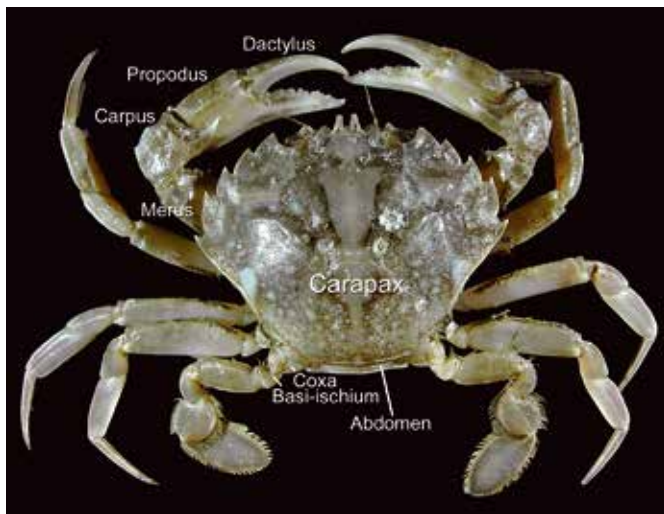


# Decapoda (kreeften en krabben) uit het Krijt,

## een schat aan fossiele tienpotigen in de Spaanse zon

door Adiël A. Klompmaker<sup>1,2</sup>  
adielklompmaker@gmail.com; website: www.adielklompmaker.com

In juni 2008 was het zover. René Fraaije had via een Spaanse collega uit Barcelona gehoord over de aanwezigheid van fossiele tienpotigen (Decapoda), zoals kreeften en krabben (afb. 1), in verlaten steengroeves in Noord-Spanje. In augustus zou ik beginnen met mijn promotiestudie aan de Kent State University (Ohio, V.S.) en wellicht konden de eventuele vondsten een start zijn voor dit onderzoek.



Afb. 1. Anatomie van een huidige (zwem)krab uit België: *Liocarcinus vernalis*. Zowel kreeften, garnalen als krabben hebben tien poten.  
Bron: Hans Hillewaert.

Ongeveer 50 km ten zuiden van San Sebastián, in Baskenland, ligt het plaatsje Alsasua. Net ten noorden daarvan bezochten we de oude Monte Orobe-steengroeve die al in de jaren '40 fossiele krabben opleverde. Enig veldwerk in 2008 in de groeve resulteerde in enkele al beschreven krabben. Van de andere groeves was in de literatuur niets bekend. Een kleine groeve dichtbij Alsasua leverde ook niet veel op. Dat veranderde helemaal toen we met onze Spaanse collega Pedro Artal de verlaten steengroeve Koskobilo bezochten (afb. 2 en 3), want binnen enkele uren hadden we twee nieuwe soorten gevonden. Een promotieproject was geboren, mede omdat René zijn materiaal

bijzonder hulpvaardig voor de studie aanbood.

In de zomer van 2009 keerden we terug, tezamen met onder meer Barry van Bakel, Yvonne Coole en de Amerikanen Rodney Feldmann en Carrie Schweitzer, en bezochten we ook kort de nog actieve Olazagutía-steengroeve. Ook dit veldseizoen kwamen vele nieuwe decapoden tevoorschijn (Decapoda is de Griekse naam voor de zogeheten tienpotigen: een orde van geleedpotige (meestal zee-)dieren, zoals kreeften, krabben en garnalen). In 2010 verzamelden we weinig nieuwe soorten, maar verzamelde de auteur wel heel systematisch op verschillende locaties in de steengroeve. De schat aan decapoden, gevonden tussen 2008 en 2010, bleek voldoende voor een groot gedeelte van het proefschrift.

### Ouderdom en de decapodenfauna

De ouderdom van de rifkalkstenen van het Aldoirar patch rif (Eguino Formatie, Albeniz Unit) in de Koskobilo-steengroeve bleek lang een puzzel. In het verleden werd de ouderdom geschat op periodes uit het Midden-Krijt, zoals het Cenomaan en het Albien/Cenomaan. Een ammoniet gevonden in 2010 door Yvonne in de steengroeve bleek cruciaal voor een nauwkeurigere ouderdomsbepaling. Na een review van de literatuur en determinatie van deze ammoniet konden de gesteenten aan het Boven-Albien toegewezen worden.

