

Den eocena Furformationen i Danmark: exceptionella bevaringstillstånd har bidragit till att djurs mjukdelar fossiliserats

Amanda Becker Jensen

Examensarbeten i geologi vid Lunds universitet,
kandidatarbete, nr 525
(15 hp/ECTS credits)



Geologiska institutionen
Lunds universitet
2017

**Den eocena Furformationen i
Danmark: exceptionella
bevaringstillstånd har bidragit till att
djurs mjukdelar fossiliserats**

Kandidatarbete
Amanda Becker Jensen

Geologiska institutionen
Lunds universitet
2017

Innehåll

1	Introduktion	7
2	Bakgrund	7
	2.1..1 Diatomiten	8
	2.1.2 Fossilinnehåll	8
	2.1..3 Cemenststen och lermineral	8
	2.2 Klimatet	8
3	Tidigare forskning kring Furformationen	9
	3.1 Färgpigment hos utdöda djur	9
	3.2 Fåglarnas evolution	9
	3.3 Insekter och fiskar som klimatproxys	10
4	Tafonomiska processer som lett till exceptionell bevaring	10
	4.1 Diagenes	10
	4.2 Kalcifiering och fosfatisering	11
	4.3 Leror och Burgess Shale	11
	4.4 Anoxiska miljöer	11
	4.5 Mikrobiella mattor	12
5	Resultat	12
	5.1 Benfiskar (Teleostei)	12
	5.2 Material och metod	12
	5.3 Resultat från SEM och EDS	13
6	Diskussion	13
7	Slutsats	16
8	Tack	16
9	Referenser	16

Den eocena Furformationen i Danmark: exceptionella bevaringstillstånd har bidragit till att djurs mjukdelar fossiliserats

AMANDA BECKER JENSEN

Becker Jensen, A., 2017: Den eocena Furformationen I Danmark: exceptionella bevaringstillstånd har bidragit till att djurs mjukdelar fossiliserats, *Examensarbeten i geologi vid Lunds universitet*, Nr. 525, 17 sid. 15 hp.

Sammanfattning: Furformationen i Danmark är en 54 miljoner år gammal *Konservat-lagerstätte* med ett rikt register av exceptionellt bevarade fossil. Den unika bevaringen bidrar med information som vanligtvis inte förekommer i det fossila arkivet, såsom mjukdelar. Från Furformationen är mjukdelar som hår, hud, fjädrar och ögon kända. De är bevarade i en marin diatomit, antingen som förkolnade avtryck eller som tredimensionellt bevarade ben, varav skeletten är tillplattade. För att exceptionell bevaring ska ske krävs särskilda förhållanden/avsättningsmiljöer. I denna uppsats beskrivs olika tafonomiska processer som kan ha bidragit till den exceptionella bevaringen i Furformationen, samt en sammanfattning av den kunskap som fossil från formationen gett. En undersökning av ett fossilt benfiskexemplar gjordes med hjälp av svepelektronmikroskopering och elementanalys. Sedimentologin i Furformationen tycks ha spelat en stor roll för bevaringen i och med dess innehåll av kalcitkonkretioner och lermineral. Både konkretioner och lermineral är viktiga för bevarandet av mjukdelar. Resultaten av analysen visade att fjällen består avkalciumfosfat, vilket tolkas som att fosfatisering spelat en roll i bevaringen. Periodvisa syrefria/syrefattiga förhållanden under avsättningen förmodas haft stor roll för den exceptionell bevaring genom förhindrande av bioturbation, samt att den kan ha bidragit med långsammare nedbrytningsprocesser. Fossilerna i Furformationen har bidragit med kunskap som omfattar klimatet, utdöda djurs färger, samt fåglarnas och fiskarnas utveckling.

Nyckelord: Furformationen, exceptionell bevaring, fossil, tafonomi, Konservat-lagerstätte

Handledare: Johan Lindgren och Mats Eriksson

Ämnesinriktning: Paleontologi

Amanda Becker Jensen, Geologiska institutionen, Lunds universitet, Sölvegatan 12, 223 62 Lund, Sverige. E-post: bj_manda@hotmail.com

The Eocene Fur formation of Denmark: exceptional preservation has contributed to fossilization of animal soft parts

AMANDA BECKER JENSEN

Becker Jensen, A., 2017: The Eocene Fur formation of Denmark: exceptional preservation has contributed to fossilization of animal soft parts. *Dissertations in Geology at Lund University*, No. 525, 17 pp. 15 hp (15 ECTS credits) .

Abstract: The Fur formation of Denmark is a 54 million-year old *Konservat-lagerstätte* that contains an abundance of exceptionally preserved fossils. The exceptional preservation contributes with unique information that is normally not accessible, such as soft parts. In the Fur Formation, soft parts, such as hair, skin, feathers, and eyes, are preserved. They occur either as carbonized imprints or in a three-dimensional state within the marine diatomite. For exceptional preservation to happen, specific taphonomic conditions are required. In this thesis, a description of some taphonomic modes that are thought to have played important roles for the exceptional preservation in Fur are presented and also a summary of the knowledge the fossils of Fur have contributed with is presented. Examination of a fossil bony fish was done using scanning electron microscopy and energy dispersive X-ray analysis. The sedimentology of the Fur Formation seems to have played an important role due to its content of calcite concretions and clay minerals. Both concretions and clay minerals are of great importance for soft part preservation. The results from the investigated fossil fish showed that the scales were preserved as calcium-phosphate, indicating that phosphatization have played a role in the preservation. Periodic anoxic conditions during deposition are also believed to have been of importance for the exceptional preservation because they impede bioturbation but also slow down the processes of decay. The fossils in the Fur Formation have contributed with information pertaining to climate proxies, coloration of prehistoric animals and the evolution of birds and fishes.

Keywords: Fur formation, exceptional preservation, fossil, tafonomy, Konservat-lagerstätte

Supervisors: Johan Lindgren and Mats Eriksson

Subject: Paleontology

Amanda Becker Jensen, Department of Geology, Lund University, Sölvegatan 12, SE-223 62 Lund, Sweden. E-mail: bj_manda@hotmail.com

1 Introduktion

Fossil kan bevaras på en mängd olika sätt. Vanligtvis återfinns endast organismers hårdvävnad i det fossila arkivet, men i sällsynta fall kan även rester av exempelvis fjädrar och hud påträffas. Ett flertal berömda faunor med exceptionellt bevarade fossil har upptäckts världen över, och dessa har nyckelroller inom paleontologin och evolutionsbiologin då de bidrar med information som normalt sett inte bevaras. Enligt Schweitzer (2011) definieras exceptionellt bevarade fossil som de fossil som innehåller ursprungliga hårdvävnaders mineralogi, detaljerad mjukvävnad, ursprungliga organiska molekyler, cellulära strukturer eller en organism eller de beståndsdelar därav som vanligtvis bryts ner för snabbt för att kunna bli del av det fossila arkivet. Formationer/Avlagringar/Sediment innehållande sådana fossil benämns *Konservat-Lagerstätten* och ett exempel finns i Danmark: den så kallade Furformationen. I Furformationen har ingen klassifiering av lagerstättetyp gjorts, men utifrån de studier som gjorts finns det flera tänkbara tafonomiska processer som möjliggjort denna fantastiska bevaring. I de marina sediment som avsattes för ca 54 miljoner år sedan återfinns en stor mängd synnerligen välbevarade fossil. Sammantaget ger faunan en unik inblick i den mest extrema växthusvärld jorden upplevt efter mesozoikums slut.

Syftet med denna studie är att undersöka vilka tafonomiska processer som kan ha bidragit till exceptionell bevaring i Furformationen. Studien avser att sammanfatta den kunskap som finns rörande Furformationens fossil och den miljö dessa bildades i. Genom litteraturstudier och en kompletterande undersökning av en exceptionellt bevarad fossil benfisk väntas denna uppsats kunna ge en inblick i den värld som fanns för 54 miljoner år sedan.

Mer specifikt syftar studien till att belysa följande frågeställningar:

1. Vad innebär exceptionell bevaring av fossil?
2. Vilken information har fossila fynd från Furformationen gett?
3. Vilka förhållanden kan ha bidragit till att djursmjukdelar bevarats?

2 Bakgrund

Furformationen ligger i den västra Limfjordregionen i Danmark. Typlokalen är Knudeklint på ön Fur där en nästintill komplett sektion av Furformationen exponeras. Sediment tillhörande formationen blottas på ett flertal platser på Fur, Mors och närliggande platser som Thy och Salling (Rasmussen et al., 2016, fig. 1).

Åldern på Furformationen är bestämd till ypresian-etagen (tidig eocen) genom identifiering av paleocen-eocen-gränsen i det underliggande Stolleklintledet samt genom $^{39}\text{Ar}/^{40}\text{Ar}$ datering av två asklager i Furformationen som gav åldrarna 54,5 respektive 54,0 miljoner år (Lindow & Dyke, 2006). Furformationen utgörs av en diatomit som är ca 60 m tjock och indelad i två led: Knudeklintledet och Silstrupledet, vilka skiljs utifrån innehållet av asklager samt graden av laminering. Knudeklint är det understa ledet som karaktäriseras av laminerad diatomit med få asklager, medan det överliggande Silstrupsledet karaktäriseras av en till största delen strukturlös och svagt laminerad diatomit med frekventare asklager (Pedersen, 1983). Furformationen överlagrar Olstformationen (denna innehåller tidigeocena sediment benämna Stolleklintlera) och täcks i sin tur av en kalkrik lera tillhörande Rosnaesformationen (Rasmussen et al., 2016).

