

## VAN LEVEND SCHELPIER NAAR FOSSIELE SCHELP: TAFONOMIE VAN NEDERLANDSE STRANDSCHELLEN

Gerhard C. Cadée & Frank Wesselingh

### From living mollusc to fossil shell: taphonomy of shells from Dutch beaches

Abstract: Factors that alter shells during the fossilisation process are reviewed, in order to explain the appearance of fossil and modern shells from the Dutch beaches and estuaries. Biological agents that transform the structure and appearance of shells include boring organisms, shell-crushing predators, and parasites. These organisms may influence shell appearance already during life of the mollusc. Hermit crabs living in empty gastropod shells accelerate shell destruction. Physical damage to shells has been overvalued in the past. Physical abrasion is only a common feature in the tidal zone. All shells found on the beach are transported. Such a transport of shells may be over large distances of hundreds of kilometres when attached to algae (particularly *Himantalia*) or other floating matter, but for the major part shells found on the beach represent communities from the shallow coastal zone in the vicinity of the beach. Also, shells eroded from older deposits outcropping on the seabed in the vicinity may contribute substantially to the beach assemblages.

### Inleiding

Momenteel wordt gewerkt aan een uitgave over de Fossiele schelpen van de Nederlandse stranden en zeegaten. In het kader daarvan stelden we ons de vraag welke processen er voor zorgen dat fossiele schelpen er in het algemeen anders uitzien dan recente schelpen. Dit heeft geleid tot het schrijven van dit overzicht van de processen waarbij verse schelpen veranderen, verkleuren, fragmenteren en al of niet uiteindelijk fossiel worden. Waarom zijn sommige op ons strand aanspoelende fossiele schelpen wit, andere zwart-grijs en andere weer bruin? Waarom vind je de ene keer veel kleine slakjes, en de andere keer juist veel (fragmenten van) tweekleppigen? Waarom zijn sommige schelpen vaak aangeboord of beschadigd en andere niet? We behandelen in dit artikel een aantal aspecten van de veranderingen die optreden bij schelpen tijdens het fossilisatieproces. Een deel van die processen begint trouwens al tijdens het leven van de schelpdieren, zoals sommige in schelpen borende organismen. We hopen met dit artikel aan te tonen dat beschadigde schelpen minstens zo interessant kunnen zijn als hele (Cadée, 1996).

Het fossilisatieproces wordt al lang bestudeerd, zelfs Da Vinci hield er zich mee bezig (Cadée, 1991). In 1940 voerde Efremov het begrip tafonomie in (taphein = begraven, nomos = wet, regel) voor de wetenschap die zich bezig houdt met alle processen tussen dood en begraven worden van een organisme, daarbij inbegrepen doodsoorzaak, afbraak, transport en chemische (diagenetische) veranderingen. Tafonomie overlapt gedeeltelijk met paleobiologie (hoe leefden de organismen waarvan we nu de fossielen vinden) en ook de paleoecologie (hoe was vroeger het milieu). Een scherpe afbakening tussen deze vakgebieden is onmogelijk en de definities veranderen ook (Abel, 1912; Müller, 1976; Briggs & Crowther, 1990; Cadée, 1991; Martin, 1999). Tafonomie van schelpdieren valt uiteen in twee disciplines: 'necrolyse' (necrosis, necrobiosis) die dood en decompositie van een schelpdier bestudeert, en biostratigrafie die de geschiedenis van de schelp tot 'definitieve' toevoeging aan het (diepere) sediment bestudeert. Denk hierbij aan beschadigingen, maar ook chemische

veranderingen (diagenese) en transport van schelpen na de dood van het schelpdier en de eventuele reis van een schelp die geërodeerd uit oudere afzettingen weer op ons strand terecht komt (remaniëren).

### Beschadigingen aan schelpen

Hele exemplaren, puntje gaaf, die rapen we het liefst op. Helaas zijn de fossiele maar ook veel recente schelpen van ons strand vaak beschadigd. Randen eraf, of juist de top. Afsgeleten, gepolijst, of met gaatjes. Maar het zijn nou net dit soort beschadigingen die ons heel veel kunnen leren over het verleden van de schelp en de afzetting waar de schelp vandaan komt. Schelpbeschadigingen zijn er in vele soorten en maten, ze zijn onder te verdelen in biogene en niet-biogene beschadigingen.

Er zijn tal van beschadigingen op schelpen te vinden die een biologische oorsprong hebben. Bekend zijn ondermeer vergroeiingen omdat schelpen tegen een hard voorwerp aangroeien. Denk aan dekschelpen die op een *Pecten* groeien en de ribbels daarvan overnemen (fig. 1). Ook blijken parasitaire infecties voor groeifwijkingen en beschadigingen te kunnen zorgen (zie verderop). Maar het meest bekend en bestudeerd zijn beschadigingen door predatoren en in de schelp borende organismen.

### Sporen van predatie

Karakteristieke sporen van aanvallers zijn vaak terug te vinden op schelpen, zij vallen in diverse categorieën in te delen. Er is zeer veel literatuur over verschenen. Bishop (1975), en meer recent Kowalewski & Kelley (2002), Alexander & Dietl (2003) en Zuschin et al. (2003) geven goede overzichtsartikelen. De belangstelling is vooral aangewakkerd door de inspirerende boeken van Vermeij (1978, 1987, 1993), die wees op de wapenwedloop tussen predator en prooidier. Schelpdieren ontwikkelden minder eenvoudig te kraken schelpen, predatoren krachtiger kaken of scharen. Verblijf van schelpen in het maag-darmkanaal van predatoren is meestal te kort om schelpen op te lossen, bij schelpetende eenden rond een uur (de Leeuw, 1997).

### **Schelpenkrakers en brekers**

Diverse vissen zoals roggan (bijvoorbeeld *Raja clavata*), zeewolven (*Anarichas* spp.), kabeljauwachtigen (schelvis *Gadus aeglefinus* en kabeljauw *Gadus callarius*), platvissen (heilbot *Hippoglossus hippoglossus*, schol *Pleuronectes platessa*, schar *Limanda limanda*) kraken schelpdieren (Schäfer, 1964; Muus, 1966). Ook vogels kunnen schelpen inslikken en inwendig kraken. De vogels gebruiken hun sterke maagspieren, de vissen hun sterke (soms secundaire) kauwapparaat. Dit soort predatie is beperkt tot relatief kleine schelpdieren: ze moeten in bek en keelgat passen. Een bergeend zal bijvoorbeeld moeite hebben met het doorslikken van een grote strandgaper en beperkt zich meest tot wadslakjes. Eiders stikken soms in een ingeslikte Amerikaanse zwaardschede (Swennen & Duiven, 1989). Zilvermeeuwen spugen de grove schelpfragmenten uit, alleen fijner gruis passeert het maag-darmkanaal en komt er in de faeces weer uit (Cadée, 1995a). Kleinere schelpdieren kunnen overigens een reis door maag en darmen van vogels soms overleven: zo'n 5% van de wadslakjes (*Peringia ulvae*) in de faeces van bergeenden bleken nog te leven (Cadée, 1988, 1994a)! Door predatoren gekraakte schelp(fragmenten) zijn goed herkenbaar aan scherpe, hoekige randen (fig. 2). Wie de schelp gekraakt heeft is echter niet uit te maken: door eidereend en zilvermeeuw gekraakte kokkels en mossels leveren identieke fragmenten (Cadée, 1994a, 1995a). Eidereenden (Swennen, 1976) en zwarte zee-eenden (*Offringa*, 1991) verzamelen de schelpdieren duikend. Overigens is schelpkraken door vogels ook algemeen in zoet water ((kuifeenden bijvoorbeeld: de Leeuw, 1997; Cadée, 2004a). Dit schelpkraken levert naast macroscopisch herkenbare schelpstukjes ook fijn gruis op (Cadée, 1994a: pl. 1) en draagt zo bij aan de kalkfractie in slib.