Naast 1100 fossiele individuen (rugschilden of dorsale carapaxen) aan Decapoda werden ook koralen, brachiopoden, bivalven, algen, sponzen, rudisten, foraminifera, zee-egels, gastropoden, bryozoën, ostracoden en dus een ammoniet gevonden. Resten van vertebraten zoals vissen(tanden) zijn onbekend.

De decapodenfauna bestaat uit resten van Brachyura (krabben) en Anomura zoals heremietkreeften (Paguroidea) en 'hurk'kreeften (squat lobsters, Galatheoidea) (tabel 1 en afb. 4). Qua soortenrijkdom zijn er meer krabben dan Anomura (58 vs 42%), en dat geldt ook voor de individuen (~53 vs 47%) op basis van carapaxen. Garnalen en echte kreeften (vaak een langere of rechte staart en een ander patroon aan groeven op de carapax ten opzichte van Anomura) zijn tot dusver niet gevonden. Voor garnalen is dat vreemd omdat ze tegenwoordig algemeen voorkomen in koraalriffen (mogelijk is dit voor Koskobilo veroorzaakt door de geringe kans op fossilisatie omdat hun uitwendige skelet relatief weinig kalk bevat). Echte kreeften zijn in huidige riffen nauwelijks aanwezig. In de steengroeve werden dertien al bekende soorten gevonden, voornamelijk beschreven van de

qua gesteente en ouderdom vergelijkbare Monte Orobe-groeve. Door het vele veldwerk kwamen er echter maar liefst 25 nieuwe soorten bij, een waar paradijs voor paleontologen. Ook werden er twaalf nieuwe geslachten en twee nieuwe families gevonden. Dat leidde in de afgelopen jaren tot een stroom aan publicaties.



Afb. 2. Het vindplaatsgebied in Spanje (links) en drie steengroeves in de buurt van Alsasua waaronder Koskobilo (rechts). Gewijzigd naar Klompmaker, 2013: Fig. 1.



Afb. 3. De zuidzijde van de verlaten steengroeve Koskobilo waar een enorme diversiteit aan tienpotigen is gevonden.

## Bijzonderheden uit de fauna

Wat zijn de meest aansprekende tienpotigen van deze fauna? Eén van de als eerste gevonden nieuwe soorten is *Gastrodorus cretahispanicus* (afb. 4C). Deze raadselachtige decapode is toegewezen aan een nieuwe superfamilie, de Gastrodoroidea. De soort uit Spanje bleek de eerste soort uit het Krijt te zijn; alle eerder bekende soorten uit deze superfamilie kwamen uit de Jura van Europa. De krab *Eodromites grandis* (4D) was eerder alleen bekend uit de Jura, maar nu ook uit het Krijt. De vier nieuwe soorten van *Laeviprosopon* zijn de jongst bekende soorten van dit krabbengeslacht. Qua heremietkreeften zijn er carapaxen van drie soorten gevonden, waaronder *Mesoparapylocheles michaeljacksoni* (afb. 4E). Inderdaad... vernoemd naar Michael Jackson, die overleed in de periode van het veldwerk van 2009, toen individuen van deze soort werden gevonden. De ontdekking hiervan haalde groots het nieuws in Nederland en ook in de V.S.

Gloednieuw onderzoek, ditmaal op basis van goed gefossiliseerde staartgedeeltes, laat zien dat er nog twee heremietkreeften in het Aldoirar-rif leefden. Wellicht de meest bijzondere ontdekking is die van de oudste spinkrabben ter wereld, *Cretamaja granulata* (afb. 4B) en *Koskobilius postangustus*. De groep van de spinkrabben (Majoidea) bestaat tegenwoordig uit een kleine 1000 soorten. Deze ontdekking haalde tot mijn verbazing

