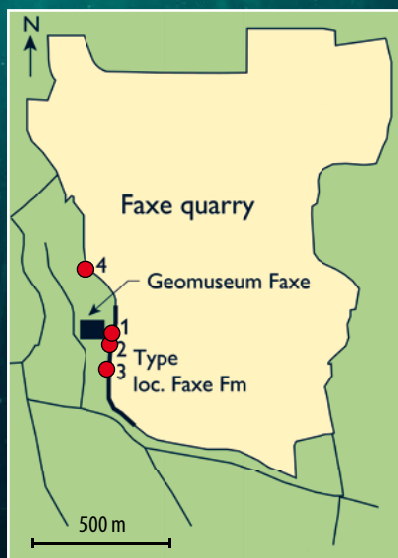




AFBEELDING 1. | De locatie van Faxø in Denemarken. De rode stippen geven de plaatsen aan waar de decapoden zijn verzameld zoals in dit artikel beschreven. Bewerkt naar Klompmaker et al. (2016).



Diepwater-riffen in het vroege Paleoceen van Denemarken

ADIËL A. KLOMPMAKER,
DEPARTMENT OF MUSEUM RESEARCH
AND COLLECTIONS & ALABAMA MUSEUM
OF NATURAL HISTORY,
UNIVERSITY OF ALABAMA,
BOX 870340, TUSCALOOSA,
ALABAMA 35487, VS
ADIELKLOMPMAKER@GMAIL.COM

STEN L. JAKOBSEN, GEOMUSEUM FAXØ,
ØSTSJÆLLANDS MUSEUM,
RÅDHUSVEJ 2, 4640 FAXØ, DENEMARKEN

BODIL W. LAURIDSEN,
GEOLOGICAL SURVEY OF DENMARK AND
GREENLAND, GEUS,
ØSTER VOLDGADE 10,
1350 COPENHAGEN K, DENEMARKEN

Bij koraalriffen denken we al snel aan de veelkleurige riffen uit de ondiepe, warme oceanen en zeeën in de tropische en subtropische gebieden. En terecht, want een groot deel van de biodiversiteit van de oceanen is in en rondom deze riffen te vinden. Snorkelen boven koralen, vaak omringd door vissen en andere dieren, is een ervaring om nooit te vergeten. Veel minder bekend zijn diepwater-koraalriffen, die zowel in de tropen als binnen de poolcirkel te vinden zijn (Roberts *et al.*, 2006). Vooral uit het Caribische gebied en het noordoostelijke deel van de Atlantische Oceaan zijn er veel voorbeelden van bekend. De koralen in deze riffen zijn kleurloos omdat symbiose met de kleurige dinoflagellaten hier niet mogelijk is zonder zonlicht. Hoewel de riffen hierdoor minder snel groeien, bieden ze wel een tijdelijk of permanent onderdak aan tal van andere organismen. Daarmee zijn ze belangrijke centra van biodiversiteit in de diepere delen van de oceaan. Dergelijke riffen zijn ook in het fossiele bestand aange troffen.



Fossiele diepwater-koraalriffen

Fossiele koraalriffen gevormd in de diepere delen van de oceaan beneden de zone waar fotosynthese mogelijk is, zijn niet heel algemeen, maar ze zijn er wel! Denk bijvoorbeeld aan het Mediterrane gebied waarvan diepwaterkoralen vanaf het Mioceen bekend zijn, zoals uit Italië, Griekenland, Frankrijk en Spanje (Taviani *et al.*, 2005; Vertino *et al.*, 2019). Dat ze niet zo algemeen bekend zijn als moderne diepwaterriffen komt doordat ze moeilijk herkend worden, maar ook doordat diepgelegen sedimenten alleen bij flinke tektonische opheffing aan of dichtbij het aardoppervlak komen, zoals het geval is in Nieuw-Zeeland en het Mediterrane gebied.

Tot de beste bewaarde fossiele diepwater-riffen behoren riffen uit het vroege Paleoceen (midden-Danien) van Zweden en Denemarken. Eén daarvan is relatief goed bestudeerd: de fauna uit de Faxe-steengroeve in zuidelijk Denemarken (Afb. 1).

