owadowie-Brzezinkach wynika ze specyficznych czynników środowiskowych, gdzie bardzo liczne organizmy bentosowe, głównie cienkoskorupowe małże zaliczane do pierwoskrzelnych (Protobranchia) oraz korbikulowatych (Corbiculidae), tworzyły miejsce żerowania dla zwierząt przydennych, w tym skrzypłoczy (Ryc. 3). W badanym profilu skrzypłocze występują wyłącznie w jednej warstwie w najniższej części kompleksu III (BŁAŻEJOWSKI i współaut. 2016). Biorąc pod uwagę behavior dzisiejszych skrzypłoczy, można wnioskować, że w tak bogatym w pokarm obszarze, blisko miejsc sprzyjających intensywnemu rozmnażaniu, liczne populacje młodocianych skrzypłoczy gromadziły się przed osiągnięciem dojrzałości i migracją na głębsze wody (CARMICHAEL i współaut. 2003, CHIU i MORTON 2004, BŁAŻEJOWSKI 2015). Skrzypłocze wykazują bardzo wysoką tolerancję środowiskową, zarówno jeżeli chodzi o temperaturę, jak i zasolenie (SCHUSTER 1982, WALLS i współaut. 2002), co sprawia, że są w stanie żyć i rozmnażać się w zróżnicowanym i zmiennym środowisku (EHLINGER i TANKERSLEY 2009). Uważa się, że ich morfologiczny konserwatyzm może być związany właśnie z tymi cechami oraz niezwykle szerokim spektrum odżywiania (BŁAŻEJOWSKI 2015). Kreatorzy nowego gatunku *Limulus darwini* Kin & Błażejowski zaproponowali nowy termin określający ten fenomen ewolucyjny – stabilomorfizm. Jest to morfologiczna stabilizacja w czasie i przestrzeni organizmu, którego status taksonomiczny nie przekracza poziomu rodzaju. Stabilomorfizm jest efektem wysoce wyspecjalizowanej strategii adaptacyjnej organizmów, która znacząco zmniejsza potrzebę tworzenia różnic

wanych odmian fenotypowych, czyli takich, które odzwierciedlają wpływ środowiska na ich budowę (KIN i BŁĄŻEJOWSKI 2014). Nową definicję zaproponowano dla zwierząt i roślin na poziomie rodzaju, które przeżyły co najmniej jedno wielkie wymieranie lub kryzys biotyczny i przetrwały do czasów dzisiejszych (BŁĄŻEJOWSKI 2015). Jest to definicja precyzyjna i testowalna w odróżnieniu od nieprecyzyjnego pojęcia „żywych skamieniałości”. Wśród stabilomorfów, oprócz skrzypłoczy *Limulus*, znajdują się m.in. przekopnica (*Triops*) oraz rośliny: araukaria (*Araucaria*) i miłorząb (*Ginkgo*) (zob. KIN i BŁĄŻEJOWSKI 2014).

ŚRODOWISKO ŻYCIA I ŚMIERCI

Paleośrodowisko wyższej części profilu kamieniołomu Owadów-Brzezinki, w której występują liczne skamieniałości, można określić jako płytką lagunę o okresowo ograniczonej lub zamkniętej komunikacji z otwartym morzem. Dotychczasowy stan wiedzy o paleoklimacie później jury, w tym m.in. komputerowe modele cyrkulacyjne (SELLWOOD i VALDES 2008), wskazuje na położenie badanego stanowiska w strefie suchego klimatu z pogranicza stref umiarkowanej i subtropikalnej, o bardzo małych opadach i znacznych sezonowych ekstremach temperatury, a co za tym idzie, również z dużym parowaniem. Znajduje to potwierdzenie w wynikach analiz izotopów trwałych węgla i tlenu z Owadowa-Brzezinek (WIERZBOWSKI i współaut. 2016). Szczegółowe analizy geochemiczne i mikrofakalne wskazują na obecność krótkotrwałych epizodów niedotlenienia (hipoksji), a nawet okresów beztlenowych (anoksji), współwystępujących z gwałtownymi zmianami zasolenia, po których następował powrót do normalnego natlenienia wód (WIERZBOWSKI i współaut. 2016, 2019). Analogiczne warunki środowiskowe z fluktuacjami poziomu tlenu, przy podobnych jak w Owadowie-Brzezinkach masowych nagromadzeniach cienkoskorupowych małżów, były opisywane z późnojurajskich utworów południowej linii brzegowej Anglii (WIGNALL 1990). Uważamy, że w korzystnych warunkach skrzypłocze w wielkich ilościach gromadziły się i żerowały w lagunie Owadowa-Brzezinek. Występująca okresowo degradacja środowiska, której efekty obserwujemy w zapisach biotycznym i izotopowym, w tym zwłaszcza ograniczona wymiana wody, lokalne obniżenie się jej poziomu oraz wzrost zasolenia wskutek parowania (o czym świadczy obecność pseudomorfoz po mikrokryształach gipsu w płytkach cienkich), sprzyjało zjawiskom gwałtownego zakwitów glonów w stagnującym, odciętym od otwartego morza, przegrzanym