| Decapod taxon (Infraorde Anomura)                                 | Afb. 4 |
|---|--------|
| <i>Annuntidiogenes worfi</i> (Fraaije et al., 2009)               |        |
| <i>Cretatrizocheles olazagutiensis</i> (Fraaije et al., 2012)     |        |
| <i>Mesoparapylocheles michaeljacksoni</i> (Fraaije et al., 2012)  | E      |
| <i>Pylochelitergites sp1</i> (Fraaije et al., in druk)            |        |
| Heremietkreeft, nieuw geslacht en soort (Fraaije et al., in druk) |        |
| <i>Eomunidopsis navarrensis</i> (Van Straelen, 1940)              |        |
| <i>Eomunidopsis aldoirarensis</i> (Klomp maker et al., 2012a)     |        |
| <i>Eomunidopsis orobensis</i> (Ruiz de Gaona, 1943)               | I      |
| <i>Hispanigalatheia pseudolaewis</i> (Klomp maker et al., 2012a)  |        |
| <i>Hispanigalatheia tuberosa</i> (Klomp maker et al., 2012a)      |        |
| <i>Paragalatheia multisquamata</i> (Vía Boada, 1981)              |        |
| <i>Paragalatheia ruizi</i> (Van Straelen, 1940)                   | H      |
| <i>Paragalatheia straeleni</i> (Ruiz de Gaona, 1943)              |        |
| galatheoid (Klomp maker et al., 2012a)                            |        |
| <i>Nycteripteryx rostrata</i> (Klomp maker et al., 2012a)         |        |
| <i>Gastrodorus cretahispanicus</i> (Klomp maker et al., 2011b)    | C      |

Tabel 1. De Decapoda bekend uit rifkalkstenen uit het Midden-Krijt (Boven-Albien) van de Koskobilo-steengroeve in Noord-Spanje. De letters in de tweede kolom verwijzen naar de afbeeldingen 4A t/m 4I.

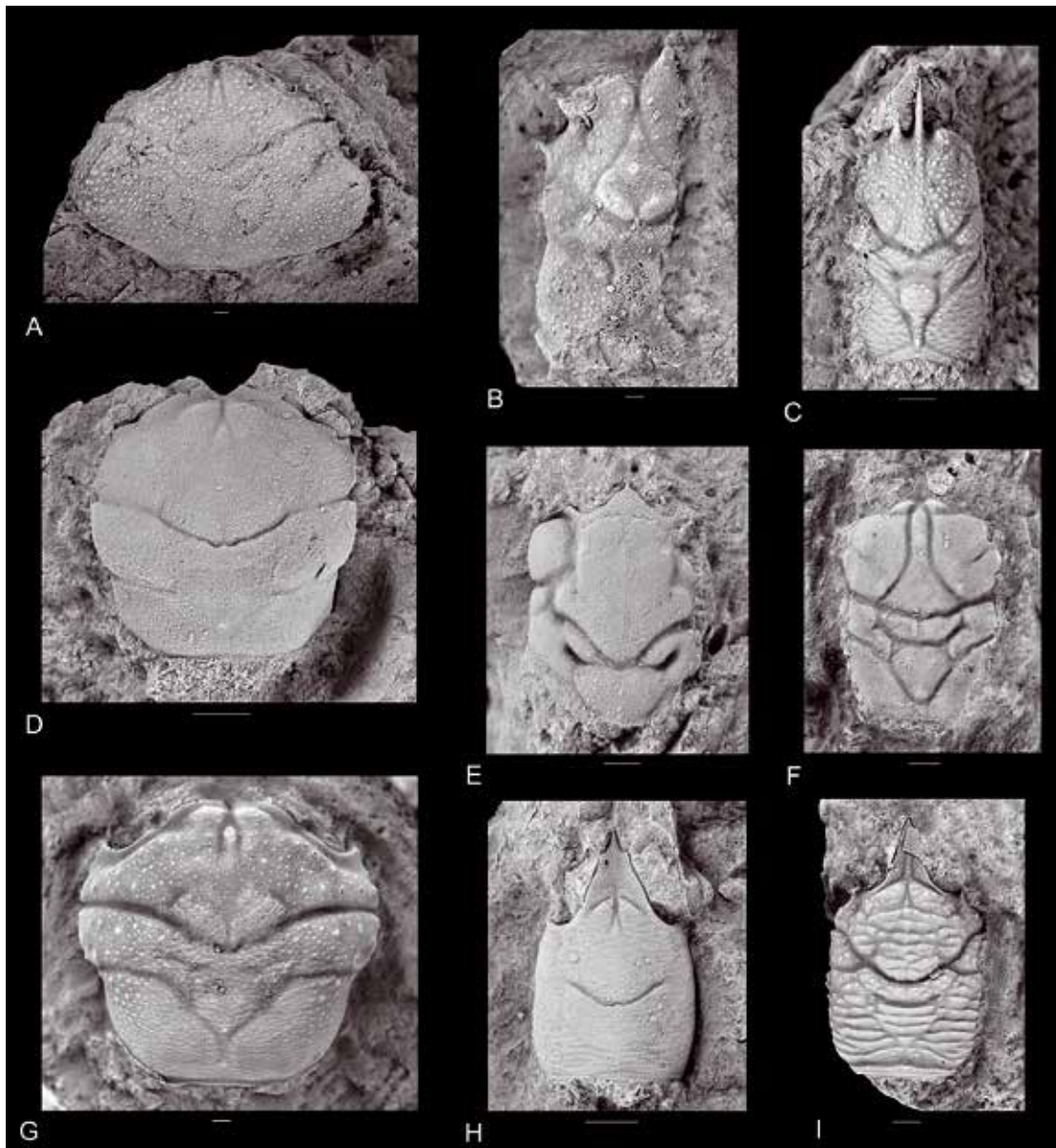
wederom behoorlijk het nieuws in de V.S. na publicatie op LiveScience.com naar aanleiding van een persbericht. Verder zijn er krabbensoorten vernoemd naar René Fraaije (*Distefania renefraaijei*) (afb. 4A), de Spaanse decapodenspecialist Pedro Artal (Navarradromites pedroartali) en mijn ouders (*Laeviprosopon edoi* (afb. 4F) en *Navarrara betsieae*).