Sommige vogels laten schelpdieren die te groot zijn om in te slikken van enige hoogte vallen, liefst op een harde ondergrond (referenties in Switzer & Cristol, 1999). In het Nederlandse kustgebied zie je dat tegenwoordig vooral zilvermeeuwen dit doen met grote mossels, kokkels, strandgapers en oesters (Cadée, 1989, 2001, 2004b). Bonte kraaien kennen deze methode ook, maar zijn tegenwoordig zeldzaam in ons kustgebied. Tinbergen (1950) rapporteert een oude waarneming uit 1919 van bonte kraaien die in Zeeland mossels, kokkels, tapijtschelpen, wulken en hartegels kapot lieten vallen. Wij moeten nu naar de Noorse of Schotse kust gaan om ze aan het werk te zien (Cadée, 2005). Het resultaat is dat van de doubletten van tweekleppigen meestal maar één klep kapot gaat, die dan met het ligament vast blijft zitten aan de andere, meestal onbeschadigde, klep (fig. 3). Bij slakkenhuizen resulteert het nogal eens in een flink gat in de laatste winding (Cadée, 2005). Kapotte wulken op de waddendijk hebben zilvermeeuwen daar niet laten vallen om de wulken, maar om de in de schelp levende heremietkreeften te eten; de wulk is namelijk

uitgestorven in de Waddenzee (Cadée, 1995b; Cadée et al., 1996). Amerikaanse zwaardscheden laten zij soms ook van enige hoogte vallen, maar zilvermeeuwen hebben ontdekt dat de meestal zieke half uit het wad gekropen zwaardscheden waarop zij foerageren ook door flink schudden uit hun schelp zijn te halen, net zoals zij de poten en scharen van krabben afschudden vòòr consumptie (Cadée & Cadée-Coenen, 1994; Cadée, 2000).

Scholeksters foerageren ook op tweekleppigen, zij slikken de schelpen niet in maar steken hun stevige snavel tussen de kleppen naar binnen en maken dan de sluitspier kapot, zodat de schelpen open gaan staan. Soms hakken ze een gat in een van de kleppen en maken van daaruit de sluitspier kapot. Er is veel onderzoek gedaan hoe scholeksters mossels (Tinbergen, 1976), kokkels (Drinnan, 1957) en nonnetjes (Hulscher, 1982) verschalken. Alhoewel de schelpen van door scholeksters geconsumeerde tweekleppigen een karakteristieke beschadiging vertonen (een stukje van een van de kleppen afgebroken, fig. 4) zijn deze nog nooit bij fossiele schelpen gevonden. Toch mogen we er vanuit gaan dat scholeksters ook in het late Tertiair al aanwezig waren. We moeten natuurlijk niet vergeten dat de scholeksters alleen in de getijdezone foerageren en dat de fossilisatiekans van afzettingen uit de getijdezone geringer is dan van sublitorale afzettingen.

Krabben knippen met hun scharen soms langs de randen van tweekleppigen en in de mondranden van slakken (Vermeij, 1978, 1987, 1993; Cadée et al., 1997). Dergelijke aanvallen zijn niet altijd succesvol, soms overleeft de prooi de aanval. Het schelpdier repareert zijn schelp weer. Wat overblijft op de schelp is een typisch hoekig, 'geknipt' litteken (fig. 5) in een slakkenhuis of een rafeilig randje bij een tweekleppige. Schelpen worden in hun leven soms meermaals zonder succes aangevallen door krabben, wat kan leiden tot opeenvolgende littekens.

Bidsprinkhaankreeften (Stomatopoda) vormen een bijzondere groep van predatoren die door het plotseling vooruit laten schieten van hun als een zakmes opgevouwen schaar prooien kunnen spietsen of kapot hameren. Deze laatste eigenschap maakt ze minder geliefd bij aquariumhouders: zij kunnen ook de glaswand doorbreken! Het resultaat is een onregelmatig gevormd gat van 1 tot 7 mm in diameter in tweekleppigen en slakkenhuizen. Baluk & Radwanski (1996) geven mooie voorbeelden van deze vorm van predatie bij Mioocene mollusken. Zij maken ook aannemelijk dat beschadigingen van *Haustator* (*Haustator*) *goettentrupensis* en *Murex* (*Haustellum*) *inoramus* uit het Mioceen van Miste afgebeeld in Janssen (1984, pl. 48 fig. 9 en pl. 53, fig. 40) veroorzaakt zijn door Stomatopoda (fig. 6). Dergelijke beschadigingen zijn nog niet bij (fossiele) schelpen van ons strand gevonden (Cadée, 1998a), maar ze zijn wel te verwachten.

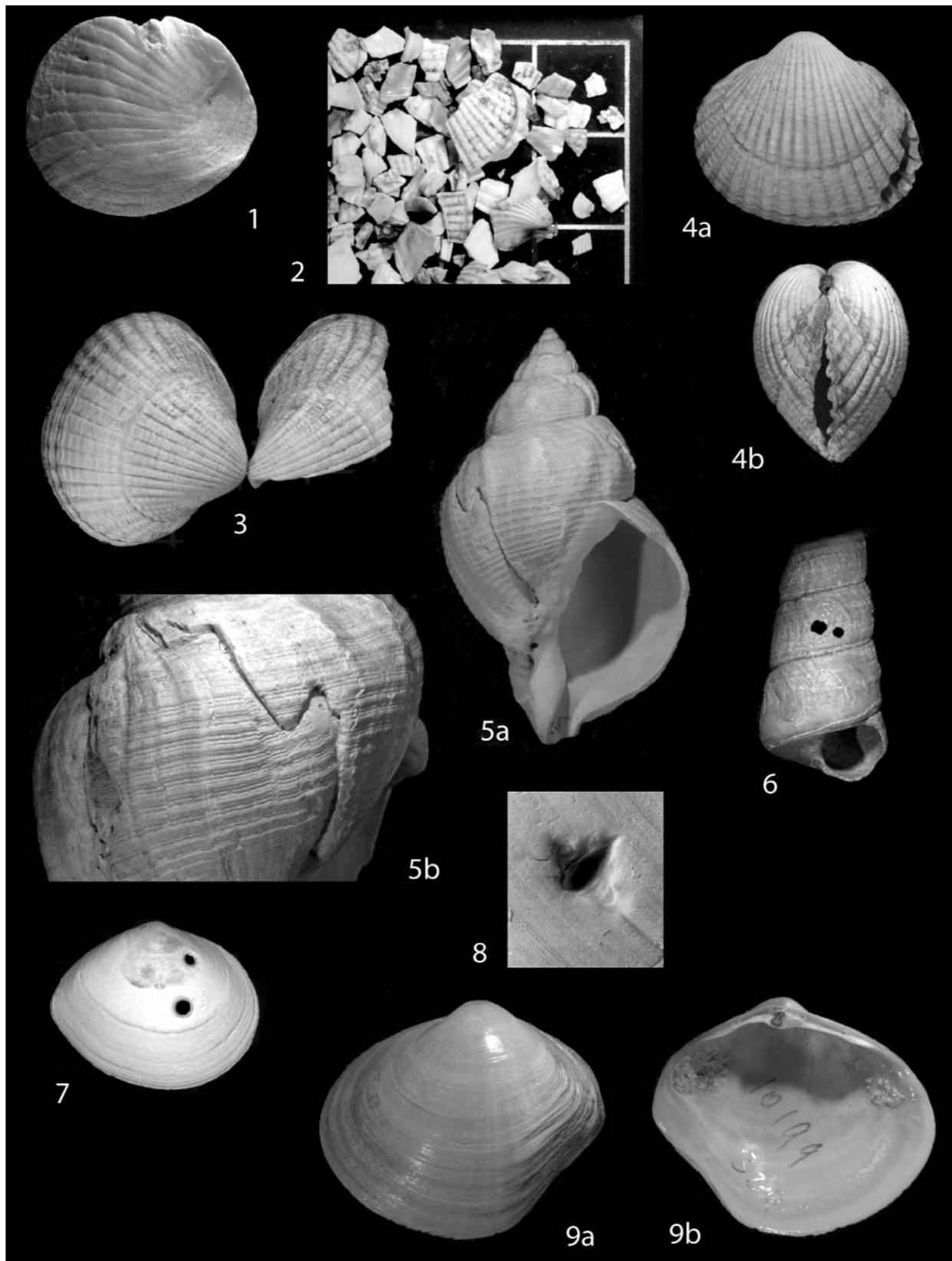


Fig. 1. *Anomia patelliformis* met afdruk van substraat. Domburg. Leg. van der Mark. Breedte 37 mm. Schelp met afdrukken van ribbels van vermoedelijk de platte klep van een grote *Pecten* waarop de *Anomia* leefde.