akwenie. Skutkowało to lokalnie silnym niedotlenieniem wody, czego ślady są wyraźnie widoczne w zapisie geochemicznym próbek osadu (WIERZBOWSKI i współaut. 2016). Ślady okresowego niedotlenienia obserwowane są w badanym profilu geologicznym Owadowa-Brzezinek dokładnie w warstwie, z której pochodzi znaleziska skrzypłoczy (BŁĄŻEJOWSKI i współaut. 2016). Ponadto, jedynie ta warstwa zawiera charakterystyczny zespół złożony z prazynofitów (*Pterospermella* sp.), jednokomórkowych glonów z gromady zielenic, oraz akritarchów (*Leiosphaeridia* sp.). Organizmy te uważane są przez biologów za „świadków katastrofy”, potrafiących żyć w wyjątkowo niekorzystnych warunkach, śmiertelnie groźnych dla innych organizmów (TAPPAN 1980, GUY-OHLSON 1996). Ich masowe pojawienie się, najczęściej w formie „zakwitu”, jest zwykle interpretowane jako wskaźnik poważnych zaburzeń środowiskowych, jak zmiany zasolenia (PRAUSS i RIEGEL 1989, DREYER i współaut. 2004), lub wzrostu ciśnienia parcjalnego dwutlenku węgla (VAN DE SCHOOTBRUGGE i współaut. 2007). Takie lokalne zmiany o dużej amplitudzie i gwałtownym charakterze zwykle korespondują z przekształceniami i przebudową całego ekosystemu, otwierając drogę kolonizacji nowym gatunkom i redukując dotychczasowe populacje nienadążające z przystosowaniem do nowych warunków.

EPIBIONTY

Powszechnie obserwowanym zjawiskiem w środowisku morskim jest zasiedlanie wszelkich dostępnych powierzchni twardych przez organizmy osiadłe – epibionty. Z obserwacji dzisiejszych skrzypłoczy wiemy, że ich pancerze często są siedliskiem różnorodnych organizmów osiadłych (BOTTON 1981, ABELLÓ i współaut. 1990, GUTT i SCHICKEN 1998, SCHEJTER i BREMEC 2006); dotyczy to szczególnie dorosłych skrzypłoczy, których pancerz jest często zasiedlany przez pąkle i mszywioly, pokrywające nierzadko znaczną jego część (TAN i współaut. 2011). Większość tych epibiontów jest oportunistycznymi komensalami kolonizującymi skrzypłocze za życia, a tylko nieliczne wykorzystują martwe osobniki jako twarde podłoże do osiedlania się. Młodociane skrzypłocze zwykle bronią się przed zasiedleniem dzięki aktywnemu zagrzebywaniu w osadzie, jak też dzięki kwaśno-lipidowej wydzielinie pokrywającej pancerz, która pełni funkcję naturalnej antybakteryjnej bariery ochronnej (HARRINGTON i ARMSTRONG 2003), zmniejszając ryzyko kolonizacji pasożytniczej (BARTHEL 1974). Co więcej, młodociane skrzypłocze w fazie wzrostu często zrzucają pancerz w procesie