## Biodiversiteit en koralen

Wat is de wetenschappelijke betekenis van die 38 soorten uit Koskobilo? Daarvoor moet dit aantal vergeleken worden met andere vindplaatsen in Krijt-gesteente. Na vele uren speurwerk in de literatuur rolde er een overzicht uit van vindplaatsen met minimaal tien soorten (afb. 5). Daaruit blijkt dat de Koskobilo-steengroeve op dit moment de rijkste vindplaats voor Decapoda uit het Krijt is, gevolgd door de ENCI-steengroeve in Zuid-Limburg. Daar worden vooral veel decapoden gevonden in de Meerssen Member, waar ook relatief veel koralen te vinden zijn. Drie van de vier soortenrijkste vindplaatsen uit het Krijt zijn geassocieerd met koralen. Wordt gekeken naar formaties uit het Krijt, dan is nog steeds hetzelfde beeld te zien: riffen en een hoge biodiversiteit aan Decapoda gaan hand in hand. Komt dat omdat tienpotigen hier beter bewaard blijven? Nee, de resten van de decapoden zijn niet goed bewaard in Koskobilo: er is geen enkel individu gevonden waarbij de poten nog aan de carapax vastzitten en ook zit het ventrale gedeelte nooit vast aan de carapax. Waarschijnlijk hangt de hoge diversiteit samen met de ecologie, want in riffen is veel voedsel te vinden en ze bieden een goede

| Decapod taxon (Infraorde Brachyura)                             | Afb. 4 |
|---|--------|
| <i>Faksecarcinus koskobiloensis</i> (Klomp maker et al., 2011a) |        |
| <i>Graptocarcinus texanus</i> (Roemer, 1887)                    |        |
| <i>Etyxanthosia fossa</i> (Wright & Collins, 1972)              |        |
| <i>Caloxanthus paraornatus</i> (Klomp maker et al., 2011a)      |        |
| <i>Navarrara betsieae</i> (Klomp maker, 2013)                   |        |
| <i>Viaia robusta</i> (Artal et al., 2012)                       |        |
| <i>Distefania incerta</i> (Bell, 1863)                          |        |
| <i>Distefania renefraaijei</i> (Klomp maker et al., 2012b)      | A      |
| <i>Eodromites grandis</i> (von Meyer, 1857)                     | D      |
| <i>Goniodromites laevis</i> (Van Straelen, 1940)                | G      |
| <i>Laeviprosopon crassum</i> (Klomp maker, 2013)                |        |
| <i>Laeviprosopon hispanicum</i> (Klomp maker, 2013)             |        |
| <i>Laeviprosopon planum</i> (Klomp maker, 2013)                 |        |
| <i>Laeviprosopon edoi</i> (Klomp maker, 2013)                   | F      |
| <i>Navarradromites pedroartali</i> (Klomp maker et al., 2012b)  |        |
| <i>Acareprosopon bouvieri</i> (Van Straelen, 1944)              |        |
| <i>Rathbunopon obesum</i> (Van Straelen, 1944)                  |        |
| <i>Navarrahomola hispanica</i> (Artal et al., 2012)             |        |
| <i>Cretamaja granulata</i> (Klomp maker, 2013)                  | B      |
| <i>Koskobilius postangustus</i> (Klomp maker, 2013)             |        |
| <i>Glyptodynamene alsasuensis</i> (Van Straelen, 1944)          |        |
| <i>Albenizus minutus</i> (Klomp maker, 2013)                    |        |