Fig. 2. Scherp gerande fragmenten van voornamelijk *Cerastoderma edule* uit de faeces van een Eidereend. Dijk Mokbaai, Texel. Leg. G.C. Cadée, 1976. Het raster bestaat uit cm vakken.

Fig. 3. *Cerastoderma edule* van 5 à 10 m hoogte neergegooid door een zilvermeeuw. Dijk Prins Hendrik Polder, Texel. Leg. G.C. Cadée, 2004. Breedte 35 mm. De kant waarop de schelp is geland is gebroken, de andere klep is onbeschadigd.

Fig. 4. *Cerastoderma edule* met karakteristieke beschadiging door een Scholekster veroorzaakt. Wad, Texel. Leg. G.C. Cadée, 1969. Breedte 36 mm. Bij de kokkel worden de schelpen veelal aan de achterzijde beschadigd (het deel van het dier dat het dichtst bij het sedimentoppervlakte →

Biogene fragmentatie van schelpen (door predatoren) is veel algemener dan geologen vaak dachten. Studie van recente afzettingen heeft dat duidelijk gemaakt: Wilson (1967) wees op het grote belang van predatoren bij schelpfragmentatie in het getijdegebied van de Solway Firth (Schotland). Cadée (1968) maakte aannemelijk dat schelpkrakende predatoren ook tot de diepste delen (tot 60 m) in de Ria de Arosa (NW Spanje) actief waren. Eisma & Hooft (1969) berekenden dat mogelijk alle schelpfragmenten van soorten met breekbare schelpen zoals de Tellinidae (*Abra*, *Angulus*, *Macoma*) in de Holocene afzettingen van de zuidelijke Noordzee geproduceerd kunnen zijn door schelpkrakende platvissen. Cadée (1994a, 1995a) berekende dat vogels krabben en platvissen zeker 75% mogelijk wel 90% van alle schelpfragmenten in de Waddenzee produceren!

### **Borende predatoren**

Ronde boorgaatjes komen veel voor in schelpen (fig. 7). Deze gaatjes zijn gemaakt door roofslakken. Over borende roofslakken en predatie bestaat zeer veel literatuur samengevat in o.a. Cadée (1998b) en Kelley & Hansen (2003). In het Nederlandse strandmateriaal gaat het vrijwel steeds om gaatjes gemaakt door tepelhorens (Naticidae), die met een boorvormige rasptong (radula), mede gebruik makend van zuren, door schelpen heen kunnen boren om het dier eruit te zuigen. Door *Natica*'s gemaakte gaatjes lopen taps toe (hebben de vorm van een theekopje), de binnendiameter is kleiner dan de diameter van het gat aan de buitenzijde van de schelp. Bij andere borende slakken zoals de purperslak *Nucella* zijn de wanden bijna verticaal. Ook hier geldt dat aanvallen kunnen mislukken, te zien aan een onvolledige perforatie. Onbegrijpelijker is dat er soms meer dan één volledig boorgat op een schelp voorkomt. Thijssen (1968) geeft een afbeelding van *Macoma balthica* met 3 incomplete boorgaten in de linker en 6 in de rechter klep. Op het frontispice van het Mistboek van Arie Janssen (1984) komt zelfs een slak met wel 10 gaten voor!

*Octopus* boort ovale gaten in schelpen. Wodinsky (1969) bestudeerde het boren dat met de radula gebeurt (misschien met enige chemische hulp) en relatief snel gaat vergeleken met *Natica*: binnen 1 à 2 uur. Bromley (1993) geeft uitstekende afbeeldingen van *Octopus*-gaten in fossiele schelpen, door hem als ichnotaxon *Oichnus ovalis* beschreven (fig. 8). Er is in Nederlandse (fossiele) schelpen nog nooit goed gezocht naar mogelijke beschadigingen door Octopussen. *Octopus vulgaris* komt vandaag de dag voor vanaf de Middellandse Zee

tot in Het Kanaal en trekt in warme zomers ook de Zuidelijke Noordzee in (Muus, 1966).

### **Sifo-etende predatoren**

Platvissen eten soms alleen de sifo's van schelpdieren. De Vlas (1985) bestudeerde dit bij *Macoma* in de Waddenzee. Krabben consumeren delen van de voet bij *Donax* in de Middellandse zee (Salas et al., 2001). Bij beide schelpdieren leidt dit niet tot zichtbare aantasting van de schelp; voet en sifo's herstellen zich weer. Bij *Mactra corallina*, die kortere sifo's heeft, beschadigen de platvissen bij het sifo's afbijten ook een deel van de mantel van het schelpdier. Aangezien deze mantel, die de schelp afscheidt, eerst herstellen moet is het gevolg een vertraagde groei aan de achterzijde van de schelp waar de sifo's uitsteken (fig. 9) (Cadée, 1999b,c). Bij fossiele tweekleppigen is nog niet gekeken naar het voorkomen van vergelijkbare beschadigingen.

### **In de schelp levende borende organismen**

In schelpen levende borende organismen zoals *Polydora*, *Cliona* en veel microboorders komen wijd verbreid voor. Soms boren ze al tijdens het leven van het schelpdier in de schelp, soms alleen erna. In kalk en schelpen borende organismen maken vaak heel specifieke boorpatronen. Boekschoten (1966) was de eerste die in een veel geciteerd artikel een overzicht gaf van de diverse boorsporen in schelpen van ons strand. Daarna is in Nederland door studenten van Boekschoten fraai detailonderzoek gedaan. Goede overzichtsartikelen zijn geschreven door o.a. Bromley (1970), Warme (1975), Golubic et al. (1975), Videler et al. (1986) en Feige & Fürsich (1991). We vermelden hier alleen boorders die in Nederland gevonden zijn, maar er valt nog meer te ontdekken bijvoorbeeld borende Hoefijzerwormen (Phoroniden, Voigt, 1975).

### **Microboorders**

Hieronder vatten we met Golubic et al. (1975) alle microscopische boorders samen. Dit zijn bacteria, fungi, korstmossen, cyanobacteria en vroege "*Conchocelis*" stadia van groen- en roodalg. Alleen met speciale onderzoeksmethoden zijn de boorgaten en -gangen goed te bestuderen, meestal door opvullen ervan met een hars (araldiet) en het daarna oplossen van de (schelp)kalk. Onderzoek met een Scanning Electron Microscop (SEM) is dan meestal onontbeerlijk voor verdere determinatie. Deze microboorders produceren één tot enkele mm dikke draadvormige gangen, welke kleine openingen hebben aan de buitenkant van de schelp. Bij voort-

ligt). Bij andere soorten, zoals mossels (*Mytilus edulis*) is deze beschadiging veelal aan de onderrand te vinden.

Fig. 5. *Buccinum undatum* met 'knipspoor' van een krab. De Kaloot. Leg. Palmkoeck & Braadhorst, 1939-1942. Lengte 74 mm. Deze wulk heeft twee grote aanvallen overleefd (de tweede is links in figuur 5b zichtbaar).

Fig. 6. *Turritella subangulata* met gaten die mogelijk het gevolg zijn van een spietsende stomatopode (bidsprinkhaankreeft). Miste, Winterswijk, Midden Mioceen, leg. A.W. Janssen, 1971. Hoogte 24 mm.

Fig. 7. *Macoma balthica* met twee volledige *Natica* perforaties. Schiermonnikoog. Leg. H. Holsteijn, 1998. Breedte 18 mm.

Fig. 8. Typisch boorgat (3 mm lang) van *Octopus* (in een *Nautilus*, Brisbane, Australië) overgenomen uit Bromley (1993) met toestemming.

Fig. 9. *Mactra stultorum* met een vervormde achterzijde ten gevolge van het afgrazen van de siphonen, vermoedelijk door een platvis. Breedte 35 mm. Texel, paal 28. Leg. G.C. Cadée, 1999.

gaande aantasting raakt de hele schelp doorboord en poreus. De plantaardige boorders zijn beperkt tot waterdieptes waar nog licht kan doordringen; bacteria en fungi komen ook dieper voor. Alhoewel microboorders zeer veel in schelpen voorkomen is goede bestudering pas laat op gang gekomen, vooral na toepassing van de genoemde speciale methodes.