Faxe in Denemarken

Het destijds heuvelachtige rifecosysteem van Faxe (Afb. 2) is één van de bekendste fossiele diepwater-riffen. Het bestaat uit koralen die niet in symbiose leefden met algen genaamd dinoflagellaten, bryozoën en een bijbehorende gevarieerde fauna (Lauridsen *et al.*, 2012). De kalksteensedimenten behoren tot de Faxe Formatie. De rifheuvels zijn minstens 40 m dik en enkele kilometers breed en

kwamen voor op en langs onderzeese hoogten. De naast elkaar gelegen koraal- en bryozoënhuvels vertegenwoordigen twee verschillende carbonaat-producerende ecosystemen met een zeer dynamisch samenspel tijdens hun ontwikkeling. Ten minste zes opeenvolgende groeifasen zijn bekend. De groeiperiode van een koraalheuvel is ongeveer 300,000 jaar, met een gemiddelde verticale aangroei van 13 cm per 1000 jaar (Bjerager *et al.*, 2018). Uit hun koraalsamenstelling valt af te leiden dat de heuvels waarschijnlijk op een diepte van 200 tot 400 m groeiden (Lauridsen & Bjerager, 2014).

De belangrijkste heuvelvormende koraalsoort is *Dendrophyllia candelabrum* Henning, 1899, gevolgd door *Fakephyllia faxoensis* en de zeldzame *Oculina becki* Nielsen, 1922 (Lauridsen & Bjerager, 2014). De vertakkende groeivorm van deze koralen creëerde uitstekende leef- en voedselomgevingen voor een zowel qua aantal als qua diversiteit rijke fauna aan ongewervelde dieren. De mate van diagenese varieert sterk in de Faxe Formatie: van een hoge mate door het oplossen van aragonitische schelpen en de bijbehorende calcietafzettingen tot vrijwel nihil bij onaangetaste koraalkalksteen. Recentelijk is een gedetailleerde studie voltooid van de zogenaamde Baunekulefacies, een speciaal type licht geconsolideerde koraalfacies met een buitengewoon goed bewaard gebleven oorspronkelijke en zeldzame aragonitische fauna (Lauridsen & Bjerager, geaccepteerd). Deze facies bestaat uit een autochtone fauna van 220 soorten, gedomineerd door kleine (minder dan 5 mm grote) gastropoden, serpuliden, tweekleppigen en brachiopoden. Meer dan 80% van de bestudeerde soorten is niet bekend uit andere afzettingen uit het midden-Danien. De fauna leefde tussen dode koraalfragmenten op een flank van een groeiende *Dendrophyllia*-koraalheuvel die fungeerde als substraat en schuilplaats. Tot de dieren behoorden filtrerende organismen, vastgehechte soorten, parasieten en actief bewegende soorten die zich te goed deden aan prooidieren, organisch materiaal en bacteriële matten.

De fossiele en de moderne Noord-Atlantische koudwater-koraalecosystemen lijken qua ecologie enorm op elkaar. In de Danien-tijd in het Faxe-gebied zijn er aanwijzingen voor



AFBEELDING 2. | Boven een sfeerimpressie van een vroege avond in 2014 in de Faxe-steengroeve en onder een kalksteenheuveltje met veel octokoralen (onderste uit Klompmaker *et al.*, 2016). Foto's: Adiël Klompmaker.

complexe interacties tussen primaire producenten, hydrodynamische omstandigheden en de beschikbaarheid van nutriënten. De fossiele koudwater-koraalheuvels fungeerden waarschijnlijk als hotspots voor diversiteit op het continentale plat.

Fauna

De fauna is zeer divers met enkele honderden soorten macrofossielen. Denk aan de eerdergenoemde koralen en bryozoën, maar ook aan gastropoden, tweekleppigen, brachiopoden, nautilussen, decapoden, isopoden, zee-pokken, sponzen, zee-egels, zeelelies, wormen en haaien- en krokodillentanden (Afb. 3; Damholt *et al.*, 2010; Lauridsen & Bjerager, geaccepteerd). Sommige groepen organismen zijn beter bestudeerd dan andere. Hier behandelen we kort soortenrijke groepen zoals de koralen, gastropoden, bivalven en brachiopoden. Tot slot behandelen we de decapoden in meer detail.

Koralen

Goed bewaard gebleven koudwater-koralen zijn relatief zeldzaam in het fossielenbestand. Dit komt deels door het lage fossilisatiepotentieel van de overwegend aragonitische koralen, maar ook doordat koraalecosystemen in diepe wateren een geologisch jonge ontwikkeling zijn (Lauridsen en Bjerager, 2014). De koralen uit Faxé komen in verschillende vormen van bewaring voor, als gerekristalliseerde exemplaren en als afdrukken van de binnen- en buitenkant. De koralen worden in levenspositie aangetroffen als grote kolonies en als afgebroken takken. In de Baunekule-facies is de koraalfauna divers (26 soorten) en bestaat uit Scleractinia, octocorallen en stylasterines (Lauridsen & Bjerager, 2014). De heuvelvormende koralen *D. candellabrum*, *F. faxoensis* en *O. becki* vormden de basis voor dit diverse ecosysteem.