Afb. 4. Een deel van de carapaxen van de Decapoda gevonden in de Koskobilogroeve. A. *Distefania renefraaijei* (krab) B. *Cre-tamaja granulata* (oudste spinkrab). C. *Gastrodorus cretahispanicus* (Anomura). D. *Eodromites grandis* (krab). E. *Mesoparapylocheles michaeljacksoni* (heremietkreeft vernoemd naar Michael Jackson). F. *Laeviprosopon edoi* (krab). G. *Goniodromites laevis* (krab). H. *Paragalathea ruizi* (hurkkreeft). I. *Eomunidopsis orobensis* (hurkkreeft). Maatbalkjes zijn 1,0 mm breed. Gewijzigd naar Klompmaker et al. 2011b, 2012a, 2012b; Klompmaker, 2013. Zie ook tabel 1.

automatisch ook meer soorten, maar als ook daarvoor wordt gecorrigeerd is de diversiteit in de boundstone-zone nog steeds hoger. Hieruit kunnen we concluderen dat de koralen zeker meer bescherming boden aan de decapoden en misschien ook meer voedsel leverden ten opzichte van andere sites. Daarnaast komen op deze locatie soorten voor die tot op heden nergens anders gevonden zijn. Omdat er dus verschillende habitats

schuilplaats tegen rovers. Tegenwoordig zijn in riffen ook relatief veel decapoden te vinden, evenals bij rotsachtige kusten.

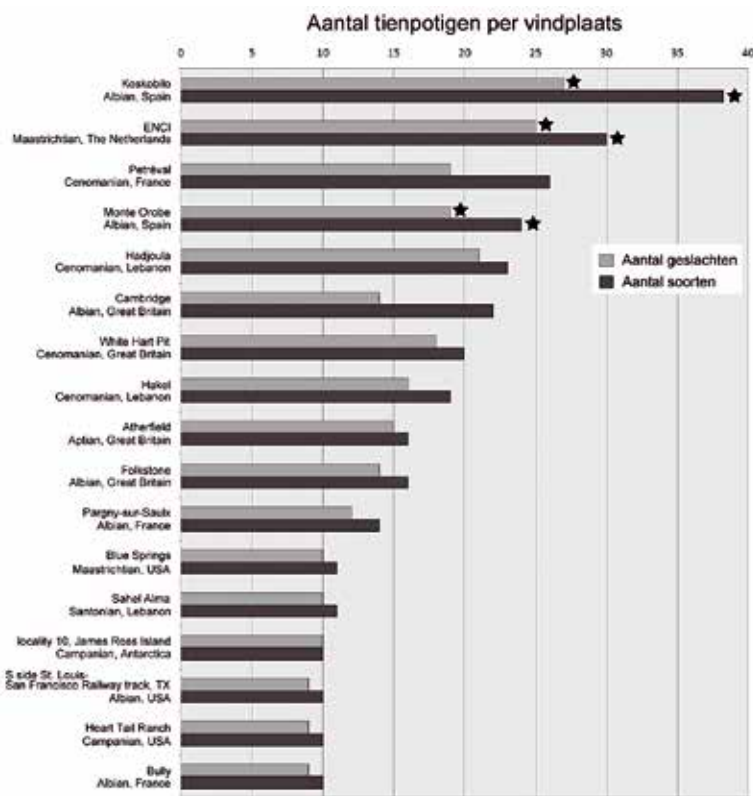
De reden voor de hoge diversiteit in Koskobilo hangt waarschijnlijk niet alleen samen met het vele voedsel en de schuilplaatsen, maar ook met de diversiteit aan habitats binnen het rif. De steengroeve bleek een ideale plaats te zijn om dat te onderzoeken, want een studie aan de kalkgesteenten laat zien dat er drie habitats aanwezig zijn (afb. 6). In het noorden van de groeve is een zone met kalkmodder (wackestones), waarin weinig decapoden en andere fossielen zijn gevonden. In het midden tot zuiden komen floatstones voor, waarin aanmerkelijk meer fossielen te vinden zijn (zoals geobserveerd in brokken steen, acetaat-peels en slijpplaatjes). Vooral resten van sponzen en algen zijn algemeen. In het zuidelijkste puntje van de groeve vinden we ten slotte een netwerk van in situ massieve koloniale, maar vooral vertakkende koralen, de zogenaamde boundstone-zone.