Sediment tillhörande Furformationen avsattes i en marin miljö under stormvågbasen. Det stora fossilinne-

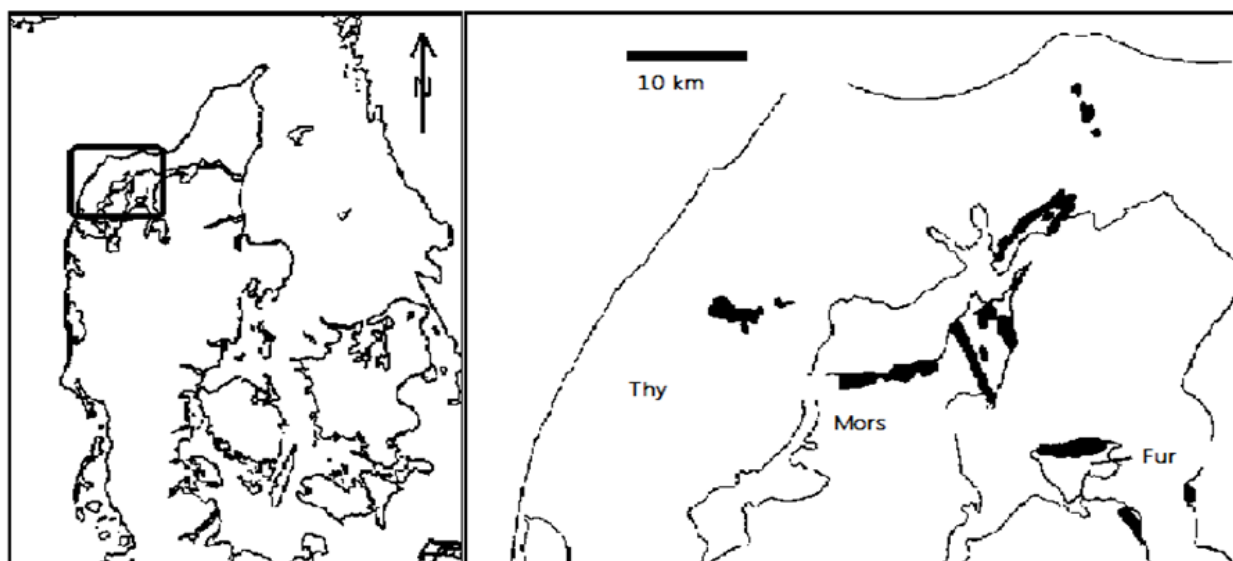


Fig. 1. Karta som visar Furformationens utbredning (från Lindow & Dyke, 2006, fig. 2).

hållet av landlevande djur och växter tyder på ett relativt kort avstånd till land (Pedersen, 1983).

2.1.1 Diatomiten

Furformationen består av en lerig diatomit som i Danmark benämns moler. Diatomiten består främst av tre komponenter: diatoméer, lermineral och vulkaniskt stoft, varav diatoméerna utgör ca 45–65 procent, lermineralen 30–45 procent och det vulkaniska stoftet 10 procent (Pedersen et al., 2004). Moleran innehåller över 200 distinkta vulkaniska asklager (Gren et al., 2016) nummerade från -33 till +140 samt återkommande konkretioner av kalcit (benämnda ”cementsten”). Moleran är en porös, finkornig bergart med en låg densitet på ca 0,8 g/cm³ (Pedersen, 1983). Den har ett högt lerinnehåll och är klassificerad som kiselslam till lerigt kiselslam (Pedersen et al., 2004).

Furformationen har delats in i tre facietyper baserat på bevarade strukturer: laminerad, svagt laminerad och strukturlös (Pedersen, 1981). Strukturerna har tolkats som indikationer på den mängd syre som fanns i botten under tiden för avsättningen. Den laminerade moleran avsattes under anoxiska bottenförhållanden och därför kunde ingen bottenlevande fauna existera, medan den svagt laminerade moleran indikerar att bottenvattnet var något mer syresatt och således kunde en sparsam bottenfauna existera. Den strukturlösa moleran tyder på en rik bottenfauna där fullständig bioturbation skett under mer oxiska (syrerika) förhållanden (Pedersen, 1981).

2.1.2 Fossilinnehåll

Fram till 2016 har man beskrivit över 700 arter makrofossil i form av fåglar, reptiler, fiskar, evertebrater och växtfossil i moleran. Av dessa fossil har många fått status som ”Danekrae”, dvs. geologiska fynd som är extremt viktiga för forskning och/eller i utställnings syfte (Rasmussen et al., 2016).

Fossil är bevarade både i cementstenen och själva moleran; i cementstenen är ryggradsdjurens ben bevarade som apatit (calciumfosfat) medan skeletten är upplösta i moleran (Bonde et al., 2008). I diatomiten är fossilen endast bevarade som förkolnade avtryck och i cementstenen är det vanligt att skeletten är tillplattade med tredimensionellt bevarade ben (Dyke & Lindow, 2009). Fossil är lika vanliga i kalcifierade delar av diatomiten (cementsten) som i den ursprungliga diatomiten (Pedersen and Buchardt, 1996). De vanligast förekommande fossilen i Furformationen är marina mikroorganismer, diatoméer, vilka utgör 60–70 procent av hela moleran, men även dinoflagellater, pollen och sporer, samt en mindre grupp av silicoflagellater och radiolarier förekommer. Mikrofossilen är viktiga för biostratigrafisk korrelation. Av makrofossilen utgörs den dominerande gruppen av insekter och benfisk, men även fåglar, växter, sköldpaddor och evertebrater förekommer i rikligt antal (Pedersen et al., 2011).

2.1.3 Cementsten och lermineral

I Furformationen finns ett stort antal kalkhaltiga konkretioner (cementsten). Cementstenar har oftast en ellipsoid form med en diameter på en meter, men de kan även breda ut sig flera hundra meter horisontellt. De är koncentrerade till sex stratigrafiska nivåer i diatomiten där de till största del förekommer i laminerade delar av diatomiten (Pedersen & Buchardt, 1996). Cementstenens bildning och härkomst har undersökts med hjälp av kol- och syreistopanalys. Cementstenen har bildats genom kalcitutfällning i porutrymmen i diatomiten och asklagren, vilket styrs av koncentrationerna av bikarbonat och kalciumjoner (Pedersen & Buchardt, 1996). C¹³-värdena tyder på att bikarbonaten främst kommer från bakteriell nedbrytning av organiskt material, troligen sulfatreducerande bakterier. O¹⁸-värdena indikerar att kalcitutfällningen skedde i havstemperaturer som motsvarar temperaturer i samtida marina snäckskal och därför har det tolkats som att kalcitbildningen skedde strax under havsbotten. En möjlig förklaring till de sex stratigrafiska nivåer där konkretionerna bildades var sällsynta fytoplanktoniska blomningar.

Cementstenen har bibehållit diatomitens ursprungliga porositet, vilket tyder på att det är en tidig diagenetisk bildning. Fossil återfinns i mitten av många konkretioner där de utgör själva kärnan, men detta är inte fallet för alla konkretioner. Kalcitinnehållet är 75–90 procent i mitten av cementstenen men avtar något mot kanterna till 70–90 procent. Mineralogin har undersökts med röntgendiffraktion och visar att cementstenen övervägande består av låg-mg kalcit (Pedersen & Buchardt, 1996). Vissa sektioner tyder på en tidigare diagenetisk mineralfas som sedan ersatts av kalcit. Denna fas består av stora euhedra kristaller som tolkats vara pseudomorferande glendonitkristaller som ersatt mineralet ikait (Pedersen & Buchardt, 1996).

Furformationen erhåller även ett högt innehåll av lermineral, vilket gett moleran dess klassificering som kiselslam till lerigt kiselslam (Pedersen et al., 2004). Hela 30 till 45 procent av diatomiten består av lermineral med smektit som den dominerande lerfasen (resterande delar består av illit och en mindre mängd kaolinit). Smektiten är troligen en vittringsprodukt av vulkanisk aska medan illiten kommer från detritala partiklar från kristallina eller sedimentära bergarter. Kaoliniten återfinns endast i ytterst liten mängd och härrör troligtvis från omkringliggande formationer. Andra vanligt förekommande mineral finns i mindre mängd, såsom kvarts och diagenetiska mineral som pyrit, jarosit, kalcit, gips, järn och mangan-hydroxider, kristobalit/tridymit opal och zeolit (Pedersen et al., 2004).