okresowego linienia, nie zapewniając warunków do jego zasiedlenia przez wystarczająco długi czas (KEY i współaut. 1996). Brak epibiontów na egzozkieletach późnojurajskich skrzypłoczy, zarówno na *Mesolimulus walchi* (DESMAREST) z Solnhofen w południowych Niemczech, jak i *Limulus darwini* Kin & Błażejowski z Owadowa-Brzezinek (BARTHEL 1974, KIN i BŁAŻEJOWSKI 2014), wydaje się potwierdzać, że były to formy młodociane. Jeżeli chodzi o analizę innych cech morfologicznych, szczegółowa analiza porównawcza jurajskich skrzypłoczy z Owadowa-Brzezinek z dzisiaj żyjącymi przedstawicielami rodzaju *Limulus* (KIN i BŁAŻEJOWSKI 2014) potwierdza, że badane skrzypłocze z Owadowa-Brzezinek należą do rodzaju *Limulus* i reprezentują formy juwenilne (młodociane). Znaleźiska skamieniałości śladowych dorosłych skrzypłoczy, w tym licznych tropów *Kouphichnium lithographicum* Oppel, z późnojurajskich stanowisk w Niemczech (SCHWEIGERT 1998) i Francji (GAILLARD 2010), definitywnie potwierdzają nasze przypuszczenia. Na stanowisku Owadów-Brzezinki nie znajdujemy skamieniałości śladowych, które mogłyby powstawać przy udziale skrzypłoczy.

Za młodociane uważa się również wczesnokredowe skrzypłocze z formacji Glen Rose w Teksasie, których powierzchnie pokryte są epibiontami (FELDMANN i współaut. 2011). Okazy te interpretowane są przez autorów jako przykład intensywnej kolonizacji przez narosłe na powierzchni pancerza wieloszczety osiadłe o wapiennych rurkach (Serpulidae), z tym, że zasiedlenie nastąpiło pośmiertnie. Z kolekcji zebranej w Owadowie-Brzezinkach znane są nieliczne okazy zasiedlone przez serpulidy, ale wyłącznie w postaci pojedynczych rurek (Ryc. 4), można więc domniemywać, że taka kolonizacja również mogła wystąpić pośmiertnie. Pomimo iż zwykle nie uważa się epibiontów za szczególnie groźne, w pewnych okolicznościach mogą one zaburzać funkcje życiowe, prowadząc nawet do śmierci swojego gospodarza. Patogeniczne zmiany obserwowane na pancerzach skrzypłoczy są najczęściej łączone z bytującymi na nich grzybami, glonami i Gram-ujemnymi bakteriami (NOLAN i współaut. 2009, SHINN i współaut. 2015).

ŚMIERCIONOŚNE MIKROORGANIZMY

Opisywane niedawno zjawisko szybkiego rozprzestrzeniania się infekcji pasożytniczej w hodowli dzisiejszych skrzypłoczy *Limulus polyphemus* (Linnaeus, 1758) doprowadziło do bardzo wysokiej śmiertelności młodocianych osobników. W warunkach bardzo dużego nagromadzenia osobników na niewielkiej przestrzeni, przy wysokim obciążeniu środowiska składnikami organicznymi oraz przy

Ryc. 4. Artykułowany pancerz skrzypłocza z Owadowa-Brzezinek. (ZPAL X.1/O-B/2014/2), telson nie jest zachowany. Na powierzchni głowotułowia (prosomy) pojedyncza rurka wieloszczeta osiadłego.

ograniczonej wymianie wody, na twardym podłożu uniemożliwiającym zagrzebywanie, a więc i oczyszczanie pancerza z patogenów, i przy postępującej deterioracji środowiska z powodu zbyt dużej liczebności kolonii skrzypłoczy, rozrost glonów *Zoothamnium duplicatum* Kahl, 1933 następował bardzo gwałtownie, prowadząc do zatkania (przerośnięcia) komór skrzelowych i w efekcie śmierci 96% populacji (SHINN i współaut. 2015). Dostępne informacje o paleoekologii stanowiska Owadów-Brzezinki sugerują możliwość występowania w późnojurajskiej zamkniętej lagunie podobnych warunków; nie bez znaczenia jest fakt, że owe analogie dotyczą blisko spokrewnionych taksonów (KIN i BŁAŻEJOWSKI 2014, LAMSDEL 2016). Jest wysoce prawdopodobne, że wobec postulowanych przez nas warunków paleośrodowiskowych, intensywny wzrost glonów pogłębiający przejście w kierunku anoksji i dalszej kolonizacji środowiska przez organizmy beztlenowe, był nieuniknioną konsekwencją deterioracji środowiska, a towarzyszący temu zespół specyficznych przemian biochemicznych sprzyjał doskonałemu zachowaniu szczątków, nawet tkanek miękkich, w stanie kopalnym.