Uit veldwerk in 2008 en 2009 bleek al dat er in de twee laatste zones relatief veel decapoden te vinden waren, maar hoeveel precies was onduidelijk. Daarom is in 2010 op drie plaatsen in de floatstone-zone en op één plaats in de boundstone-zone negen uur verzameld om onder meer de soortenrijkdom en het aantal individuen te vergelijken. Hieruit is gebleken dat de site in de boundstone-zone met de vele koralen de meeste individuen en soorten oplevert. Echter, meer individuen betekent bijna

binnen het rif zijn, is de soortendiversiteit waarschijnlijk hoger dan in andere ecosystemen uit het Krijt, zoals in siliciklastische, kalk- en mergelsedimenten.

De vraag is of koralen per definitie een voorwaarde zijn voor een hoge biodiversiteit. Uit onderzoek naar de kern van het Aldoirar rif in de Olazagutia-groeve blijkt dat dit afhankelijk is van het soort koraal. Hier komen voornamelijk koloniale koralen voor die een massief geheel vormen, zonder daarbij ruimte te laten tussen de koralen. Na enkele uren speuren was er nog geen krab te bekennen. Dat staat in schril contrast met de vertakkende koralen in het zuidelijke puntje van Koskobilo. De eerste decapoden in de Olazagutia-steengroeve worden gevonden waar de massieve, koloniale koralen ophouden en overgaan in kalkstenen met veel minder fossielen.

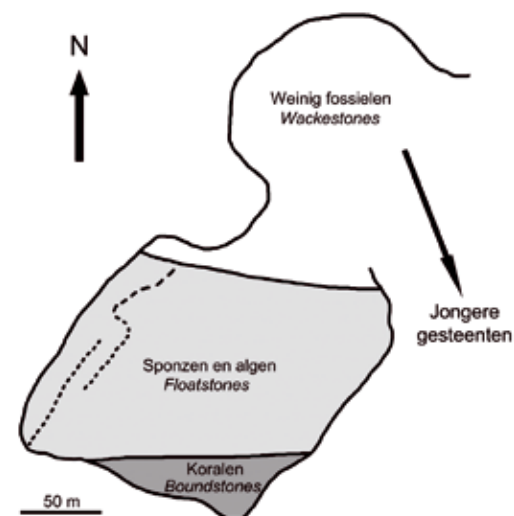
In de floatstone-zone in Koskobilo komt ook een plaats voor waar het zo op het oog wemelt van de fossielen, net zoals op andere plaatsen in deze zone. Dat is vaak een aanwijzing voor het voorkomen van veel decapoden. Na enkele uren hakken kwam er echter maar één decapode tevoorschijn, veel minder dan bij de andere sites in deze zone. Kijken we naar de slijpplaatjes, dan komen er veel rode algen voor waarvan uit het heden bekend is dat ze nogal moeilijk te verteren zijn. Geen lekker voedsel dus en mogelijk de reden waarom tienpotigen hier relatief zeldzaam zijn.



Afb. 5. Wereldwijde soorten- en geslachtsrijke vindplaatsen uit het Krijt. De sterren geven vindplaatsen aan die geassocieerd zijn met koralen. Gewijzigd naar Klompmaker, 2013: Fig. 16.

## Grootte van de decapoden

Omdat er in 2010 tientallen carapaxen per site in de Koskobilogroeve zijn gevonden, kon de grootte van de decapoden vergeleken worden. Daaruit blijkt dat de decapoden die zijn gevonden tussen de koralen statistisch gezien het kleinst zijn op basis van de breedte. Dat komt omdat soorten met een relatief grote maximumgrootte ter plaatse niet veel voorkomen, soorten met een kleine maximumgrootte meer voorkomen en er relatief veel kleine, jonge exemplaren van *Goniodromites laevis* (afb. 4G) te vinden zijn. Ook de meeste, kleine heremietkreeften zijn tussen