2.2 Klimatet

Tidsepoken eocen sträcker sig från 55.8 till 33.9 Ma år och är indelad i tre delar: tidig-, mellan- och seneocen. Tidig eocen sträcker sig över tidsperioden 55.8 till

48.6 Ma och omfattar etagen ypres (Lindow & Dyke, 2006). Under tidig eocen täckte Nordsjön (Fig. 2) större delen av Danmark samt delar av Tyskland och England. Nordsjön hade endast en smal kontakt till Atlanten och var i övrigt omgivet av land. I detta innahav varierade vattendjupen mellan 100 och 500 meter och en mörk, grå lera avsattes på botten och bildades den så kallade Stolleklintleran. I och med att vattendjupet ökade i vissa delar av innahavet frodades diatoméer och bildade så småningom moleran (Rasmussen et al., 2016).

Under samma period som Furformationen bildades påverkades Nordeuropas klimat och ekosystem av två stora händelser: ett växthusliknande klimat som benämns PETM (Paleocene-Eocene Thermal Maximum) och öppnandet av Nordatlanten. Furformationens fossilinnehåll ger en inblick i hur organismerna påverkades av dessa intensiva klimat- och miljöförändringar

North Atlantic Igneous Province (NAIP) var det område där vulkanisk aktivitet skedde och öppningen av Nordatlanten inleddes. När dessa eruptionspunkter hamnade under vattnet bildades enorma askmoln som spred sig över stora delar av norra Europa. De gav upphov till de asklager som finns inbäddade i Furformationen och är de bäst bevarade asklagren från denna geologiska händelse.

Utifrån geokemiska och paleontologiska bevis har man fastställt att eocen inleddes med ett varmt tropiskt eller subtropiskt växthusklimat. Uppvärmningen tros bero på de växthusgaser som bildades i samband med den vulkaniska aktiviteten i Nordatlanten. PETM förmodas pågått i 170000 eller 282000 år (Rasmussen et al., 2016).



Fig. 2.. Karta som visar var kontinenterna och Danmark befann sig under eocen (från Schoon et al., 2013, fig. 2).

3 Tidigare forskning kring Furformationen

Undersökningar av fossil från Furformationen är begränsade, men de som finns har bidragit med viktig information för bland annat färgrekonstruktioner och de moderna fåglarnas utveckling. Vidare har flera fossilgrupper, som insekter, benfiskar och fåglar (Waterhouse et al., 2008), använts som palaeoklimatindikatorer (Gren et al., 2016). Detta kapitel avser att sammanfatta den kunskap som Furfossilerna bidragit med och sätta in denna i ett större sammanhang.

3.1 Färgpigment hos utdöda djur

I bevarade mjukdelar (som ögon och fjädrar) har man kunnat konstatera att pigmentet eumelanin finns bevarat. I en rapport av Lindgren et al. (2012) påvisas förekomsten av melanin i ett fisköga. Melanin återfinns i hud, hår, fjädrar och ögon hos i princip alla organismer. Det bidrar till flera biologiskt viktiga funktioner som skydd mot UV-strålning och förser organismen med färg till dess utseende. Detta bidrar i sin tur till individens fysiska förmågor som kamouflage, socialt beteende och termoregulering. Melanin återfinns i lysosomlika organeller som kallas melanosomer, vilka syns som tillplattade utdragna strukturer i mikrometerstorlek i fossilens bevarade mjukdelar (Lindgren et al., 2012). Forskning kring bevarandet av färgpigment genom djup tid har fått en ökad popularitet sedan Vintner et al. (2008) omtolkade fossila mikrokroppar, som tidigare har tolkats som nedbrytande bakterier, till att vara rester av melanosomer. Genom upptäckten av melanin har man möjliggjort tolkningar av urtida djurs ekologi och beteende samt möjligheten att återskapa urtida fåglars och fågellikna dinosauriers utseende (Gren et al., 2016).

3.2 Fåglarnas evolution

Fåglarnas evolution har diskuterats flitigt under de senaste tjugo åren och är en viktig forskningsgren inom paleontologin. I Furformationen har man funnit över 172 fossila fågelexemplar (Dyke & Lindow, 2009). Av dessa utgörs 58 procent av benfossil medan 40 procent består av fjädrar (de senare bevarade som förkolande avtryck). Fågelfossilerna från Furformationen tyder på ett annat paleoklimat än vad som är känt från någon annan fyndplats från paleocen och eocen. De flesta andra fågelfossil från denna tid härstammar från landmiljöer eller sjö eller kustnära miljöer där merparten av fossilerna är fragmenterade.

Fågelfossilerna i Furformationen representerar dock inte en marin fågelfauna, utan de flesta fossilerna är från landfåglar; dock har fynd gjorts av två ordningar med kustnära ekologi: "Charadriiformes" och "Pelecaniformes" (Dyke & Lindow, 2009). Fågelexemplaren från Furformationen representerar 11 av 33 ursprungsarter till nutida fåglar och återfinns till största del i utomordentligt bra skick. Den stora mängd välbevarade fågelfossil som återfinns i Fur har gett avsevärd information kring teorier huruvida de moderna fåglar-

nas evolution började redan innan massutdöendet av dinosaurierna eller om deras evolution exploderade först efteråt.

Det varma klimatet under tidig eocen kan ha haft stort inflytande på expansionen av de moderna fåglarnas evolution. De flesta fossila exemplar av de moderna fåglarna kommer från tidig eocen och därefter har inga fossila fågelfaunor upptäckts förrän miljontals år senare under epoken oligocen. Detta kan ha berott på att bevaringsmiljöerna för fossil tiden efter tidig eocen inte var gynnsamma men även att det kallare klimatet inte var lika gynnsamt för fåglarnas evolution (Lindow & Dyke, 2006, 2009).

3.3 Insekter och fiskar som klimatproxys

Insektsfaunan i Furformationen är omfattande och representeras av 20 000 insektsfossil omfattande 180 olika arter. De är i många fall bevarade med färgteckning och linsbärande ögon. De finns i både cementstenen och moleran. Insekterna förmodas ha deponerats i moleran via vindtransport från de sydligaste kustområdena i Norge (Bonde et al., 2008) samt genom havsströmmar. Majoriteten av insekterna visar att de flutit runt i vattenmassorna innan de sjunkit till botten eftersom huvud och vingar är separerade från kroppen (Pedersen et al., 2011). Insektsfynden i Furformationen är den tidigaste kända insektsfaunan med så hög artrikedom. De utgör viktiga klimatindikatorer då många av insektsarterna idag lever i subtropiska eller tropiska områden (Bonde et al., 2008). Insektsfaunans sammansättning kan också säga en del om vegetationen i de landområden de härstammar ifrån (Bonde et al., 2008).

Fiskfaunan är representerad av över 90 marina arter (Rasmussen et al., 2016), varav en del utgör tidiga representanter av idag stora fiskgrupper som glansfiskar och abborrar. Släktskapet gör faunan viktig för forskning kring fiskarnas utvecklingshistoria. Fiskarna, liksom insekterna, representerar många arter som idag lever i subtropiska och tropiska områden vilket gör dem till viktiga paleoklimatindikatorer. Många fiskar indikerar även vattendjupet då många av arterna idag är djuphavsfiskar (Pedersen et al., 2011).

4 Tafonomiska processer som lett till exceptionell bevaring

Det som är speciellt med fossilen från Furformationen är att många organiska vävnader finns bevarade. I frågan om vilka tafonomiska aspekter som kan vara de största bidragande faktorerna till att skinn och fjädrar bevarats vid Fur finns olika hypoteser.

Två typer av fossilisering förekommer i Furformationen, antingen som karboniserade avtryck i moleran eller som komplett tredimensionell bevaring i cementstenen (Lindow & Dyke, 2006). Baserat på den kunskapen sammanfattas några av de tafonomiska processer som troligen resulterat i dessa typer av exceptionell bevaring. Detta kan göras genom att korrelera med andra Konservat-lagerstätten med likartad typ av fossi-

lisering och undersöka den tafonomi som har givit en viss typ av bevaring.

Mjukdelar är de komponenter som bryts ned fortast under normala omständigheter och de är därför de mest ovanliga fynden i det fossila registret. Nedbrytningsprocessen grundas i att bakterier använder kol och kväve för uppbyggande av dna, proteiner, celler och vävnader hos flercelliga organismer. Kol och kväve används även för metabolisk energi och således återgår kolet till den naturliga kolcykeln snabbt efter organismens död. Det innebär att dessa processer måste saktas ned eller förhindras i ett tidigt stadium efter döden för att bevaring av organiska delar ska kunna ske (Schweitzer, 2011).

Allison (1988) undersökte de tafonomiska betingelser som krävs för mjukdelsbevaring och lade fram en ny klassificering av *Konservat-lagerstätten* baserat på dess tafonomiska egenskaper som kompaktionsgrad, kvaliteten av mjukdelsbevaring och bevaringsmineralogin.

Syrefria förhållanden leder till reducerande miljöer och en produktion av reaktiva joner vilket främjar bildandet av tidigdiagenetisk mineralutfällning (Allison, 1988). Detta kan ske redan inom de första veckorna efter begravning. Tidigdiagenetisk mineralutfällning är det enda sättet att stoppa nedbrytningsinducerad informationsförlust av en organism (Allison, 1988). Därav är tidigdiagenetisk mineralutfällning en av de viktigaste faktorerna för exceptionell fossilbevaring och kan benämnas genom tre typer av tafonomi: permineralisering, mineralbeläggning eller pseudomorfer, och mineralavgjutningar. Karbonater som kalcit och fosfater som francolit är några av de vanligaste mineralen som bildas vid exceptionell bevaring. Orsakerna till vilka mineral som bildas beror huvudsakligen på de parametrar som kontrollerar sedimentens geokemi. En kombination av geokemiska faktorer fungerar som en startknapp för olika typer av mineralutfällning (Allison, 1988). Den idag kända mineralutfällning som finns i Furformationen är de kalcitutfällningar som beskrivits av Pedersen & Buchardt (1996).