Gastropoden (slakken)

Fossiele slakken uit de Boven-Krijt en Danien-kalkafzettingen in Noord-Europa zijn meestal zeldzaam doordat hun voornamelijk aragonitische kalkschalen makkelijk oplossen. Er kunnen echter gastropoden worden aangetroffen als afdrukken in sedimenten die zijn verhard vóór het oplossen van aragonietkalkschaal. De aanwezigheid van gastropoden in Faxé is ook indirect af te leiden door het voorkomen van boorgaten in bijvoorbeeld de

kalkschaal van tweekleppigen en brachiopoden. De rijke en goed bewaarde gastropodenfauna in het fossiele koudwater-koraalheuvelcomplex van Faxé is daarom een zeldzaamheid en zeer belangrijk voor het begrijpen van de evolutie en het naast elkaar leven van gastropoden op de koudwaterkoraalheuvels (Lauridsen & Schnetler, 2014). In de Baunekule-facies is de gastropodenfauna buitengewoon rijk en goed bewaard gebleven, vaak met behoud van de meest delicate morfologische kenmerken. Bekend zijn bijna 100 soorten die worden gedomineerd door gastropoden ter grootte van een millimeter met een voorkeur voor hard substraat (Lauridsen & Bjerager, geaccepteerd).

De gastropodenfauna is erg belangrijk voor evolutionaire studies van fossiele en moderne gastropoden op koudwater-koraalheuvels. Veel van de geslachten zijn niet eerder gevonden in het Danien. Geen van de gastropodensoorten uit de Baunekule-facies is bekend uit het Krijt (Lauridsen & Schnetler, 2014). De fauna is vergelijkbaar met gastropoden op moderne koudwater-koraalheuvels in de Noord-Atlantische Oceaan. De diverse en nogal ongebruikelijke gastropodenfauna van de Baunekule-facies is daarom ongetwijfeld verbonden met de evolutie van koudwater-koraalecosystemen.

Bivalven (tweekleppigen)

De tweekleppigen van de Baunekule-facies worden vertegenwoordigd door 19 soorten, waarvan er drie erg veel voorkomen en zes algemeen zijn (Lauridsen & Bjerager, geaccepteerd). Veel van de soorten zijn al bekend uit andere kalkstenen in Noord-Europa, en geen enkele soort komt uitsluitend voor in het ecosysteem van koudwaterkoralen.

Brachiopoden (armpotigen)

De brachiopoden in de Faxé Formatie worden bijna volledig gedomineerd door *Obliquorhynchia flustracea* (von Buch, 1834), die aanwezig is in alle koraalheuvels (Schröder *et al.*, 2018). Deze soort komt alleen samen met de koraal *D. candellabrum* voor. *Obliquorhynchia* zit los of vastgehecht tussen de takken van de koraalkolonie, gewoonlijk met de schelpopening naar beneden gericht en vastgehecht met een steel (Schröder *et al.*, 2016). In totaal komen 16 brachiopodensoorten voor in de Baunekule-facies, maar ze zijn allemaal van ondergeschikt belang in vergelijking met *O. flustracea* (Lauridsen & Bjerager, geaccepteerd).

Decapoden (tienpotigen)

Een belangrijke component van deze diepwater-riffen zijn tienpotige kreeftachtigen, oftewel decapoden (krabben, kreeften en garnalen). Compleet zijn ze zo goed als nooit, want de pootdelen en de carapax vinden we apart. De carapaxen, die diagnostisch zijn op soortniveau, zijn echter goed bewaard in drie dimensies en soms met schaal. De bestudering van deze beesten uit Faxé is al circa 200 jaar gaande en dus is de taxonomie van deze beesten behoorlijk goed bekend. Tot op heden zijn er 16 soorten krabben, 4 hurkkreeften, 2 heremietkreeften en wellicht 2 echte kreeften gedocumenteerd (Jakobsen & Collins, 1997; Damholt *et al.*, 2010; Jakobsen *et al.*, 2020). De verwachting is dat hier weinig nieuwe soorten meer te ontdekken zijn.