Boorgaten van algen zijn de meest voorkomende boorgaten in schelpen van ons strand (Boekschoten, 1966). Bij lang op het wad liggende strandgaperschelpen kunnen zij karakteristieke 'oplossingsverschijnselen' te weeg brengen (fig. 10). Boekschoten (1966) vond bij Scheveningen een afname van het percentage *Spisula*-schelpen met boorgaten van algen van het strand (100%) naar 15 m diep water (30%). Fungi zijn te herkennen aan de bolvormige vruchtlichamen (diameter ongeveer 10 µm) op de borende zwamdraden. Boekschoten beschrijft verder karakteristieke boorsponen van een alg *Gomontia polyrhiza*. Ze komen meest voor in dikwandige schelpen als *Megacardita planicosta* van Cadzand en wulken op de Waddeneilanden. Ze zijn te herkennen als 0.4 tot 0.8 mm grote rosetten van tunnels. Levende oudere alikruikken (*Littorina littorea*) vond Boekschoten in de Waddenzee steeds doorboord door een korstmos *Arthopyrenia sublitoralis*, herkenbaar als een dicht systeem van tunnels met een diameter van 0.008 mm en putjes aan het oppervlak met een diameter van maximaal 0.1 mm. Sinds de publicatie van Boekschoten (1966) zijn microboorders in het Nederlandse kustgebied nauwelijks verder bestudeerd. Knauth-Köhler et al. (1996) vonden een rijke bacterieflora op mosselschelpen in de Duitse Waddenzee. Vele van deze bacteria bleken in staat de organische matrix van de mosselschelpen af te breken; hierdoor verliezen de schelpen aan sterkte. Tijdens dit afbraak proces lost ook de kalk enigszins op, door deze kalkoplossing ontstaan gaten in het schelpoppervlak van één tot enkele µm diameter waarin kolonies van bacteria groeien.

### Borende tweekleppigen

*Gastrochaena* boort in kalksteen maar ook in dikke schelpen als *Megacardita planicosta*. Het ovale gat wordt met een kalkwandje omgeven; is de schelp waarin geboord wordt te klein dan bouwt *Gastrochaena* een soort iglo van kalk buiten aan zijn boorgat (Carter,

1978; Feige & Fürsich, 1991: pl. 5. fig. 5). Andere borende tweekleppigen boren niet in schelpen maar in ander materiaal zoals stijve klei of veen (boormossels) terwijl de ruwe boormossel *Zirfaea crispata* en de Noordse rotsboorder *Hiatella arctica* soms ook in kalksteen boren (de Bruyne, 2004). In de Westerschelde en van de stranden van West Zeeuws-Vlaanderen en het Slogebied kennen we gefosfateerde druppelvormige stenen met op sommige exemplaren afdrucken van borende tweekleppigen, die we voorlopig als *Gastrochaena* aanduiden (fig. 11). Deze druppelvormige stenen hebben ook vreemde lijnen op de oppervlakte. Het was Bram Goetheer die zich realiseerde dat de lijnen de afdrucken van groeilijnen van de grote Vroeg Oligocene oester *Pycnodonte callifera* zijn. De *Gastrochaena* gebruikte deze oester als substraat! Dit kan overigens ver na het Oligoceen zijn gebeurd.

### Borende sponzen

Bij verzamelaars die wel eens op Cadzand hebben rondgelopen zijn de zwaar geperforeerde *Megacardita*'s een bekend verschijnsel (fign. 12, 13). Het merendeel van de perforaties is toe te schrijven aan borende sponzen. De meeste borende sponzen behoren tot de chemisch borende Clionidae. Sponslarven vestigen zich op een kalkoppervlak en etsen een gaatje in dit substraat (bijvoorbeeld een schelp). De groeiende spons holt daarna deze schelp geleidelijk aan uit. Alleen op grond van de kiezelnaalden (spicula) zijn deze sponzen tot op de soort te determineren (Hoeksema, 1983). Hoeksema (1983) vond in schelpen uit het Deltagebied slechts één soort spons (*Cliona celata*). De Groot (1977) kon aan de hand van de spiculae meer soorten kalkborende sponzen onderscheiden in de Middellandse zee bij Rovinj. Omdat deze kiezelnaalden meestal niet bewaard blijven in de boorgaten is het gebruikelijk voor de boorgaten een eigen nomenclatuur te hanteren. Zij vallen onder het ichnogenus *Entobia* (Bromley & D'Alessandro, 1984). Videler et al. (1986) geven goed geïllustreerd weer hoe uitlopers van etscellen van de spons kleine stukjes kalk losmaken en zo het boorgat vergroten.

### Borende borstelwormen

De best bekende in kalk en schelpen borende worm is *Polydora* (Spionidae) (fign. 14, 15), die al ontdekt werd door van Leeuwenhoek. Van der Pers (1978) vond dat

Fig. 10. *Mya arenaria* die gedeeltelijk opgelost is door algen. Oosterschelde. Leg. G.C. Cadée, 1967. Breedte 87 mm. De *Mya* lag met de bolle zijde naar boven. De algen hebben het oppervlak van de schelp korrelig gemaakt en een deel volledig opgelost.

Fig. 11. Holte-opvulling van *Gastrochaena* sp. De Kaloot. Leg. F. van Nieulande, 1987. Lengte 37 mm. De onregelmatige lijnen op de steen weerspiegelen groeilijnen van de oester waarin deze soort zich boorde. Tekening van Gijs Peeters.

Fig. 12. *Megacardita planicosta lerichei* met *Entobia*. Cadzand. Leg. Martin-Icke. Breedte 47 mm.

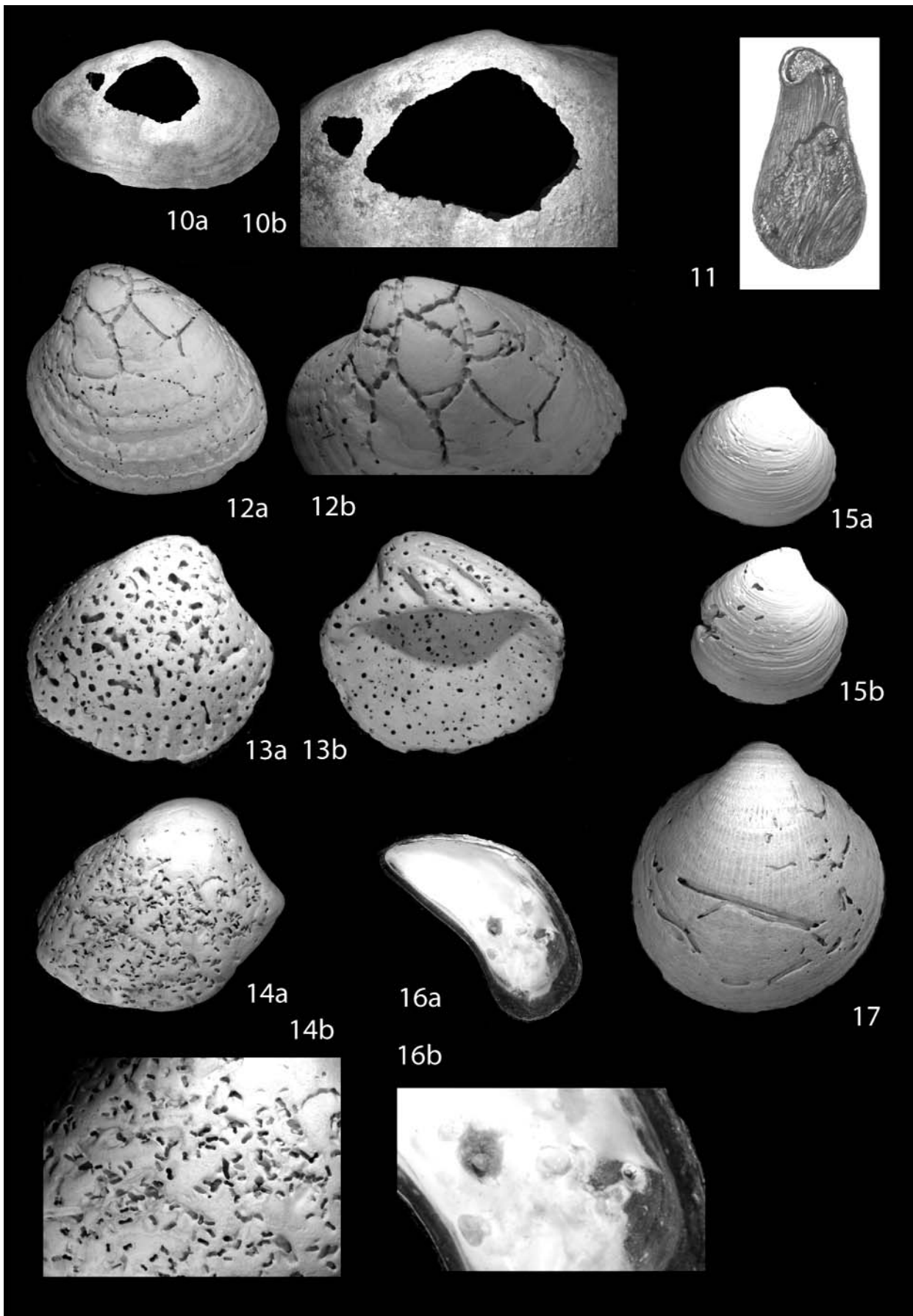
Fig. 13. *Megacardita planicosta lerichei* met *Entobia*. Cadzand. Leg. Martin-Icke. Breedte 46 mm.