4.1 Diagenes

Permineralisering är en av de tafonomiska processer som sker under den tidiga diagenesen och är en av de faktorer som leder till att mjukvävnad bevaras (Allison, 1988). Genom permineralisering sker stabilisering av organiska komponenter och bevaring av deras mikromorfologi. Mineraliseringen kan ske olika snabbt beroende på typ av mineral, pH, porvatten och lokal geokemi (Schweitzer, 2011). Permineralisering inträffar på grund av yttre faktorer såsom anoxiska och reducerande miljöer (Allison, 1988). Även mikrober har en stor roll i mineralutfällningen (Schweitzer, 2011).

Mineralbeläggning är den vanligast förekommande bevaringstypen av mjukdelars utsida. I detta fall blir den inre strukturen av mjukdelar förstörd (Allison, 1988).

I Messel i Tyskland förekommer denna typ av beva-

ring, där fåglars och flygande däggdjurs konturer har bevarats genom ett permineraliserat lager av bakterier som ersatt de ursprungliga mjukdelarna genom pseudomorfism. I detta fall har de nedbrytande bakterierna gett upphov utfällningen som bildade mineralbeläggningen.

En process som bidrar till nedbrytning är autolys som kan ske redan inom timmar efter organismens död. Mineralisering av bakterier måste därav ske under ett tidigt stadium för att hindra fullständig autolys (Allison, 1988). Senare experiment har visat att olika organismer klarar olika lång tid med ett normalt nedbrytningsmönster innan dess potential till exceptionell bevaring blir försämrat. Detta innebär att exceptionell bevaring av organismer även styrs av individuella nedbrytningsmotståndiga förmågor och inte enbart av den miljö de bevarats i (Wilson och Butterfield, 2014).

Avgjutningar och avtryck av mjukdelar är den lägsta nivån av mjukdelbevaring och innefattar en större informationsförlust än de andra diganestyperna. Avgjutningar bevarar en tvådimensionell eller tredimensionell mjukvävnadskontur som bildas genom tidig diagenetisk stabilisering av sediment efter nedbrytningsprocessen har pågått en period men innan litifiering och kompaktion. Sådan typ av bevaring kan förekomma i sediment som finkorning sand och lera (Allison, 1988).

4.2 Kalcifiering och fosfatisering

Bevaring av mjukdelar förekommer ofta i samband med karbonatmineralisering. Karbonaten förekommer antingen som konkretioner eller finkorniga kalkstenar. I karbonatkonkretionerna bevaras mjukvävnad antingen som kalcit eller siderit (Allison, 1988).

Två typer av förhållanden är nödvändiga för bildningen av karbonatkonkretioner: övermättnad av karbonatjoner och en kärna för karbonatutfällningen (Mccoy et al., 2015). Om porvattnet innehåller tillräckliga halter av karbonatjoner kan förmultnande organismer agera som kärna för utfällning (Mccoy et al., 2015). Om porvattnet inte innehåller tillräcklig mängd av lösta karbonatjoner måste karbonathalten ökas främst genom bakteriell aktivitet. Denna aktivitet kan komma från nedbrytningen av en organism, varvid organismen bildar kärnan för utfällning även i detta fall (Mccoy et al., 2015).

Fosfatisering ger den högsta kvaliteten av bevaring då den bibehåller cellulära strukturer och tredimensionell bevaring av mjukdelar (Allison, 1988). I Furformationen förekommer kalciumfosfatutfällningar i ryggraden hos fiskfossil i cementstenen (Bonde et al., 2008). Andra exempel där fosfatisering förekommit i kalcitkonkretioner och har bidragit till en tredimensionell bevaring är fiskfossil i Santanaformationen (Martill, 1988, 1989) och orstensfaunan (Allison, 1988). I dessa fall har fossilet utgjort kärnan i konkretionerna. I en annan eocen Lagerstätte, London Clay, har fosfatiseringen endast skett runt fosfatiska partiklar som rester från vertebrater och arthropoder vilka fungerade som kärnor för utfällningen. Orstens-

faunan innefattar också fosfatiserad tredimensionell bevaring av mjukdelar inuti konkretioner av karbonater (Allison, 1988).

4.3 Leror och Burgess Shale

Burgess Shale-bevaring anses vara typexemplet på exceptionell bevaring av icke-biomineraliserade organismer (Butterfield, 2003). I Burgess Shale (BS) är fossilen bevarade som kolhaltiga avtryck i marina skiffrar och det som finns bevarat är extracellulära strukturer. De tafonomiska processer som bidragit till den exceptionella bevaringen i BS är omdebatterade (Butterfield, 2003). Några av de förklaringar som finns är: avsaknad av bioturbation, leror med inneslutande förmåga, tidig aluminium-kisel-diagenes av leror, och förhindrande av nedbrytning genom enzymadsorption på lermineral (Butterfield, 2003). Lerförekomsten i BS anses vara en av de viktigaste faktorerna för bevaringen och det finns ett rikt forskningsarkiv kring lermineralens förmåga att öka chanserna till fossilisering. Butterfield (1990) presenterade lerornas förmåga att adsorbera och deaktivera autolytiska enzymer. Orr (1998) föreslog att tidigdiagenetiska leror replikerade organisk vävnad och Wilson och Butterfield (2014) föreslog att aluminiumjoner från lerrika substrat skyddade vävnader genom en process liknande garvning och baserat på den tolkningen även spekulerade i att järn kunde ha en liknande effekt (McMahon et al., 2016).

Förekomsten av heterotrofa bakterier anses vara en viktig faktor vid nedbrytningen av döda organismer (Butterfield, 1990). Lerpartiklar har visat sig kunna förhindra tillväxt av vissa heterotrofa bakterier på kadaver och på så sätt bidra till exceptionell bevaring, vilket bland annat visas i en rapport av McMahon et al. (2016). Expanderade lermineral förhindrar tillväxten av den heterotrofa bakterien *Pseudoalteromonas luteoviolacea*, som i hög grad medverkar till nedbrytning av marina organismer (McMahon et al., 2016). Förekomst av lera har även använts för att förklara bevaring av de tunna, kolhaltiga fossilavtryck som förekommer i många Lagerstätten, som i exempelvis Furformationen (Schweitzer, 2011; Lindow & Dyke, 2006).

4.4 Anoxiska miljöer

Anoxiska miljöer är en viktig faktor för fossilbevaring, dels genom förhindrandet av bioturbation, dels genom andra bidragande faktorer som att anaeroba bakterier inte är lika effektiva nedbrytare av organiskt material. Dessutom kan anaeroba bakterier vara helt oförmögna att bryta ned biopolymerer (Allison, 1988). Syrefria miljöer är en nödvändighet för organisk bevaring men inte en avgörande faktor (Butterfield, 1990). Långvarig exponering i syrerika miljöer kan leda till total nedbrytning av organiskt material till följd av aeroba bakterier, vilket sker betydligt snabbare än anaerob nedbrytning. Detta kan bero på aeroba nedbrytningsprocesser har ett större energiutbyte och då

gynnas en större mängd av nedbrytande bakterier (Allison, 1988).

4.5 Mikrobiella mattor

Förekomsten av mikrobiella mattor har visat sig vara en viktig faktor vid fossilisering av mjukvävnad, i synnerhet när apatit är inblandad (Martill, 1988; Briggs & Kear, 1993). Det finns inga specifika bevis för huruvida denna process har skett i Furformationen men den kan associeras till andra områden där förekomst av mikrobiella mattor uppträder i samband med fosfatisering. Några exempel på sådana områden är Solnhofen i Tyskland och Santanaformationen i Brasilien (Martill, 1988) där mikrobiella mattor tros ha spelat en viktig roll för bevaringen. Dessa mikrobiella mattor förmodas även förhindra att den döda organismen flyter upp och även skyddas från att bli uppäten eller föras bort av strömmar (Wilby et al., 1996).

5 Resultat

För att besvara rapportens frågeställningar har även en kompletterande mikroskopering av ett fossilt exemplar av en benfisk gjorts.

5.1 Benfiskar (Teleostei)

Benfiskar är en stor grupp med över 25 000 nulevande arter vilka utgör hälften av alla kända ryggradsdjur. I Furformationen förekommer en rik fiskfauna med över 60 arter av benfisk där guldlax är den mest dominerande (Pedersen et al., 2011). I molaran förekommer både primitiva benfiskar som exempelvis ålfiskar, karpfiskar och laxfiskar, och moderna strålfeniga fiskar som trumpetfiskar, sanktpersfisk, havsaborre och smörfiskar. Många av dessa fiskar är besläktade med arter som idag lever i tropiska eller subtropiska områden. Ingen av fiskarna, förutom trumpetfisk, lever nära kusten eller är bottenlevande,

utan lever fritt i vattenmassorna på stora djup (Bonde et al., 2008).