Warto zauważyć, że w warunkach naturalnych osobniki młodociane, w porównaniu z dorosłymi, są bardziej wrażliwe na zmiany środowiskowe, mają też mniejsze szanse na przetrwanie migracji do bardziej przyjaznych miejsc. Co więcej, pokryte warstwą cienkoskorupowych małżów dno laguny Owadowa-

Ryc. 5. Rekonstrukcja późnojurajskiego ekosystemu laguny Owadów-Brzezinek (rys. P. Szczepaniak).

A. Młodociane skrzypłocze żerujące na twardym dnie laguny, B. Gwałtowny zakwit glonów powodujący zmniejszenie ilości tlenu w wodzie, C. Zakwit glonów spowodował zatkanie komór skrzelowych skrzypłoczy, co doprowadziło do śmierci młodociane osobniki.

-Brzezinek mogło uniemożliwić zagrzebywanie się w osadzie, co prawdopodobnie pozwoliło by na pozbycie się patogenów w początkowym stadium infekcji. Dotyczyło to szczególnie młodocianych osobników, stąd w zapisie kopalnym znajdujemy najczęściej formy juwenilne. Dorosłe, silne osobniki zapewne zdołały uciec ze śmiertelnej pułapki, którą okazała się laguna Owadów-Brzezinek.

Przeprowadzone przez nas interdyscyplinarne badania z pogranicza nauk o Ziemi i nauk biologicznych umożliwiły odtworzenie wydarzeń (Ryc. 5), które doprowadziły do masowej śmierci i nadzwyczajnego stanu zachowania młodocianych skrzypłoczy z późnojurajskiej laguny Owadów-Brzezinek.

Streszczenie

Skrzypłocze (Xiphosura) są jednymi z najdziwniejszych istot w królestwie zwierząt. Grupa ta, współcze-

śnie obejmująca cztery reliktowe gatunki, przetrwała właściwie niezmieniona od ordowiku (480 milionów lat), i była świadkiem masowych wymierań, stąd powszechnie używana jest jako przykład „żywych skamieniałości” lub „stabilomorfów”. Niniejsza praca poświęcona jest opisowi nowych i doskonale zachowanych skamieniałości skrzypłoczy z górnej jury (tyton) kamieniołomu Owadów-Brzezinek, który jest jednym z najważniejszych stanowisk paleontologicznych opisanych w ostatnim czasie w Polsce. Kamieniołom ten znany jest z wyjątkowo dobrze zachowanych skamieniałości organizmów morskich i lądowych. Odkrycie licznych okazów młodocianych skrzypłoczy w kamieniołomie Owadów-Brzezinek stanowi istotny wkład w badania nad paleobiologią tych stawonogów oraz paleoekologią ich środowiska życia. Praca ta podsumowuje ostatnie badania nad tymi unikatowymi skamieniałościami i tym, jaki wkład badania te wnoszą w lepsze poznanie tej grupy zwierząt. Szczegółowe oględziny doskonale zachowanych egzoszkieletów tych skrzypłoczy, a także analiza osadu, w którym je znaleziono, pozwoliły na stworzenie scenariusza paleośrodowiskowego, według którego najbardziej prawdopodobną przyczyną epizodu masowej śmiertelności skrzypłoczy była infekcja glonowa.