Fig. 14. *Megacardita planicosta lerichei* met *Polydora*. Cadzand. Leg. Martin-Icke. Breedte 58 mm.

Fig. 15. *Astarte borealis* zonder (15a) en met (15b) infectie van de worm *Polydora*. Maasvlakte. Leg. A.C. Janse, 1992-1993. Lengte 37 mm (15a) en 33 mm (15b). Geïnfecteerde exemplaren hebben een hogere vorm. *Polydora* vestigde zich aan de achterzijde, die zich bij de levende *Astarte* vlak bij het sediment oppervlak bevindt.

Fig. 16. Binnenzijde van *Mytilus edulis* met blisterparels ter reparatie van schade veroorzaakt door de borende worm *Polydora*. Dijk Prins Hendrik Polder, Texel. Leg. G.C. Cadée, 1997. Lengte 69 mm.

Fig. 17. *Glycymeris* spec. met onbekende gangen van vermoedelijk wormachtigen (cf. *Maeandropolydora*). Westerschelde. Leg. onbekend, 1963. Breedte 68 mm.



*Polydora ciliata* zowel mechanisch met borstels als chemisch boort. *Polydora ciliata* maakt U-vormige gangen in kalk, aan het oppervlak van een schelp zijn deze gangen makkelijk herkenbaar aan de acht-vormige ingang. Ze boren niet alleen in dood substraat: Hertweck (1971) beschrijft ze ook van levende kokkels en Korringa (1951) van levende oesters. *Polydora* vestigde zich kenmerklijk op een nog levende Laat-Pleistocene *Astarte borealis* (fig. 15): ze bevinden zich alle op de achterzijde die het dichtst bij het sedimentoppervlak zit. Boekschoten beschrijft hetzelfde voor enkele Pliocene *Astarte* soorten. Bij *Astarte borealis* beïnvloedden zij bovendien de groei (vergelijk met de *Astarte* zonder (*Polydora* fig. 15a). Oesters en ook mossels vormen een extra kalkafzetting aan de binnenkant van de schelp ('blisters') als *Polydora* de schelp dreigt geheel te doorboren (fig. 16). Bij levende alikruikken *Littorina littorea* vraag je je soms af of de sterke doorboring van vooral de top van de schelp uiteindelijk niet fataal zal zijn voor de slak. *Polydora* leeft slechts gedeeltelijk in de geboorde gang, in een flexibel schoorsteentje waaraan slijb blijft kleven kan hij zich boven het substraat verheffen, noodzakelijk om beter voedseldeeltjes uit het water te kunnen verzamelen.

*Polydora* is niet de enige borstelworm die gangen boort in schelpen. Van der Pers (1978) vond bij Helgoland nog een borstelworm *Dodecaria concharum* in schelpen. Naast de Spionidae noemt Warne (1975) nog het voorkomen van borende borstelwormen bij Cirratulidae, Capitellidae, Terebellidae en Sabellidae. Aan de borende activiteiten en al of niet karakteristieke boorgangen van deze andere wormen is nog zeer weinig onderzoek gedaan. Op grote Pliocene schelpen komen soms sporen van een andere worm voor (fig. 17). Deze vertonen grote overeenkomst met als *Maeandropolydora* beschreven wormsporen (zie bijvoorbeeld Mikulas & Pek, 1996).

### **Borende mosdiertjes**

Aan hetgeen Boekschoten (1966, 1967) hierover schreef is eigenlijk weinig nieuws toe te voegen. Soule & Soule (1969) geven meer informatie over biologie en verspreiding. Borende bryozoën komen voor bij twee van de drie nog levende bryozoënoorden, de Ctenostomata (*Terebripora* en *Immergentia*) en bij de Cheilostomata (*Penetrantia*), het is dus een niet onbelangrijke aanpassing bij de bryozoën. Deze bryozoën zijn te herkennen aan de dunne gangen die zij vlak onder het schelpoppervlak boren, met aan weerszijden ronde, spleet- of komvormige openingen waardoor het mosdiertje met de buitenwereld in verbinding stond en met zijn lofofoor voedsel verzamelt. Soule en Soule (1969) zijn nogal sceptisch over de mogelijkheid soorten te determineren alleen op grond van de sporen die zij maken en zonder hun anatomie erbij te betrekken. De paleontoloog kan helaas niet anders, maar zou zich misschien moeten beperken tot het beschrijven van ichnospecies (ichnosporten).

Enkele op schelpen groeiende korstvormende mosdiertjes etsen holtes in het schelpoppervlak (*Electra* zie Boekschoten, 1966 en *Hippothoe* zie Walker, 1988), waarvan ook na verdwijnen van de bryozoënkolonie zelf het patroon achterblijft.

### **Borende zeepokachtigen**

Waarschijnlijk is *Trypetesa* (syn. *Alcippe*) helemaal niet zo zeldzaam langs onze kust. Het is een in schelpen borende zeepokachtige (Acrothoracica) en alleen bekend uit door heremietkreeften bewoonde slakkenhuizen (fig. 18), vooral van wulken. Lucas (1958) was de eerste die *Trypetesa* in Nederlands materiaal herkende aan de typisch komvormige openingen van de in schelpen geboorde slechts enkele mm diepe levensruimte. Het gaat om solitaire crustaceën, die soms wel met een aantal bij elkaar voorkomen maar geen echte kolonievormers zijn: ze zijn niet onderling verbonden. De mogelijk ermee te verwarren borende bryozoë *Spathipora* leeft in kolonies, de kleinere afzonderlijke openingen zijn onderling wel verbonden. Boekschoten (1966) en Lambers & Boekschoten (1986) beschrijven *Trypetesa* van Nederlands materiaal en Holsteijn (1999) schreef het meest recente artikel over Nederlandse *Trypetesa*. Reeds Darwin raakte gefascineerd door deze borende zeepok (Stott, 2003).

'Echte' zeepokken vestigen zich soms in de sutuur van levende gastropoden, of op de columella (*Scaphella*, fig. 19). Dat deze zeepokken zich op de schelp van een levende slak vestigen blijkt uit het feit dat *Scaphella* door extra kalkafzetting trachtte de zeepok te overgroeien.

### **Graassporen**

In schelpen borende algen en andere microboorders zijn niet veilig voor grazers. Die schrapen eenvoudig de buitenlaag met algen af van de schelp. Zij hebben daartoe een stevige radula ontwikkeld en de graassporen zijn als parallele groefjes herkenbaar en fossiliseerbaar. Jüch & Boekschoten, (1980) onderzochten graassporen gemaakt door *Littorina littorea* en de keverslak *Lepidochitona cinereus* op schelpen in de Waddenzee. Napslakken als *Acmaea* en *Nacella* maken vergelijkbare parallele groeven in schelpen (Farrow & Clokie, 1979; Cadée, 1999d). Ook op het land liggende schelpen ontkomen niet aan begrazing, maar dan door landslakken (Cadée, 1999a).