Placoida, cosmoida, ganoida, ctenoid och cycloida fjäll är de vanligast förekommande typerna av fiskfjäll. De flesta primitiva benfiskar har ganoida eller cosmoida fjäll som är tjocka och består av benlager och emalj, medan modernare benfiskar oftast har cycloida eller ctenoida fjäll, vilka är mycket tunnare, och saknar emalj. Dessa fjäll gör att fiskarna kan röra sig mycket friare och effektivare än de tidigare utvecklade fjällen. Cycloida och ctenoida fjäll består av ett fast ytskikt med kalciumbaserade salter och ett fibröst inre lager som till största del består av kollagen. Det som skiljer cycloida och ctenoida fjäll åt är dess form, då cycloida fjäll har rundad kant och de ctenoida fjällen har taggiga kanter. Båda typerna har en överlappande design och eftersom fjällen uppvisar koncentriska tillväxtringar som kan liknas vid trädens årsringar kan de användas för åldersbestämning (Australian Museum 2017).

5.2 Material och metod

I denna studie har ett fossil från Furformationen undersökts. Det fossila exemplaret tillhör gruppen benfiskar och är bevarat i cementsten. Exemplaret är tillplattat och i ryggraden kan mineralutfällning ses i ryggkottorna. Skelettet är intakt på ovansidan av fisken och är något böjd på fiskens undersida. Det kan tydligt ses ett bevarat och tillplattat fiskhuvud med öga samt skinn är bevarat. En antydning finns motskuggning, då undersidan är ljus och övergår i mörkare nyans på översidan (Fig.3). Endast en del av fossilet valdes ut för vidare analys och tolkning då den förmodades kunna representera bevarade mjukdelar och därmed ge en bra insikt i möjliga mikrostrukturer och fossiliseringstyp (Fig. 4). Endast fiskens yttre mjukdelar har bevarats.

Analys av provet gjordes med svepelektronmikroskopering (SEM) och elementanalys (EDS). Den inle-



Fig. 3. Fotografi av fossil benfisk från Furformationen.



Fig. 4. Närbild på provet av den fossila benfisk som analyserades. Skala: 500 µm.

dande undersökningen av fossilet gjordes i en Tescan Mira3 High Resolution Schottky FE-SEM (accelerationsspänning 5–15 kV, arbetsavstånd 5.16–15.25 mm) Bilderna är sekundärelektronbilder. Provet var festsatt på SEM-stubbe med koltejp. Provet belades med guld på Biologiska institutionen (60 sekunder, 20 mA) och då användes en Cressington sputter coater 108 auto. Bilderna av provet togs med ett ljusmikroskop: Olympus SZX 16. Elementinnehållet i proverna bestämdes med energidispersiv spektroskopi (EDS) X-MaxN 80 från Oxford Instruments (arbetsavstånd 15 mm).

5.3 Resultat från SEM och EDS

SEM: Då fossilet analyseras med hjälp av ett svepelektronmikroskop visade det sig att fjällens form och struktur har ojämna rundade kanter. Koncentriska bågar kan ses på fjällen. Fjällen är placerade i ett överlappande mönster (Fig. 5A, B). I högre förstoring syns de bruna strukturerna med en ojämn, skrovlig yta (Fig. 5C). De tycks vara lokaliserade mellan fjällen men väller ut eller tränger in sprickliknande strukturer. I ännu högre förstoring syns ovala runda kropparna i

och under det ojämna mossliknande materialet. De har en storlek på 0.5 µm och förekommer med ore-gelbundna mellanrum, vanligast koncentrerade längs kanterna av det mossliknande materialet (Fig. 5D).

EDS: Elementanalysen visade att det finns stora mängder kol samt en liten mängd svavel i de mörka strukturerna. Analysen visade att det förekommer höga halter av kalcium och fosfor på de områden där kolhalten är låg. Syre förekom i hela provet samt några punkter med koncentrerade halter av kisel förekom i mitten av provet.

6 Diskussion

Av de i studien framkomna resultaten kan det konstateras att fjällens form liknar cykloida fjäll som oftast förekommer hos avancerade benfiskar (Australian Museum 2017). Det kan tydligt ses cirkulära tillväxt-ringar som kännetecknar cykloida och ctenoida fjäll (Australian Museum 2017). Fjällen har även en överlappande design och har en slät struktur vilket karakteriserar cykloida fjäll. Detta kan tolkas som att fisken representerar en modernare art av benfiskar.

De höga kol- och svavelhalterna (Fig. 6) tyder på

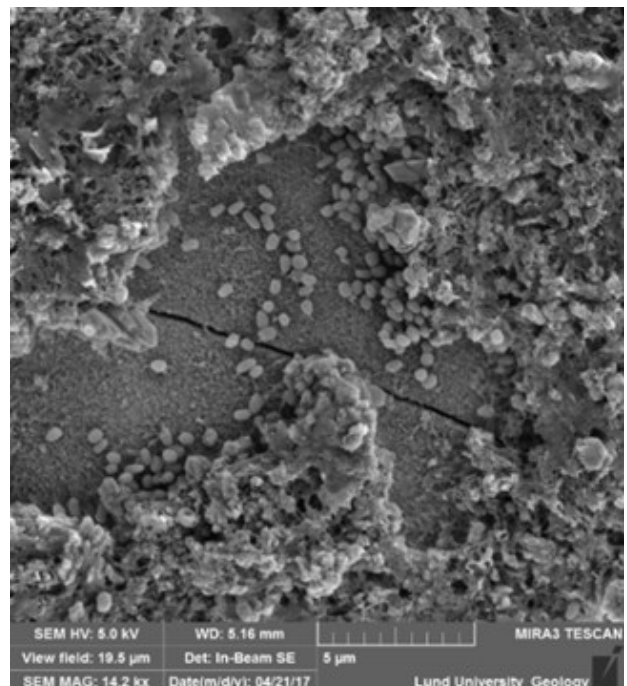
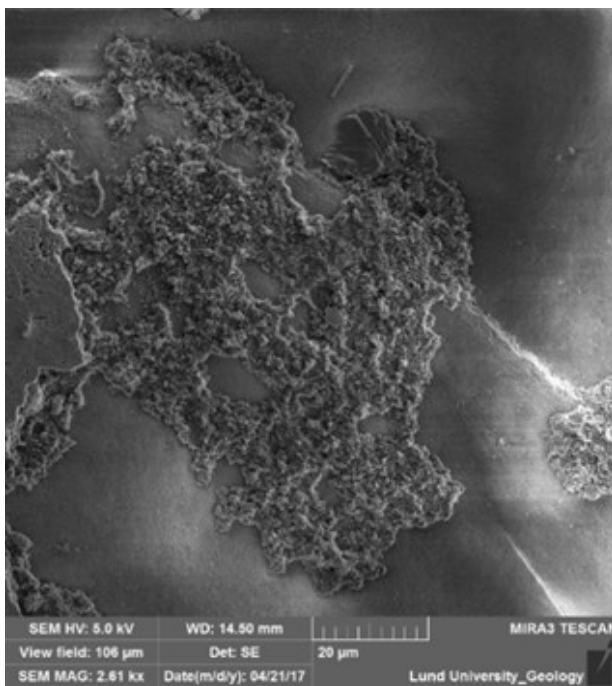
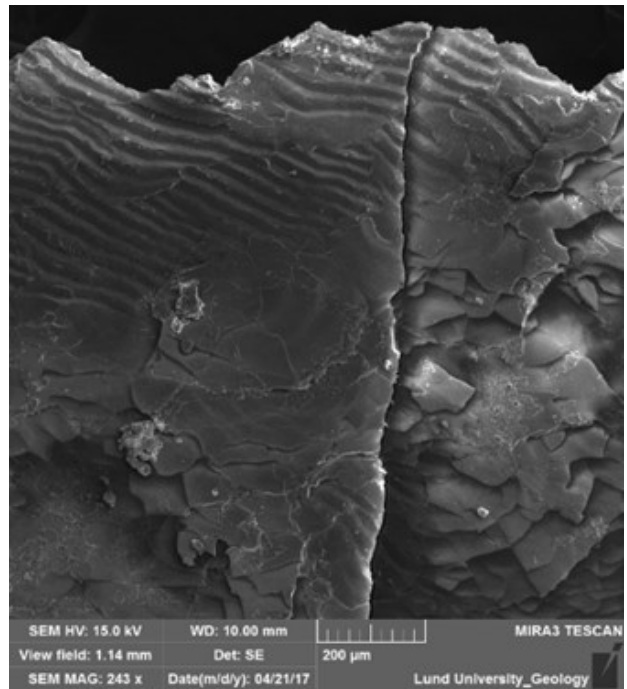
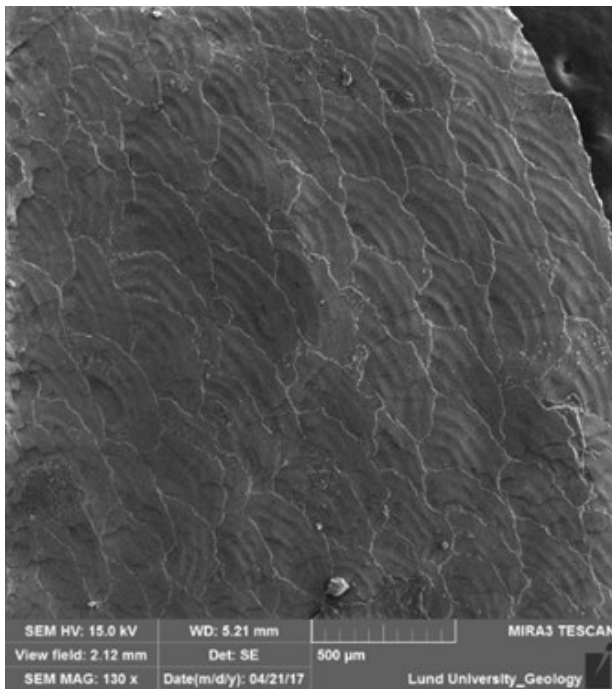