In de zomer 2014 waren de auteurs in Faxé aanwezig, eerst als onderdeel van een veldcursus en later om zelf decapoden te verzamelen, zij het niet voor taxonomisch onderzoek. Op diverse plaatsen in de groeve heeft AAK dagenlang verzameld om zoveel mogelijk verschillende leefomgevingen van decapoden binnen het koraalbryozoën-rifecosysteem te bemonsteren. Zo werd er verzameld in een dicht netwerk van Scleractinia-koralen, een evenzo dicht netwerk van bryozoën, een combinatie van Scleractinia-koralen en bryozoën met meer ruimte ertussen en een plaats waar niet de Scleractinia-koralen dominant waren maar een andere groep koralen, genaamd de octokoralen. De conclusie na dagenlang verzamelen, weken van prepareren en identificeren was dat de diversiteit het hoogste is op de hierboven als derde genoemde plaats. Dat is goed te begrijpen aangezien dit submilieu in Faxé voor decapoden relatief veel variatie en levensruimte bood.

Naast het onderzoeken van het Faxé-ecosysteem hielden de auteurs zich bezig met de kwestie hoe de Faxé-decapoden zich verhouden tot de fossiele fauna's





AFBEELDING 3. | Een impressie van Paleocene (midden-Danien) fossielen uit de Faxe-steengroeve. A. Koraal: Faksephyllia faxoensis (Lyell, 1837). B. Bryozoa (mosdierpjes). C. Zelelietengels: Isselicrinus paucicirrus (Nielsen, 1913). D. Tweekleppige: Spondylus faxensis (Steenstrup, 1847). E. Gastropode: Scaphella faxensis (Ravn, 1902). F. Zee-egel: Temnocidaris danica Desor, 1855. G. Nautilus; Danathuroidea fricator (Beck in Lyell, 1835). H. Krab: Dromiopsis elegans Reuss, 1859. I. Hurkkreeft: Galathea strigifera von Fischer-Benzon, 1866. J. Spons: Scyphia Oken, 1815. K. Haaientand: Cretalamna appendiculata Agassiz, 1843. L. Wormkoker: Pyrgopolon de Montfort, 1808. M. Brachiopode: Crania tuberculata Nilsson, 1826. Foto's door Sten Jakobsen, behalve H & I (Adiël Klompmaker in Klompmaker et al. (2016)). F & G uit Bonde et al. (2008), auteursrecht auteurs inclusief Sten Jakobsen. Maatbalkje = 50 mm voor A, E, F, G en J; 10 mm voor de rest.

elders in Europa, maar dan die van ondiepe, warmwater-riffen. De soorten- en geslachtsrijkdom is in Faxe een stukje lager dan in fossiele decapoden-fauna's uit Nederland, Italië en Spanje. Dat kennen we ook van nu nog levende koraalriffen, waarin meer decapoden leven in de warme, ondiepere variant. De koralen in diepe riffen groeiden langzamer, waardoor er voor decapoden waarschijnlijk minder voedsel beschikbaar was en minder brokken om onder of achter te schuilen.

De grootte van de Faxe-decapoden, gemeten naar de breedte van de carapaxen, verschilde soms niet van die van decapoden uit andere vindplaatsen. Soms bleken de Faxe-decapoden echter groter, vooral bij vergelijking van soorten van dezelfde geslachten. Misschien heeft dit te maken met de fysiologie van deze beesten: in diepe, koude wateren worden ze later volwassen en leven ze langer, waardoor ze wellicht groter konden worden.

Bovendien zijn er minder roofvissen in diepere wateren, zodat meer decapoden er ouder én groter kunnen worden.

Tenslotte onderzochten we de grootte van de oogkassen van twee op de bodem levende soorten van het geslacht *Caloxanthus* A. Milne-Edwards, 1864. De één komt uit Faxe en de andere uit een veel ondieper rif uit het midden-Krijt van Spanje. De carapaxen van deze soorten zijn overigens nauwelijks te onderscheiden, wat ook terug te zien is aan de soortennamen: *Caloxanthus ornatus* (von Fischer-Benzon, 1866) voor die uit Denemarken en *C. paraornatus* Klompmaker *et al.*, 2011, voor de Spaanse voorloper ervan. De oogkassen zeggen iets over de grootte van de ogen: hoe groter de oogkas, des te groter het oog. Tot onze verrukking bleken bij decapoden van vergelijkbare grootte de individuen uit Denemarken iets grotere oogkassen te hebben! De mogelijke reden daarvoor is dat grotere ogen meer licht op kunnen vangen en dus meer kunnen zien in de veel donkerdere omgeving in Faxe, vergeleken met het ondiepe warmwater-rif in Spanje. De publicatie van deze decapodenstudie verscheen een paar jaar na het veldwerk (Klompmaker *et al.*, 2016) en is gratis toegankelijk.