Ook reguliere zee-egels kunnen fossiliseerbare graassporen maken. Deze sporen worden gemaakt met de vijf stevige tanden in de zogenaamde lantaarn van Aristoteles. Anders dan bij de radulasporen zijn deze sporen radiaal, bestaande uit vijf bundeltjes krassen veroorzaakt door de vijf tanden van de lantaarn (fig. 20). Goede afbeeldingen staan in Bromley (1975), die er het ichnogenus *Gnathichnus pentax* voor opstelde. Maar ook Abel (1935) kende ze al. Op Nederlandse schelpen is voorzover wij weten *Gnathichnus* nog niet gevonden.

### Beschadiging door heremietkreeften

Een heel ander type beschadiging zijn sleeplekken die aan de voorkant op de laatste winding van slakkenhuizen te vinden zijn (fig. 21). Dit soort plekken wijst op de bewoning door een heremietkreeft. Sleeplekken op fossiele slakken kunnen van recente makelij zijn, als de heremietkreeft een fossiele schelp als woning heeft verkozen. Ze worden echter ook aangetroffen op slakken die we *in situ* vinden (Pliocene van Tielrode, Boekschoten, 1967) en dan was dus een Pliocene heremietkreeft de bewoner. Heremietkreeften zorgen ook voor transport van slakkenhuizen (Walker, 1989). Toen in de zomer van 2002 (Wolf & Wolf, 2002) en 2003 lokaal grote aantallen kleine heremietkrabben (*Diogenes pugilator*) op het Texelse strand voorkwamen waren lege alikruiken op het strand een zeldzaamheid.

Walker (1988, 1989) deed uitgebreid onderzoek naar hoe je door heremietkreeften bewoonde schelpen kunt herkennen (als de kreeft zelf verdwenen is). Slakkenhuizen met een heremietkreeft hebben meer begroeiing en borende organismen. Dat zie je ook langs onze kust. Door de heremietkreeft *Pagurus bernhardus* bewoonde slakkenhuizen zijn beter toegankelijk voor allerlei zich op en in de schelp vestigende organismen. De heremiet blijft immers veel meer op het sediment dan de wulk of tepelhoorn die het huis eerst bewoonde. Door *Diogenes pugilator* bewoonde slakkenhuizen lijken minder begroeid, misschien omdat deze soort meer ingegraven leeft? Hier is nog geen onderzoek naar gedaan.

### Beschadiging door parasieten

In Nederland is hier relatief weinig onderzoek aan gedaan, maar Lauckner (1980, 1983) geeft een uitstekend overzicht. Trematoden (zuigwormen) spelen een belangrijke rol als parasiet van mollusken. Veel trematoden hebben een ingewikkelde levenscyclus waarbij twee tussengastheren en een eindgastheer (vogel of vis) optreden. De eerste en tweede tussengastheer kunnen mollusken zijn. Het uitvissen van zo'n gehele levenscyclus is niet eenvoudig. Lang niet altijd heeft dat tussengastheerschap effect op de schelp. Rothschild & Rothschild (1939) meenden gigantisme bij wadslakjes te kunnen verklaren uit destructie door trematoden van de gonaden van het wadslakje met als gevolg verstoring van fysiologie en hormonenhuishouding. Alhoewel Ankel (1962) dit verband tussen parasitaire infectie en gigantisme in *Peringia* niet kon aantonen is Gorbushin (1997) daar wel in geslaagd. Afwijkend, asymmetrisch gegroeide (kromme) slakkenhuisjes wijten Rothschild en Rothschild (1939) ook aan parasieten; het komt ook voor bij Mioocene gastropoden uit het Weense Bekken (Abel, 1935: fig 465) en bij Oligocene Cerithiums bij Tongeren (eigen waarnemingen). Bij op het strand aanspoelende (fossiele) gastropoden is dit nog nooit onderzocht.

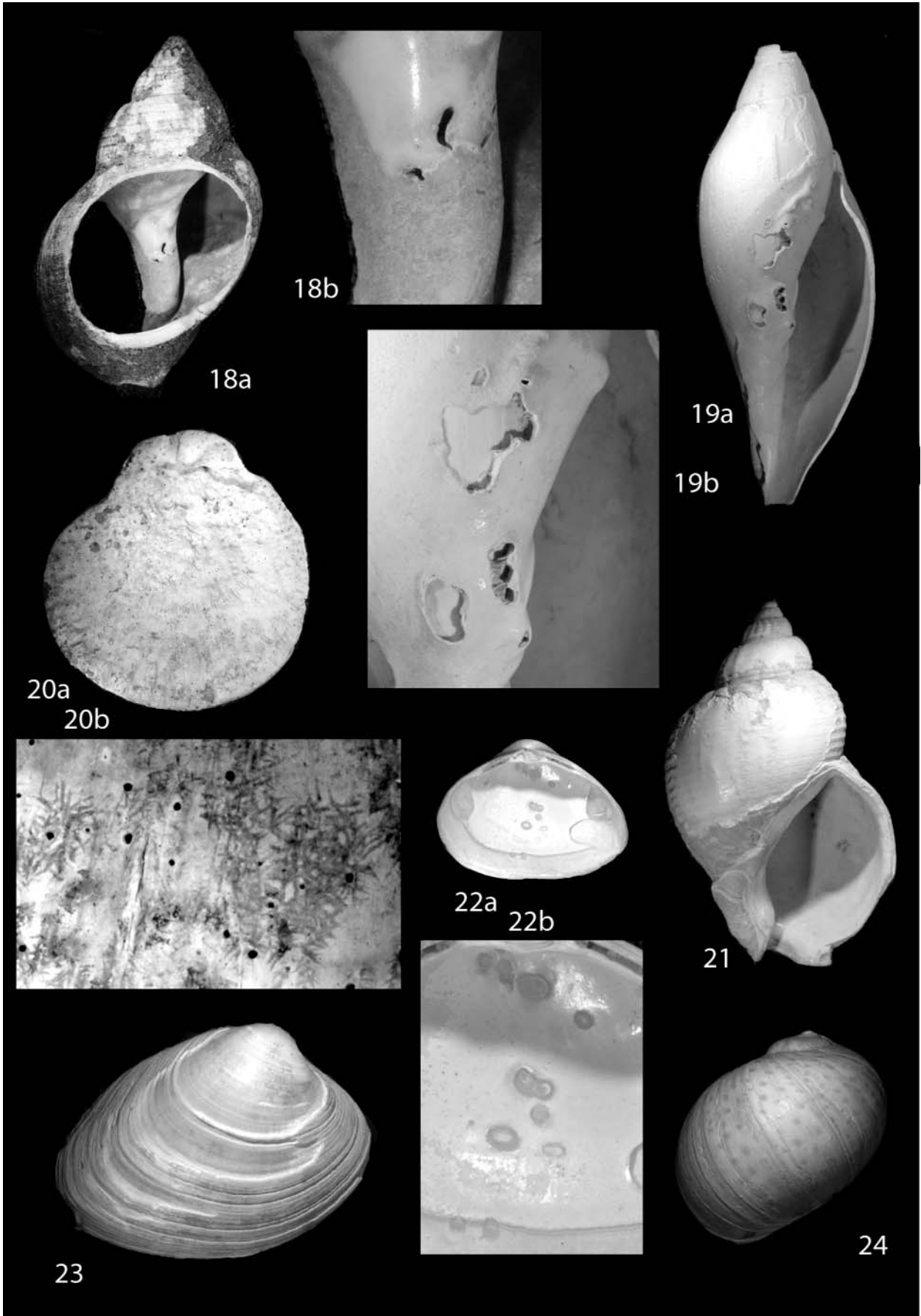
Parels zijn kalkconcreties gevormd in een schelpdier als reactie op het binnendringen van een vreemd object,

vaak een parasitaire trematode. Deze binnendringer kan omgeven worden door een parelzakje, waarbij een parel ontstaat die niet vastgegroeid is aan de schelp, voor de handel de meest waardevolle. Meestal blijft de parelvorming verbonden met de binnenzijde van de schelp en ontstaan wat men wratparels of blisters noemt (Coomans & Brus, 1989). Alhoewel dergelijke blisterparels gewone verschijnselen zijn bij vele tweekleppigen (Lauckner, 1983) is er in Nederland nog weinig onderzoek aan gedaan (Kronenberg, 2004). Vooral bij mossels zijn kleine parels en blisters vrij algemeen (fig. 16). Johannessen (1968) beschrijft schelpdeformaties door trematoden bij tapijtschelpen; vooral oudere exemplaren vertonen aan de binnenkant erosie en afwijkende kalkafzetting. Tenslotte veroorzaken tussen mantel en schelp levende trematoden kenmerkende kleine putjes aan de binnenzijde van de schelp. Campbell (1985) beschreef dit bij *Abra tenuis*; Ruiz & Lindberg (1989) geven voorbeelden bij fossiele schelpdieren. Het blijkt lang geen zeldzaamheid bij op Texels strand opgeraapte *Spisula*'s (fig. 22), maar ook hier is in Nederland nog nooit goed naar gekeken. Wel is het een aardig voorbeeld van hoe organismen als trematoden zonder grote fossilisatiekans, toch dankzij hun nagelaten sporen een 'fossil record' op kunnen bouwen.