Fig. 5. (A) Närbild av provet från svepelektronmikroskopering. Koncentriska bågar på fjällen syns tydligt. Skala: 500 µm. (B) Högre inzoomning. Samma struktur på fjällen kan ses som i föregående bild. Skala: 200 µm. (C) Mossliknande struktur. Skala: 20 µm. (D) Ovala mikrokroppar i provet. Skala: 5 µm.

att de runda till ovala kropparna (Fig. 5D) samt det mossliknande materialet (Fig. 5C) är av organiskt ursprung. Utifrån denna observation kan det spekuleras i om dessa mikrokroppar är melanosomer eller bakterier. Utseendemässigt går det inte att avgöra skillnaden, men tidigare studier av fossil från Furformationen har påvisat att melanin finns bevarat i bland annat ett fisköga (Lindgren et al., 2012) och melanosomer har undersökts i en fjäder (Gren et al., 2016), vilket stödjer tolkningen att även de häri un-

dersökta mikrostrukturerna är melanosomer. Det bruna materialet kan tolkas vara antingen extracellulär substans eller rester av skinnen som melanosomerna suttit i.

Fisken är tillplattad och enbart dess yttre organiska komponenter är bevarade och inte de inre organen. Denna typ av bevaring kan bl.a. jämföras med den kambriska Burgess Shale där fossilen utgörs av tillplattade, kolhaltiga avtryck. Tillplattningen förmodas bero på snabb nedbrytning och kollaps av cellu-

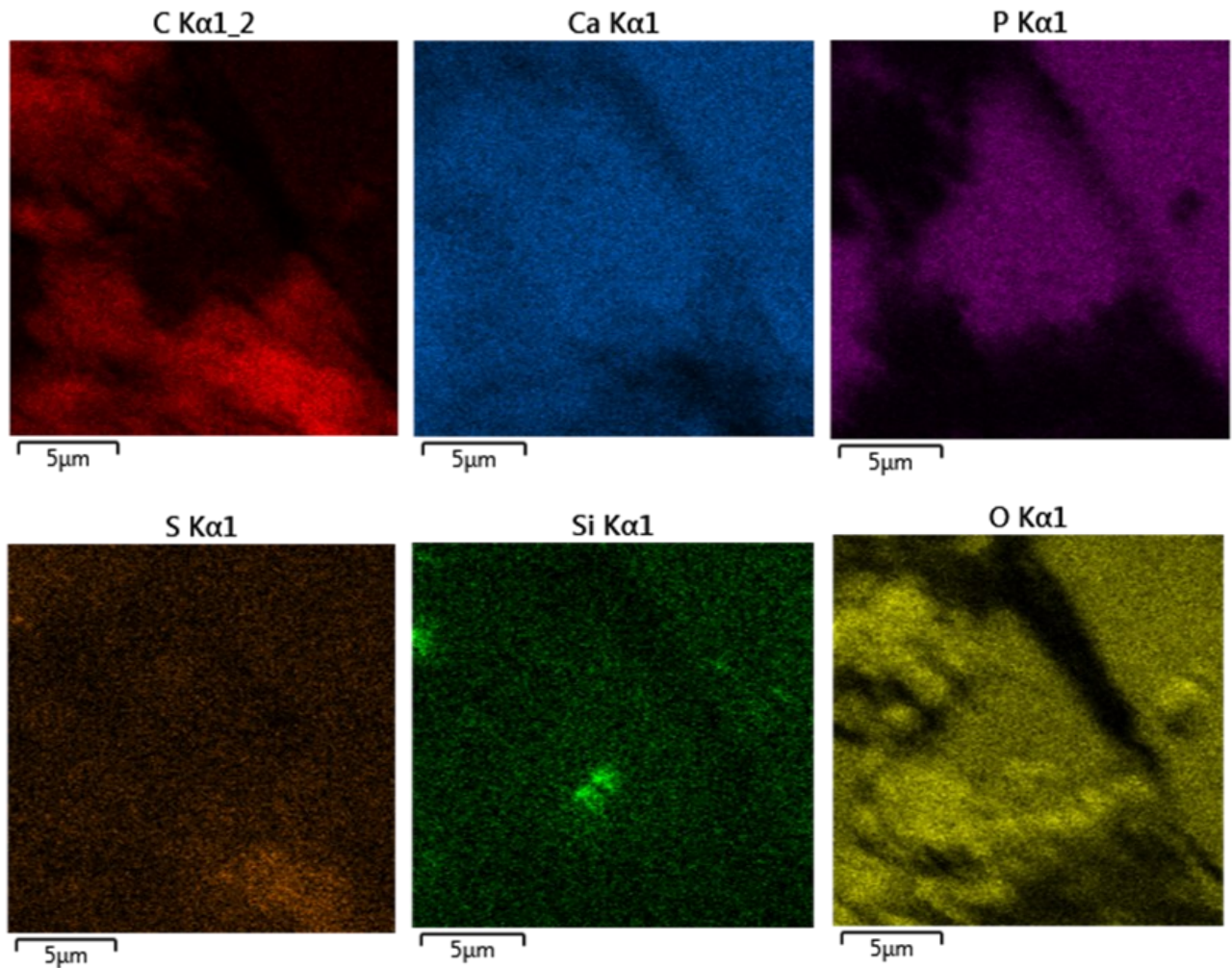


Fig. 6. Bilder från elementanalysen. Bilderna visar ämnens distribution över provet. Skala 5 µm.

lära strukturer, varav det som återstår är extracellulära vävnader som, chaetae, käftar och ytterhud (Butterfield, 2003; Briggs & Kear, 1993) Denna typ av fossilisering är vanlig hos flertalet fossil i Furformationen, där fossilen liksom i Burgess Shale, förekommer i form av tillplattade, kolhaltiga avtryck (Lindow & Dyke, 2006).

De tafonomiska processer som kan ha bidragit till en långsammare nedbrytningshastighet eller förhindrat nedbrytning i Furformationen kan bero på huruvida cementstenens bildning härstammar från bakteriell nedbrytning av fisken eller om cementstenen har sitt ursprung från havet, eller är en kombination av båda, kan tolkas enligt Pedersen & Buchardt (1996). Baserat på studier av Pedersen & Buchardt (1996) har den största delen av bikarbonat bildats genom bakteriell nedbrytning av organiskt material, vilket i detta fall är fisken, och därför tolkas fisken som kärnan för utfällningen av karbonaten. Bildning av konkretioner är en viktig orsak till exceptionell bevaring då de minskar sedimentets permeabilitet runt den förmultnande organismen och därav minskar nedbrytningsprocesserna. Beroende

på hur konkretionen tillväxer och hur snabbt den tillväxer avgörs kvaliteten på bevaringen (Mccoy et al., 2015)

Resultaten från elementanalysen visar att Fur-fiskens fjäll består av kalciumfosfat, vilket kan jämföras med ett likartat bevaringstillstånd hos en fiskfauna i Santanaformationen i Brasilien (Martill, 1988 & 1989). Där har fiskarna liksom i Furformationen bevarats i kalciumhaltiga konkretioner och fiskarnas fjäll har bevarats som kalciumfosfat. Tidig fosfatisering av fisken kan vara en möjlig förklaring till bildandet kalciumfosfaten. Den brun-gula färgen som fiskexemplaret erhåller kan vara francolin, en kryptokristallin form av apatit vilket i sådana fall började formas innan fisken blev täckt av sediment och nedbrytningsprocesserna satts igång. Kalciumfosfat kan ersätta mjukdelar, såsom skinn, ända ner till molekylär nivå (Martill, 1989). För att skinn ska bevaras tredimensionellt måste mineralutfällning på vävnader ha skett innan nedbrytningsprocessen fortskridit till den grad som orsakar förlust av data hos organismen. Denna stabilisering av organiska komponenter måste ske

redan några timmar eller dagar efter organismens död, vilket har påvisats i experiment (Schweitzer, 2011). Eftersom Furfisken har tolkats som kärnan i kalcitkonkretionen, har de fosfatiserade mjukvävnaderna bevaras i ett nästintill intakt tillstånd (Martill, 1989).