LITERATURA

- ANDERSON L. I., SHUSTER C. N. Jr., 2003. *Throughout geologic time: where have they lived?* [W:] *The American horseshoe crab*. SHUSTER C. N., BARLOW R. B., BROCKMAN H. J. (red.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 189-224.
- ABELLO P., VILLANUEVA R., GILI J. M., 1990. *Epibiosis in deep-sea crab populations as indicator of biological and behavioural characteristics of the host*. J. Mar. Biol. Assoc. UK 70, 687-695.
- BABCOCK L. E., MERRIAM D. F., WEST R. R., 2000. *Paleolimulus, an early limuline (Xiphosurida), from Pennsylvanian - Permian Lagerstätten of Kansas and taphonomic comparison with modern Limulus*. Lethaia 33, 129-141.
- BARTHEL K. W., 1974. *Limulus: a living fossil. Horseshoe crabs and interpretation of an Upper Jurassic environment (Solnhofen)*. Naturwissenschaften 61, 428-433.
- BŁAŻEJOWSKI B., 2015. *The oldest species of the genus Limulus from the Late Jurassic of Poland*. [W:] *Changing global perspectives on biology, conservation, and management of horseshoe crabs*. CARMICHAEL R. H., BOTTON M. L., SHIN P. K. S., CHEUNG S. G. (red.). New York (Springer), 3-14.
- BŁAŻEJOWSKI B., GIESZCZ P., BRETT C. E., BINKOWSKI M., 2015. *A moment from before 365 Ma frozen in time and space*. Scient. Rep. 5, doi: 10.1038/SREP14191.
- BŁAŻEJOWSKI B., GIESZCZ P., TYBOROWSKI D., 2016. *New finds of well-preserved Tithonian (Late Jurassic) fossils from the Owadów-Brzezinek Quarry, Central Poland: a review and perspectives*. Volumina Jurassica 14, 123-132.
- BŁAŻEJOWSKI B., GIESZCZ P., SHINN A. P., FELDMANN R. M., DURSKA E., 2019. *Environment deterioration and related fungal infection of Upper Jurassic horseshoe crabs with remarks on their exceptional preservation*. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 516, 336-341.
- BOTTON M. L., 1981. *The gill book of the horseshoe crab (Limulus polyphemus) as a substrate for the blue mussel (Mytilus edulis)*. Bull. New Jersey Acad. Sci. 26, 26-28.