### Schelpbeschadigingen door niet-biogene factoren

Oplossingsverschijnselen van de schelp treden vaak al tijdens het leven van schelpdieren op, het eerst aan de oudste delen: de umbo of top. Chemische oplossing en de activiteit van (micro)boorders gaan hierbij vaak hand in hand, ze zijn ook moeilijk te onderscheiden. Boekschoten (1966) sprak al van 'pseudoboorgaten' veroorzaakt door oplossingsverschijnselen. Hij wijst op een verschil: pseudoboorgaten volgen de schelpstructuur, echte boorgaten gaan daar dwars doorheen. In het laboratorium zijn deze processen te scheiden. Glover & Kidwell (1993) onderzochten oplossingsverschijnselen bij schelpen van *Nucula sulcata* en *Cerastoderma edule* in zeewater dat wel en niet verzadigd was met aragoniet. Onder niet-steriele omstandigheden verliep de achteruitgang van de schelpen tweemaal zo snel: micro-organismen zijn een duidelijke katalysator bij deze chemische processen! De achteruitgang manifesteerde zich in het verdwijnen van de oppervlakteglans en was het gevolg van het verdwijnen van de organische matrix van de schelp, een proces dat onafhankelijk van de aragonietverzadiging optrad en vooral een gevolg was van microbiële microboorders. Ook Knauth-Köhler et al. (1996) wijzen op een nauw samengaan van chemische oplossing en bacteriële activiteit.

Fragmentatie van schelpen die niet veroorzaakt is door biologische factoren maar door waterbeweging is veel minder algemeen dan menigeen denkt en beperkt tot de brandingszone. Zeestromingen langs onze kust zijn te zwak om schelpen te breken (Schäfer, 1962; Feige & Fürsich, 1991). Flemming et al. (1992) argumenteren



dat normale getijstroomen in de Waddenzee zelfs niet sterk genoeg zijn om schelpen te transporteren. Transport wordt hier door golven opgewekt in ondiep water. De grote concentraties van schelpmateriaal in de grote geulen ontstaan doordat schelpen vrijkomend bij geulerosie zich geholpen door de zwaartekracht in de diepste geulen concentreren. Een verdere concentratie vindt dan plaats door het wegvoeren van het sediment tussen de schelpen met de stromingen (winnowing). Alleen onder speciale omstandigheden, bijvoorbeeld bij zware stormen, treden stroomsterktes op die wel (en dan massaal) schelpen kunnen transporteren.

Niet-biogene fragmentatie van schelpen treedt vooral op in de brandingszone, maar robuuste schelpen zoals kokkels blijken in staat om lange tijd in de brandingszone vrijwel onbeschadigd door te komen. Een karakteristieke beschadiging van kokkelschelpen in de brandingszone is wat Pratje (1929) reeds beschreef als 'Fazettierung', er ontstaat een gat in de losse klep vlak onder de top dat geleidelijk aan groter wordt naarmate de schelp langer heen en weer getransporteerd wordt over de zandbodem. Alleen als in de brandingszones ook veel stenen meerrollen werkt deze als een soort 'tumbler'. Zelfs van stevige slakkenhuizen blijft dan als laatste alleen de spil over (Schäfer, 1962: fig. 96). Tere schelpen zullen uiteraard makkelijker breken. Het breekpatroon van schelpen is vaak karakteristiek (Hollmann, 1968). Schelpfragmenten die langere tijd in de brandingszone verblijven worden daar afgerond, gepolijst. Dat is het enige verschil met fragmenten geproduceerd door een predator en dat onderscheid is niet altijd eenvoudig. Temeer daar ook door predatoren gevormde fragmenten vervolgens in de brandingszone kunnen afronden. Rogalla & Amler (2003) hebben de studie van het afslijpen van schelpen in de energierijke brandingszone weer nieuw leven ingeblazen. Zij wijzen vooral op de per soort karakteristieke veranderingen in de oppervlaktestructuur, waarbij bijvoorbeeld bij kokkels de umbo verdwijnt net als Pratje (1929) reeds vond, en bij *Spisula*, *Dosinia* en *Venerupis* door differentiële slijtage een oppervlaktestructuur ontstaat die overheerst wordt door enkele concentrische ribben, waarbij de kans ontstaat dat men denkt met een andere soort te maken te hebben (zie fig. 23).

In de brandingszone levende schelpdieren kunnen letsel oplopen bijvoorbeeld door botsingen met rollende stenen. Dergelijke beschadigingen zijn niet altijd dodelijk en reparatie is dan mogelijk. Op onze kust waar stenen

zeldzaam zijn zal dit geen belangrijke rol spelen, maar Ankel (1942) geeft voorbeelden van alikruiken en Cadée (1999d) beschrijft schelppreparaties na botsingen bij aan *Patella* verwante napslakken in Antarctische wateren.

### Kleur van schelpen

De fossiele fauna's van specifieke vindplaatsen hebben vaak een eigen kleur. Zo zijn schelpen uit Retranchement vaak gelig, die van Cadzand-Bad en de Friese waddeneilanden veelal donkerblauw, die uit de Westerschelde overwegend kalkwit en van de Steenbanken oranjebruin. Binnen een fauna zijn er soms soorten met een heel eigen kleur. Bijvoorbeeld *Pholas dactylus*-fragmenten uit Retranchement zijn vaak crème-oranje van kleur, en *Flexopecten flexuosus* is meestal donkergrijszwart. De meeste van deze kleuren zijn niet de oorspronkelijke kleuren, maar secundaire kleuren, bijvoorbeeld door opname van ijzerverbindingen, blauwzwarte ijzersulfiden en bruine ijzeroxiden (Kessel, 1936). We kennen een aantal soorten die regelmatig worden gevonden met nog hun oorspronkelijke kleurpatronen, zoals oranje banden op de Pliocene *Gemmula antwerpensis* uit Zeeland, of een kleurpatroon van stippen bij de Pliocene *Natica crassa* (fig. 24). De betreffende soorten hebben kleurpigmenten verankerd in hun schelp die daardoor beter bewaard blijven tijdens fossilisatie. Onafhankelijk van elkaar vonden Krueger (1971) en Van Regteren Altena & Gittenberger (1972) dat de originele kleuren van fossiele schelpen veel beter zichtbaar zijn bij gebruik van UV-licht. Maar Comfort (1950, 1951) had al eerder UV-licht hiervoor gebruikt en ontdekt dat het porphyriene pigmenten in schelpen zijn die fluoresceren onder UV-licht. Een geschikte lamp hiervoor is aan te schaffen bij een postzegelwinkel, zie Karnekamp (2000) en Raven (2000).

Tegenover het zeldzame voorkomen van schelpen met oorspronkelijke kleurpatronen staat vrijwel zonder uitzondering het voorkomen van secundaire kleuring. Soms is het zelfs mogelijk op grond van deze secundaire kleur (fragmenten van) moeilijk determineerbare soorten in één oogopslag te herkennen. Te denken valt aan de meest geelwitte Pliocene *Mytilus antiquorum*, die duidelijk afsteekt bij de blauwbruine familieleden, de overwegend gele Pliocene *Aquiptecten wagnaari* en bruinpaarse Mioocene *A. angelonii* die op kleur vaak goed te onderscheiden zijn van nauwe verwanten. *Pycnodonte queteleti* werd door Moerdijk (pers. meded.) in eerste instantie als soort herkend omdat deze dezelfde

Fig. 18. *Buccinum undatum* met sporen van *Trypetesa* op de spil. Schelphopen Waddenzeeschelpen, Leg. H. Holsteijn. Lengte 75 mm.