En viktig bevaringsprocess som kan kopplas till Furformationen är perioder med anoxiska förhållanden (Pedersen, 1981), dels genom att dessa förhindrande bioturbation och dels på grund av att anaerob nedbrytning sker mycket långsammare och inte resulterar i nedbrytning av vissa molekyler (Allison, 1988). De periodvisa anoxiska miljöer som förekom i Furformationen är en viktig faktor som begränsat nedbrytning av organiska vävnader, men det är inte en avgörande faktor, då det påvisats i ett experiment att även anaerob nedbrytning kan ske extremt snabbt. Anaerob nedbrytning sker ändå mycket långsammare än aerob, men inte tillräckligt långsamt för att främja mjukdelsbevaring (Allison, 1988).

En annan viktig aspekt i Furformationen är det höga lerinnehållet i moleran. Leran kan vara en stor bidragande faktor till att de yttre delarna bevarats så väl i Furformationen, eftersom det påvisats att lermineral har en stark förmåga att adsorbera nedbrytande enzymer och kan förbättra organisk bevaring, antingen genom att stabilisera molekyler eller ockupera eller modifiera aktiva områden i organiska föreningar (Butterfield, 1990). Lerans tafonomiska garvningsförmåga är förmodligen en stor bidragande orsak till bevaringen (Wilson och Butterfield, 2014). Denna garvning kan ha avgjort resistensen hos olika vävnader och därför har mjukdelarna erhållit en större motståndskraft mot nedbrytningsprocesser (Wilson och Butterfield, 2014).

I Furformationen är den vanligaste förekommande lertypen smektit (Pedersen et al., 2004). Smektit har en stor expansionsförmåga vilket gör att den har egenskapen att adsorbera organiska föreningar så att nedbrytningen av djurets organiska yttre förhindras (Butterfield, 1990) samt innehar förmågan att hindra tillväxt av vissa heterotrofa bakterier (Mchanon et al., 2016).

Det bör även tas i beaktande att leror inte uteslutande är den faktor som förhindrar nedbrytningsprocesser, då nedbrytningsprocesser även kan förhindras genom interaktioner med flertalet andra oorganiska molekyler som kisel och järn, (Butterfield, 1990). Dessa ämnen är vanliga i Furformationen, i synnerhet kisel (Pedersen et al., 2004). Denna aspekt diskuteras ej vidare, men ger en ytterligare infallsvinkel i förståelsen av hur nedbrytning kan förhindras genom inverkan av olika komponenter som kan ingå i värdsedimentets sammansättning.

Överlag har finkorniga sediment många viktiga fysiska och kemiska egenskaper som isolerar och stödjer biologiska strukturer, samt utgör ett skydd mot heterotrofa bakterier, vilket leder till en bättre bevaring (Butterfield, 1990).

7 Slutsatser

Det finns många möjliga förklaringar till hur fossilen i Furformationen kunnat bevaras. Några av de viktigaste faktorerna antas vara bildandet av cementstenen och det höga lerinnehållet i moleran. Andra faktorer som möjligen haft stor inverkan, i synnerhet för bevarandet av fiskfjäll är ställvis anoxiska bottenförhållandena samt fosfatiseringen, som resultatet av analyserna på det fossila benfiskskeletet visade på. Det finkorniga sediment som diatomiten består av förmodas också ha bidragit till den exceptionella bevaringen. Sammanfattningsvis visar Furformationen på många aspekter för exceptionell bevaring. Det finns inte bara en tafonomisk process som kan förklara dess unika innehåll utan ett flertal som bidragit till den fina bevaringen i Furformationen. Tack vare den exceptionella bevaringen i Furformationen har dess fossil bidragit med betydande information, inte minst rörande urtida djurs färg, de moderna fåglarnas ursprung och för paleoklimatrekonstruktioner.

8 Tack

Jag skulle vilja börja med att tacka min handledare Johan Lindgren som hjälpt mig att strukturera arbetet och försåg mig med litteratur, samt varit ett konstant stöd under arbetets gång. Min biträdande handledare Mats Eriksson vill jag tacka för tips om uppsatsens innehåll och dess upplägg. Jag skulle även vilja tacka Carl Alwmark för vägledning i mikroskoperingen och teknisk assistans. Tack till mina vänner Lydia Rönning och Rebecka Stjern som har stöttat mig och gett mig värdefull respons. Slutligen vill jag tacka min sambo Oscar Gustafsson för stöd under projektets gång.

9 Referenser

- Allison, P. A. 1988. Konservat-Lagerstätten - Cause and Classification. *Paleobiology*, 14, 331-344.
- Australian Museum. *Cycloid and ctenoid scales are found in the majority of bony fishes (the Teleostei)*. <https://australianmuseum.net.au/cycloid-and-ctenoid-scales/> (hämtad 2017-05-13).
- Bonde, N., Andersen, S., Hald, N. & Jakobsen, S. L. 2008. *Danekrae - Danmarks bedste fossiler*. Gyldendal, Nordisk Forlag.
- Briggs, D. E. G. & Kear, A. J. 1993. Decay and preservation of polychaetes - taphonomic thresholds in soft-bodied organisms. *Paleobiology*, 19, 107-135.
- Butterfield, N. J. 1990. Organic preservation of non-mineralizing organisms and the taphonomy of the Burgess Shale. *Paleobiology*, 16, 272-286.

- Butterfield, N. J. 2003. Exceptional fossil preservation and the Cambrian Explosion. *Integrative and Comparative Biology*, 43, 166-177.
- Dyke, G. & Lindow, B. 2009. Taphonomy and abundance of birds from the Lower Eocene Fur Formation of Denmark. *Geological Journal*, 44, 365-373.
- Gren, J. A., Sjøvall, P., Eriksson, M. E., Sylvestersen, R. L., Marone, F., Clauss, K., Taylor, G. J., Carlson, S., Uvdal, P. & Lindgren, J. 2017. Molecular and microstructural inventory of an isolated fossil bird feather from the Eocene Fur Formation of Denmark. *Palaeontology*, 60, 73-90.
- Lindgren, J., Uvdal, P., Sjøvall, P., Nilsson, D. E., Engdahl, A., Schultz, B. P. & Thiel, V. 2012. Molecular preservation of the pigment melanin in fossil melanosomes. *Nature Communications*, 3.
- Lindow, B. E. K. & Dyke, G. J. 2006. Bird evolution in the Eocene: climate change in Europe and a Danish fossil fauna. *Biological Reviews*, 81, 483-499.
- Martill, D. M., 1988, Preservation of fish in the cretaceous of Brazil. *Paleontology*, 3, 1-18.
- Martill, D. M., 1989, The Medusa effect: Instantaneous fossilization. *Geology today*, 205.
- Mccoy, V. E., Young, R. T. & Briggs, D. E. G. 2015. Factors Controlling Exceptional Preservations in Concretions. *Palaios*, 30, 272-280.
- McMahon, S., Anderson, R. P., Saupe, E. E. & Briggs, D. E. G. 2016. Experimental evidence that clay inhibits bacterial decomposers: Implications for preservation of organic fossils. *Geology*, 44, 867-870.
- Orr, P. J., Briggs, D. E. G. & Kearns, S. L. 1998. Cambrian Burgess Shale animals replicated in clay minerals. *Science*, 281, 1173-1175.
- Pedersen, G. K. 1981. Anoxic events during sedimentation of a Palaeogene diatomite in Denmark. *sedimentology*, 28, 487-504.
- Pedersen, G. K. & Buchardt, B. 1996. The calcareous concretions (cementsten) in the Fur Formation (Paleogene, Denmark): isotopic evidence of early diagenetic growth. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 43, 78-86.
- Pedersen, G. K., Pedersen, S. a. S., Bonde, N., Clausen, C. H., Larsen, L. M., Lindow, B., Madsen, H., Pedersen, A. K., Rust, J., Schultz, B. P., Storey, M. & Willumsen, P. S. 2011. *Molerområdet geologi - sedimenter, fossiler, askelag og glacialteknik*. Geologisk Museum.
- Pedersen, G. K., Pedersen, S. a. S., Steffensen, J. & Pedersen, C. S. 2004. Clay content of a clayey diatomite, the Early Eocene Fur Formation, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 51, 159-177.
- Pedersen, G. K., Surlyk, F. 1983. The Fur formation a late Paleogene ash-bearing diatomite in northern Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 32, 43-65.
- Rasmussen, J. A., Madsen, H. & Schultz, B. P. S., R. L. Bonde, N. 2016. *The lowermost Eocene deposits and biota of the western Limfjord region, Denmark - Field Trip Guidebook*. 2nd International Mo-clay Meeting, Museum Mors.
- Schoon, P. L., Heilmann-Clausen, C., Schultz, B. P., Sluijs, A., Damste, J. S. S. & Schouten, S. 2013. Recognition of Early Eocene global carbon isotope excursions using lipids of marine Thaumarchaeota. *Earth and Planetary Science Letters*, 373, 160-168.
- Schweitzer, M. H. 2011. Soft Tissue Preservation in Terrestrial Mesozoic Vertebrates. In: JEANLOZ, R. & FREEMAN, K. H. (eds.) *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, Vol 39.
- Waterhouse, D. M., Lindow, B. E. K., Zelenkov, N. V. & Dyke, G. J. 2008. Two new parrots (Psittaciformes) from the Lower Eocene Fur Formation of Denmark. *Palaeontology*, 51, 575-582.
- Wilby, P. R., Briggs, D. E. G., Bernier, P. & Gailard, C. 1996. Role of microbial mats in the fossilization of soft tissues. *Geology*, 24, 787-790.
- Wilson, L. A. & Butterfield, N. J. 2014. Sediment effects on the preservation of Burgess Shale-type compression fossils. *Palaios*, 29, 145-154.