- CARMICHAEL R. H., RUTECKI D., VALIELA I., 2003. *Abundance and population structure of the Atlantic horseshoe crab Limulus polyphemus in Pleasant Bay, Cape Cod*. Marine Ecol. Progr. Ser. 246, 225-239.
- CHIU H. M. C., MORTON B., 2004. *The behaviour of juvenile horseshoe crabs, Tachypleus tridentatus (Xiphosura), on a nursery beach at Shui Hau Wan, Hong Kong*. Hydrobiologia 523, 29-35.
- COTTON T. J., BRADY S. J., 2004. *The phylogeny of arachnomorph arthropods and the origin of the Chelicerata*. [W:] *Chelicerate palaeobiology and evolution*. BRADY S. J., CLARKSON E. N. K. (red.). Transact. Royal Soc. Edinburgh, Earth Sci. 94, 169-193.
- DREYER T., BUJAK J., BRUNSTAD H., RAMBERG J., SØYSETH L., 2004. *Mixed deep- and shallow-water depositional model for the Forties Sandstone Member in the South Central Graben, North Sea*. Norwegian J. Geol. 84, 191-233.
- EHLINGER G. S., TANKERSLEY R. A., 2009. *Ecology of horseshoe crabs in microtidal lagoons*. [W:] *Biology and conservation of horseshoe crabs*. TANACREDI J. T., BOTTON M. L., SMITH D. R. (red.). New York (Springer), 149-162.
- ERWIN D. H., BOWRING S. A., YUGAN J., 2002. *End-Permian mass extinctions: a review*. [W:] *Catastrophic events and mass extinctions: impacts and beyond: Boulder, Colorado*. KOEBEL C., MACLEOD K. G. (red.). Geol. Soc. Am. Special Paper 356, 363-383.
- FELDMANN R. M., SCHWEITZER C. E., DATILO B., FARLOW J. O., 2011. *Remarkable preservation of a new genus and species of limuline horseshoe crab from the Cretaceous of Texas, USA*. Palaeontology 54, 1337-1346.
- GAILLARD C., 2010. *A giant limulid trackway (Kouphichnium lithographicum) from the lithographic limestones of Cerin (Late Kimmeridgian, France): ethological and environmental implications*. Swiss J. Geosci. 103, 1-16.
- GUTT G., SCHICKAN T., 1998. *Epibiotic relationships in the Antarctic benthos*. Antarctic Sci. 10, 398-405.
- GUY-OHLSON D., 1996. *Green and blue-green algae. 7B-Prasinophyceae algae*. [W:] *Palynology: principles and applications*. JANSONIUS J., MCGREGOR D. C. (red.). Am. Assoc. Stratigraph. Palynol. 1, 181-189.
- HARRINGTON J. M., ARMSTRONG P. B., 2003. *A liposome-permeating activity from the surface of the carapace of the American horseshoe crab, Limulus polyphemus*. Biol. Bull. 205, 205-206.
- HENDRICKS J. R., LIEBERMAN B. S., 2008. *New phylogenetic insights into the Cambrian radiation of arachnomorph arthropods*. J. Paleontol. 82, 585-594.
- KEY M. M. Jr., JEFFRIES W. B., VORIS H. K., YANG C. M., 1996. *Epizoic bryozoans and mobile ephemeral host substrata*. www.dickinson.edu/download/downloads/id/1673/epizoicbryozoans.
- KIN A., BŁAŻEJOWSKI B., 2012. *Polskie Solnhofen*. Przegl. Geol. 60, 375-379.
- KIN A., BŁAŻEJOWSKI B., 2014. *The horseshoe crab of the genus Limulus: living fossil or stabilomorph?* PLoS One 9, e108036.
- KIN A., GRUSZCZYŃSKI M., MARTILL D., MARSHALL J., BŁAŻEJOWSKI B., 2013. *The paleoenvironment and taphonomy of a Late Jurassic (Late Tithonian) Lagerstätte from central Poland*. Lethaia 46, 71-81.
- LAMSDALL J. C., 2016. *Horseshoe crab phylogeny and independent colonizations of fresh water: ecological invasion as a driver for morphological innovation*. Palaeontology 59, 181-144.
- LOVELAND R. E., BOTTON M. L., 2015. *Sea level rise in Delaware Bay, U.S.A.: adaptations of spawning horseshoe crabs (Limulus polyphemus) to the glacial past, and the rapidly changing shoreline of the bay*. [W:] *Changing global perspectives on biology, conservation, and management of horseshoe crabs*. CARMICHAEL R. H., BOTTON M. L., SHIN P. K. S., CHEUNG S. G. (red.). New York (Springer), 41-63.
- NOLAN M., SMITH S. A., SMITH D. R., 2009. *Clinical evaluation, common diseases, and veterinary care of the horseshoe crab, Limulus Polyphemus*. [W:] *Biology and conservation of horseshoe crabs*. TANACREDI J. T., BOTTON M. L. (red.). New York (Springer Science), 479-499.
- PRAUSS M., RIEGEL W., 1989. *Evidence from phytoplankton associations for causes of black-shale formation in epicontinental seas*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie 11, 671-682.
- RUDKIN D.M., YOUNG G. A., 2009. *Horseshoe crabs - an ancient ancestry revealed*. [W:] *Biology and conservation of horseshoe crabs*. TANACREDI J. T., BOTTON M. L. (red.). New York (Springer Science), 25-44.
- SCHJEJTER L., BREMEC C. S., 2006. *Epibionts on Flexopecten felipponei (Dall, 1922), an uncommon scallop from Argentina*. Am. Malacol. Bull. 22, 75-82.
- SCHUSTER C. N. Jr., 1982. *A pictorial review of the natural history and ecology of the horseshoe crab, Limulus polyphemus, with reference to other Limulidae*. Progr. Clin. Biol. Res. 81, 1-52.
- SCHWEIGERT G., 1998. *Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb)*. Stutt. Beitr. Natur. B 262, 1-47.
- SELLWOOD B. W., VALDES P., 2008. *Jurassic climates*. Proc. Geol. Assoc. 119, 5-17.
- SHINN A. P., MÜHLHÖLZL A. P., COATES C.J., METOCHIS C., FREEMAN M. A., 2015. *Zoothamnium duplicatum infestation of cultured horseshoe crabs (Limulus polyphemus)*. J. Invertebrate Pathol. 125, 81-86.
- SZCZYGIELSKI T., TYBOROWSKI D., BŁAŻEJOWSKI B., 2017. *A new pancryptodiran turtle from the Late Jurassic of Poland and palaeobiology of early marine turtles*. Geol. J. 2017, 1-12.
- TAN A. N., CHRISTIANUS A., ABDUL SATAR M. K., 2011. *Epibiont infestation on horseshoe crab Tachypleus gigas (Müller) at Pantai Balok in Peninsular Malaysia*. Our Nature 9, 9-15.
- TAPPAN H., 1980. *The paleobiology of plant protists*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, California.
- TYBOROWSKI D., 2016. *A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Late Jurassic of Owadów-Brzezinki Quarry, Poland*. Acta Palaeontol. Pol. 61, 791-803.
- TYBOROWSKI D., 2017. *Large predatory actinopterygian fishes from the Late Jurassic of Poland studied with X-ray microtomography*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie 283, 161-172.
- TYBOROWSKI D., BŁAŻEJOWSKI B., KRYSZEK M., 2016. *Reptile remains from the Upper Jurassic limestones of Owadów-Brzezinki Quarry (Central Poland)*. Przegl. Geol. 64, 564-569.
- VAN DE SCHOOTBRUGGE B., TREMOLADA F., ROSENTHAL Y., BAILEY T. R., FEIST-BURKHARDT S.,