Tenslotte

De ontsluitingen in Faxe zijn al enkele honderden jaren bekend en veel belangrijk taxonomisch werk is reeds verricht. In de afgelopen 10 jaar is er echter enorm veel paleontologisch onderzoek gedaan op zowel taxonomisch, paleoecologisch en stratigrafisch gebied. En er is nog meer onderzoek gaande. Dit komt deels doordat de steengroeve al ten minste 50 jaar vrij toegankelijk is voor eenieder, te voet wel te verstaan. Mocht u eens in de buurt van Faxe zijn, dan is een bezoek aan het Geomuseum Faxe aan de rand van de steengroeve en één of meerdere dagen fossielen zoeken in de groeve zeer de moeite waard.

REFERENTIES

- Bjerager, M., Sheldon, E. & Lauridsen, B.W., 2018. Mound-forming cold-water corals and bryozoans in the Early Palaeocene of Denmark. *Sedimentology* 65, pp. 1331–1353.
- Bonde, N., Andersen, S., Hald, N. & Jakobsen, S.L. 2008. Danekræ–Danmarks bedste fossiler. Gyldendal, Denmark.
- Damholt, T., Rasmussen, A. & Rasmussen, L., 2010. Fossiler fra Faxe Kalkbrud. Geomuseum Faxe, Faxe.
- Jakobsen, S.L. & Collins, J.S.H., 1997. New Middle Danian species of anomuran and brachyuran crabs from Fakse, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 44, pp. 89–100.
- Jakobsen, S.L., Fraaije, R.H.B., Jagt, J.W.M. & Van Bakel, B.W.M., 2020. New early Paleocene (Danian) paguroids from deep-water coral/bryozoan mounds at Faxe, eastern Denmark. *Geologija* 63, pp. 47–56.
- Klompmaker, A.A., Jakobsen, S.L. & Lauridsen, B.W., 2016. Evolution of body size, vision, and biodiversity of coral-associated organisms: evidence from fossil crustaceans in cold-water coral and tropical coral ecosystems. *BMC Evolutionary Biology* 16, 132 (14 pp.).
- Lauridsen, B.W. & Bjerager, M., 2014. Danian cold-water corals from the Baunekule facies, Faxe Formation, Denmark – a rare taphonomic window of a coral mound flank habitat. *Lethaia* 47, pp. 1–19.
- Lauridsen, B.W. & Bjerager, M., geaccepteerd. The fauna of a Danian fossil Lagerstätte from the cold-water coral mound complex at Faxe, Denmark. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Lauridsen, B.W. & Schnetler, K.I., 2014. A catalogue of Danian gastropods from Baunekule Facies, Faxe Formation, Denmark. *Geological Survey Denmark Greenland Bulletin* 32, pp. 1–117.
- Lauridsen, B.W., Bjerager, M. & Surlyk, F., 2012. The middle Danian Faxe Formation – new lithostratigraphic unit and a rare taphonomic window into the Danian of Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 60, pp. 47–60.
- Roberts, J.M., Wheeler, A.J. & Freiwald, A., 2006. Reefs of the deep: the biology and geology of cold-water coral ecosystems. *Science* 312, pp. 543–547.
- Schröder, A.E., Lauridsen, B.W. & Surlyk, F., 2016. Obliquorhynchia (gen. nov.): an asymmetric brachiopod from the middle Danian Faxe Formation, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 64, pp. 97–109.
- Schröder, A.E., Lauridsen, B.W. & Surlyk, F., 2018. Ecophenotypic asymmetry in the middle Danian brachiopod Obliquorhynchia fluhracea caused by adaptation to attachment on the coral Dendrophyllia candelabrum. *Lethaia* 51, pp. 86–95.
- Taviani, M., Freiwald, A. & Zibrowius, H., 2005. Deep coral growth in the Mediterranean Sea: an overview, in: Freiwald, A., Roberts, J.M. (Eds.), *Cold-Water Corals and Ecosystems*, Erlangen Earth Conference Series. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, pp. 137–156.
- Vertino, A., Taviani, M. & Corselli, C., 2019. Spatio-temporal distribution of Mediterranean cold-water corals, in: Orejas, C., Jiménez, C. (Eds.), *Mediterranean Cold-Water Corals: Past, Present and Future, Coral Reefs of the World*. Springer International Publishing, Cham, pp. 67–83.