Tidigare skrifter i serien

”Examensarbeten i Geologi vid Lunds universitet”:

472. Fouskopoulos Larsson, Anna, 2016: XRF-studie av sedimentära borrhärnor - en metodikstudie av programvarorna Q-spec och Tray-sum. (15 hp)
473. Jansson, Robin, 2016: Är ERT och Tidsdomän IP potentiella karteringsverktyg inom miljögeologi? (15 hp)
474. Heger, Katja, 2016: Makrofossilanalys av sediment från det tidig-holocena undervattenslandskapet vid Haväng, östra Skåne. (15 hp)
475. Swierz, Pia, 2016: Utvärdering av vattenkemisk data från Borgholm kommun och dess relation till geologiska förhållanden och markanvändning. (15 hp)
476. Mårdh, Joakim, 2016: WalkTEM-undersökning vid Revingehed provpumpningsanläggning. (15 hp)
477. Rydberg, Elaine, 2016: Gummigranulat - En litteraturstudie över miljö- och hälsopåverkan vid användandet av gummigranulat. (15 hp)
478. Björnfors, Mark, 2016: Kusterosion och äldre kustdyners morfologi i Skälderviken. (15 hp)
479. Ringholm, Martin, 2016: Klimatutlöst matbrist i tidiga medeltida Europa, en jämförande studie mellan historiska dokument och paleoklimatarkiv. (15 hp)
480. Teilmann, Kim, 2016: Paleomagnetic dating of a mysterious lake record from the Kerguelen archipelago by matching to paleomagnetic field models. (15 hp)
481. Schönström, Jonas, 2016: Resistivitets- och markradarmätning i Ängelholmsområdet - undersökning av korrosiva markstrukturer kring vattenledningar. (15 hp)
482. Martell, Josefin, 2016: A study of shock-metamorphic features in zircon from the Siljan impact structure, Sweden. (15 hp)
483. Rosvall, Markus, 2016: Spår av himlakroppskollisioner - bergarter i nedslagskratrar med fokus på Mien, Småland. (15 hp)
484. Olausson, My, 2016: Resistivitets- och IP-mätningar på den nedlagda deponin Gustavsfält i Halmstad. (30 hp)
485. Plan, Anders, 2016: Markradar- och resistivitetsmätningar – undersökningar utav korrosionsförhöjande markegenskaper kring fjärrvärmeledningar i Ängelholm. (15 hp)
486. Jennerheim, Jessica, 2016: Evaluation of methods to characterise the geochemistry of limestone and its fracturing in connection to heating. (45 hp)
487. Olsson, Pontus, 2016: Ekologiskt vatten från Lilla Klåveröd: en riskinventering för skydd av grundvatten. (15 hp)
488. Henriksson, Oskar, 2016: The Dynamics of Beryllium 10 transport and deposition in lake sediments. (15 hp)
489. Brådenmark, Niklas, 2016: Lower to Middle Ordovician carbonate sedimentology and stratigraphy of the Pakri peninsula, north-western Estonia. (45 hp)
490. Karlsson, Michelle, 2016: Utvärdering av metoderna DCIP och CSIA för identifiering av nedbrytningszoner för klorerade lösningsmedel: En studie av Färgaren 3 i Kristianstad. (45 hp)
491. Elali, Mohammed, 2016: Flygsanddyners inre uppbyggnad – georadarundersökning. (15 hp)
492. Preis-Bergdahl, Daniel, 2016: Evaluation of DC Resistivity and Time-Domain IP Tomography for Bedrock Characterisation at Önnelöv, Southern Sweden. (45 hp)
493. Kristensson, Johan, 2016: Formation evaluation of the Jurassic Stø and Nordmela formations in exploration well 7220/8-1, Barents Sea, Norway. (45 hp)
494. Larsson, Måns, 2016: TEM investigation on Challapampa aquifer, Oruro Bolivia. (45 hp)
495. Nylén, Fredrik, 2017: Utvärdering av borrhålskartering avseende kalksten för industriella ändamål, File Hajdarbrottet, Slite, Gotland. (45 hp)
496. Mårdh, Joakim, 2017: A geophysical survey (TEM; ERT) of the Punata alluvial fan, Bolivia. (45 hp)
497. Skoglund, Wiktor, 2017: Provenansstudie av detritala zirkoner från ett guldförande alluvium vid Ravlunda skjutfält, Skåne. (15 hp)
498. Bergcrantz, Jacob, 2017: Ett fönster till Kattegatts förflutna genom analys av bottenlevande foraminiferer. (15 hp)
499. O'Hare, Paschal, 2017: Multiradionuclide evidence for an extreme solar proton event around 2610 BP. (45 hp)
500. Goodship, Alastair, 2017: Dynamics of a retreating ice sheet: A LiDAR study in Värmland, SW Sweden. (45 hp)
501. Lindvall, Alma, 2017: Hur snabbt påver-

- kas och nollställs luminiscenssignaler under naturliga ljusförhållanden? (15 hp)
502. Sköld, Carl, 2017: Analys av stabila isotoper med beräkning av blandningsförhållande i ett grundvattenmagasin i Älvkarleby-Skutskär. (15 hp)
503. Sällström, Oskar, 2017: Tolkning av geofysiska mätningar i hammarborrhål på södra Gotland. (15 hp)
504. Ahrenstedt, Viktor, 2017: Depositional history of the Neoproterozoic Visingsö Group, south-central Sweden. (15 hp)
505. Schou, Dagmar Juul, 2017: Geometry and faulting history of the Long Spur fault zone, Castle Hill Basin, New Zealand. (15 hp)
506. Andersson, Setina, 2017: Skalbärande marina organismer och petrografi av tidigcampanska sediment i Kristianstadsbassängen – implikationer på paleomiljö. (15 hp)
507. Kempengren, Henrik, 2017: Förorenings-spridning från kustnära deponi: Applicering av Landsim 2.5 för modellering av lakvattentransport till Östersjön. (15 hp)
508. Ekborg, Charlotte, 2017: En studie på samband mellan jordmekaniska egenskaper och hydrodynamiska processer när erosion påverkar släntstabiliteten vid ökad nederbörd. (15 hp)
509. Silvé, Björn, 2017: LiDARstudie av glaciala landformer sydväst om Söderåsen, Skåne, Sverige. (15 hp)
510. Rönning, Lydia, 2017: Ceratopsida dinosauriers migrationsmönster under kritiden baserat på paleobiogeografi och fylogeni. (15 hp)
511. Engleson, Kristina, 2017: Miljökonsekvensbeskrivning Revinge brunnsfält. (15 hp)
512. Ingered, Mimmi, 2017: U-Pb datering av zirkon från migmatitisk gnejs i Delsjöområdet, Idefjordenterrängen. (15 hp)
513. Kervall, Hanna, 2017: EGS - framtidens geotermiska system. (15 hp)
514. Walheim, Karin, 2017: Kvartsmineralogins betydelse för en lyckad luminiscensdatering. (15 hp)
515. Aldenius, Erik, 2017: Lunds Geotermisystem, en utvärdering av 30 års drift. (15 hp)
516. Aulin, Linda, 2017: Constraining the duration of eruptions of the Rangitoto volcano, New Zealand, using paleomagnetism. (15 hp)
517. Hydén, Christina Engberg, 2017: Drumlinerna i Löberöd - Spår efter flera isrörelseriktningar i mellersta Skåne. (15 hp)
518. Svantesson, Fredrik, 2017: Metodik för kartläggning och klassificering av erosion och släntstabilitet i vattendrag. (45 hp)
519. Stjern, Rebecka, 2017: Hur påverkas luminiscenssignaler från kvarts under laboratorieförhållanden? (15 hp)
520. Karlstedt, Filippa, 2017: P-T estimation of the metamorphism of gabbro to garnet amphibolite at Herrestad, Eastern Segment of the Sveconorwegian orogen. (45 hp)
521. Önnervik, Oscar, 2017: Ooider som naturliga arkiv för förändringar i havens geokemi och jordens klimat. (15 hp)
522. Nilsson, Hanna, 2017: Kartläggning av sand och naturgrus med hjälp av resistivitetmätning på Själland, Danmark. (15 hp)
523. Christensson, Lisa, 2017: Geofysisk undersökning av grundvattenskydd för planerad reservvattentäkt i Mjölkalånga, Hässleholms kommun. (15 hp)
524. Stamsnijder, Joaen, 2017: New geochronological constraints on the Klipriviersberg Group: defining a new Neoproterozoic large igneous province on the Kaapvaal Craton, South Africa. (45 hp)
525. Becker Jensen, Amanda, 2017: Den eocena Furformationen i Danmark: exceptionella bevaringstillstånd har bidragit till att djurs mjukdelar fossiliserats. (15 hp)



LUNDS UNIVERSITET