- BRINKHUIS H., PROSS J., KENT D. V., FALKOWSKI P. G., 2007. *End-Triassic calcification crisis and blooms of organic-walled 'disaster species'*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 244, 126-141.
- WALLS E. A., BERKSON J., SMITH S. A., 2002. *The horseshoe crab, Limulus polyphemus: 200 million years of existence, 100 years of study*. *Rev. Fisheries Sci.* 10, 39-73.
- WIERZBOWSKI H., DUBICKA Z., RYCHLIŃSKI T., DURSKA E., OLEMPKA-RONIEWICZ E., BŁĄŻEJOWSKI B., 2016. *Depositional environment of Sławno limestones (uppermost Jurassic, central Poland): evidence from microfacies analysis, microfossils and geochemical proxies*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 282, 81-108.
- WIERZBOWSKI H., BŁĄŻEJOWSKI B., TYBOROWSKI D., 2019. *Oxygen isotope profiles of uppermost Jurassic vertebrate teeth and oyster shells: a record of paleoenvironmental changes and animal habitats*. *Palaaios* 34, 585-599.
- WIGNALL P. B., 1990. *Benthic palaeoecology of the Late Jurassic Kimmeridge Clay of England*. *Special Papers Paleontol.* 43, 1-74.

KOSMOS Vol. 68, 4, 535–541, 2019

BŁĄŻEJ BŁĄŻEJOWSKI¹, PIOTR GIESZCZ^{2,3}, DANIEL TYBOROWSKI⁴, ROBERT SIUDA⁵, JERZY KWIATEK⁶

¹Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, 51/55 Twarda Str., 00-818 Warszawa, ²Association of Polish Climatologists, 30 Krakowskie Przedmieście Str., 00-927 Warszawa, ³Interdisciplinary Centre for Mathematical and Computer Modelling, University of Warsaw, 5A Pawińskiego Str., 02-106 Warszawa, ⁴Museum of the Earth PAS, 20/26 Aleja Na Skarpie Str., 27, 00-488 Warszawa, ⁵Nordkalk Corporation, Sławno quarry, 26-332 Sławno, ⁶Nordkalk Corporation, Miedzianka quarry, 26-065 Piekoszów, E-mail: bblazej@twarda.pan.pl

LIFE AND DEATH OF LATE JURASSIC HORSESHOE CRABS (XIPHOSURA) FROM OWADÓW-BRZEZINKI: A MULTIPROXY PALEOENVIRONMENTAL APPROACH

Summary

The horseshoe crabs (Xiphosura) are one of the most astonishing group in the animal kingdom. While only four species of the them have survived to the modern era, they appear relatively unchanged from the Ordovician (480 million years) and witnessed many mass extinction events, that justifies their nickname “living fossils” or “stabilomorphs”. This paper describes the discovery of new, well preserved Late Jurassic (Tithonian) horseshoe crabs from Owadów-Brzezinki quarry - one of the most important palaeontological sites in Poland, known from its exceptionally well-preserved fossils of marine and terrestrial biota. The discovery of many juvenile horseshoe crabs from the Owadów-Brzezinki Quarry a few years ago provided critical material for the studies of their paleobiology and paleoecology of their habitat. This paper concludes a number of studies that we have recently conducted, which add significantly to our knowledge of the group. Detailed examination of exceptionally preserved exoskeletons of the horseshoe crabs together with analysis of surrounding sediment allow to hypothesize about paleoenvironment of the site and seem to suggest the pathogenic algal infection as the most probable cause of mass mortality episode.

Key words: horseshoe crabs, jurassic, mass mortality, Owadów-Brzezinki, stabilomorphism