Afb. 6. De kalkstenen in de Koskobilo-steengroeve zijn ingedeeld in drie zones met een verschillende fossielinhoud en kalksteenclassificatie. De gesteenten zijn ouder naar het zuiden toe, wat is afgeleid uit de opvulling van brachiopoden en de oriëntatie van gesteentelagen in de nabijgelegen Olazagutia-steengroeve.

deze koralen gevonden. De koralen boden waarschijnlijk een uitstekende bescherming voor de decapoden, zeker voor de heremietkreeften, waarvan een groot deel van het achterlijf niet gecalcificeerd was. Deze kreeften gebruikten waarschijnlijk geen slakkenhuizen als bescherming omdat die in het Aldoirar-rif niet veel voorkwamen, maar in plaats daarvan wellicht koraalbrokken of schelpen. Zo werd een reis op goed geluk in 2008 een waar paradijs voor de wetenschap met als resultaat dat we nu veel meer weten over de biodiversiteit van koraalriffen uit het Krijt vergeleken met andere afzettingen uit deze periode, maar ook over de paleo-ecologie van Decapoda. De schat die in de Spaanse zon is gevonden ligt nu voor een groot gedeelte in het Oertijdmuseum De Groene Poort in Boxtel, maar wellicht is de schatkist nog niet helemaal leeg...

## Erkenningen

Voor hun hulp op diverse manieren wil ik graag de volgende personen bedanken (in alfabetische volgorde): Pedro Artal, Barry van Bakel, Petra van Bakel, Yvonne Coole, Rodney Feldmann, René Fraaije, Thea Fraaije-van Boom, Giuseppe Gulisano, John Jagt, Edo en Betsie Klompmaker, Joseph Ortiz, Cristina Robins, Carrie Schweitzer, Ferenc de Szalay en Neil Wells. De onderzoeken werden gerealiseerd dankzij diverse beurzen, zoals het Molen-graaff Fonds.

1 Florida Museum of Natural History, University of Florida, 1659 Museum Road, Gainesville, Florida 32611-7800, V.S.

2 Kent State University, Department of Geology, Lincoln and Summit Streets, Kent, Ohio 44242, V.S. (oude adres).

## Bronnen:

- Fraaije, R.H.B., Van Bakel, B.W.M., Jagt, J.W.M., Klompmaker, A.A., Artal, P., 2009. A new hermit crab (Crustacea, Anomura, Paguroidea) from the mid-Cretaceous of Navarra, northern Spain. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 61: 13–16.
- Fraaije, R.H.B., Klompmaker, A.A., Artal, P., 2012. New species, genera and a family of hermit crabs (Crustacea, Anomura, Paguroidea) from a mid-Cretaceous reef of Navarra, northern Spain. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 263: 85–92.
- Klompmaker, A.A., 2012. Mesozoic decapod diversity with an emphasis on the Early Cretaceous (Albian) of Spain. Proefschrift, Kent State University, Kent, Ohio, 558 pp.
- Klompmaker, A.A., 2013. Extreme diversity of decapod crustaceans from the mid-Cretaceous (late Albian) of Spain: implications for Cretaceous decapod paleoecology. *Cretaceous Research* 41: 150–185.
- Klompmaker, A.A., Artal, P., Van Bakel, B.W.M., Fraaije R.H.B., Jagt, J.W.M., 2011a. Etyid crabs (Crustacea, Decapoda) from mid-Cretaceous reefal strata of Navarra, northern Spain. *Palaeontology* 54: 1199–1212.
- Klompmaker, A.A., Artal, P., Fraaije, R.H.B., Jagt, J.W.M., 2011b. Revision of the family Gastrodoridae (Crustacea, Decapoda), with description of the first species from the Cretaceous. *Journal of Paleontology* 85: 226–233.
- Klompmaker, A.A., Feldmann, R.M., Robins, C.M., Schweitzer, C.E., 2012a. Peak diversity of Cretaceous galatheoids (Crustacea, Decapoda) from northern Spain. *Cretaceous Research* 36: 125–145.
- Klompmaker, A.A., Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., 2012b. A hotspot for Cretaceous goniodromitids (Decapoda, Brachyura) from reef associated strata of Spain. *Journal of Crustacean Biology* 32: 780–801.
- Klompmaker, A.A., Ortiz, J.D., Wells, N.A., 2013. How to explain a decapod crustacean diversity hotspot in a mid-Cretaceous coral reef. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 374: 256–273.