Fig. 19. *Scaphella lamberti* met deels overgroeide zeepokken op de spil. Westerschelde. Leg. M. Gerhard. Lengte 99 mm.

Fig. 20. *Chlamys islandicus* met zee-egel graassporen. Tromsø, Noorwegen. Leg. G.C. Cadée, 1998. Lengte 90 mm.

Fig. 21. *Buccinum undatum* met afgesleten voorzijde ten gevolge van heremietkreeft bewoning. Westerschelde. Leg. van der Slik. Lengte 56 mm.

Fig. 22. *Spisula subtruncata* met deformaties door trematoden. De Hors, Texel. Leg. G.C. Cadée, 2004.

Fig. 23. *Venerupis aurea senescens* met karakteristieke slijtpatronen rond de umbo en het centrale deel van de schelp. Hierdoor ontstaan secundaire concentrische 'ribben'. Oosterschelde. Leg. P. Creutzberg, 1946-47. Lengte 54 mm.

Fig. 24. *Natica crassa* met typische stippelpatroon. Westerschelde. Leg. H. van Haren. Breedte 24 mm.



Fig. 25. Wintersterfte: massaal angespoelde *Ensis americanus* op Ameland bij Nes, 18 april 2003, foto Sylvia van Leeuwen.

Fig. 26. Sortering van schelpen op de Kaloot (foto's van Freddy van Nieuulande) **26a**. Overzicht van het strand. De strepen in de schelpenbank zijn de gruisssporen die ontstaan bij terugrollende golven; **26b** toont een typische bij storm afgezette schelpenbank met veel grote schelpen en drijvend materiaal; **26c** geeft hiervan een close-up met grote *Cerastoderma*'s en enkele fossiele Pectinidae. Het uitgerolde materiaal aan de basis van de stormbank (**26d**) is rijk aan klein rollend materiaal: veenbrokjes en (in dit geval fossiele) slakjes.

land onderzoek naar hebben gedaan. Timmermans was vooral geïnteresseerd in de vorming van "Beach-cusps" met het op regelmatige afstand voorkomen van schelp- of ander aanspoelsel. Vorming daarvan ontstaat volgens hem als de strandopwaarts gerichte stroom iets minder sterk is dan de erosie door het aflopende water. Van der Baan vond vooral grote schelpen bij de Hoogwaterlijn waaronder relatief veel kokkels, en kleinere schelpen lager op het strand waaronder vooral *Spisula*. Als verklaring geeft zij dat de naar zee teruglopende stroming op

het strand niet sterk genoeg is om grote schelpen terug te voeren, wel de kleinere. Onafhankelijk komt Anonymus (1983) met eenzelfde verklaring voor het voorkomen van massieve en dikschalige fossiele schelpen hoog op de Hoge Springerplaten in de Westerschelde. Een vergaande sortering naar grootte en daarmee ook naar soort is bekend uit de Waddenzee waar aanspoelsel langs de kwelderrand een sortering in wadslakjes, alikruikken en mosselaanspoelsel kent (Ankel, 1942: fig. 201). Het is ons opgevallen dat op de

kleur heeft als de Laat-Eocene *Cubitostrea ventilabrum*, waarmee hij in ontsluitingen samen voorkomt. Vervolgens bleek deze soort ook op andere schelpkenmerken te onderscheiden van de sterk erop gelijkende maar Miocene *Pycnodonte navicularis*.

Secundaire kleuring bij aangespoelde schelpen op ons strand is het gevolg van chemische processen in de sedimenten waarin schelpen zijn afgezet voordat ze zijn geremanieerd. Zuurstofarme, H<sub>2</sub>S-rijke, donkere modder verkleurt de aldaar aanwezige schelpen donkerblauw. Dergelijke kleuring kunnen we verwachten in milieus met weinig waterbeweging (energie) en zuurstof en dat zijn zowel diepere mariene afzettingen (>30 m), slibrijke wadplaten die net onder het sediment oppervlak zuurstofloos zijn en de bodems van zeegaten/kustmeren met weinig zuurstof. In een aantal van de diepere putten in de Hammen (Oosterschelde) vinden we bijvoorbeeld recente fauna's die in allerlei fasen van blauwkleuring verkeren. Uit het feit dat ook muiltjes (*Crepidula fornicata*) soms helemaal blauw zijn, leiden we af dat het proces heel snel kan gaan. Muiltjes zijn pas in het begin van de 20ste eeuw in ons faunagebied geïntroduceerd. Ook de oranjekleuring van schelpen van de Steenbanken blijkt een snel proces te zijn. Rijken (1996) toonde aan de hand van een oranjekleurige pijpenkop aan dat materiaal in tijd van honderden jaren kan verkleuren. Recente verkleuringen zijn overigens niet erg standvastig. Vaak blijken schelpen weer te ontkleuren als ze een paar dagen in zoet water liggen. Dat geldt niet voor oudere verkleuringen. Aragonitische schelpen uit grovere zanden hebben de neiging vrij snel te 'ontkalken' en wit of geel te worden. De Pliocene Westerschelde fauna's zijn daarvan een voorbeeld. De calcitische oesters en mantelschelpen verbleken niet, zij zijn hierdoor makkelijk herkenbaar tussen de aragonitische schelpen.

Bij schelpen die zowel fossiel als recent voorkomen zijn er redelijk bruikbare indicatoren om in te kunnen schatten of we met een fossiel te maken hebben of met een recente schelp: de mate waarin de schelp licht doorlaat en de verkleuring van de schelp. Recente en subfossiele schelpen laten vrijwel altijd in een waarneembare mate licht door (kijk bij dikschalige soorten naar de randen). Dit komt doordat de schelp is opgebouwd uit regelmatig geordende prismatische kristallen, waar het licht doorheen kan vallen. Wanneer schelpen langere tijd in de bodem verblijven, vindt – door chemische inwerking – omzetting van de oorspronkelijke kristalstructuur plaats (rekristallisatie). De schelpen worden hierdoor opaak. Veelal zijn schelpen die geen licht doorlaten fossiel. De redenering is echter niet absoluut en mag zeker niet worden omgekeerd. Sterk calcitische schelpen bezitten een erg stabiele kristalstructuur. De Pliocene wijde mantelschelpen *Aequipecten opercularis* van de Zeeuwse stranden zijn daar een goed voorbeeld van: deze zijn

meestal nog doorschijnend. Maar ze zijn wel bijna allemaal egaal geelbruin verkleurd. In ieder geval komen de heldere kleuren die de recente schelpen kunnen vertonen niet voor en zijn resten van kleurpatronen op de schelp maar hoogst zelden te zien.

### Transport

Het strand kunnen we zien als een 'toonbank' van voor de kust in zee levende dieren. Alle schelpen die we op onze stranden vinden zijn aangevoerd, ze komen uit zee. Van Regteren Altena (1959) sprak dan ook van het strand als begraafplaats. Soms komen ze van ver, maar het grootste deel leefde dichtbij. De Bruyne (1990) en de Bruyne & van der Valk (1991) toonden aan dat levende of uiterst vers aangespoelde schelpdieren afkomstig zijn uit ondiep water vlak voor de kust. Alleen bij hoge uitzondering spoelt materiaal aan van dieper dan 20 m. Dit landwaarts transport wordt vooral veroorzaakt door golfwerking. Zeewaarts transport treedt ook op in ondiep water (tot ongeveer 7 m) en wel vooral daar waar 'rip-currents' optreden, lokaal geconcentreerde stromingen van de kust af. Langs de Noord-Hollandse kust treedt geen noemenswaardig noordwaarts transport van schelpmateriaal evenwijdig aan de kustlijn op (de Bruyne & van der Valk, 1991: p. 43). Cadée (1968: p. 42-45) vergelijkt kustwaarts transport in de Ria de Arosa (NW Spanje) met gegevens uit oudere literatuur. In beschutte gebieden is zo'n transport beperkt tot een zone van 5 à 7 m diepte, in meer 'open' gebieden spoelen op het strand nog schelpen aan die 10 tot 15 m diep leven. De diepte tot waarop golven invloed uitoefenen op de bodem is beslissend.

Fossiele schelpen die op onze stranden aanspoelen kunnen ook inzicht geven over dit kustwaarts transport. Zo vond Wilderom (1966) dat fossiele schelpen aanspoelend op de Kaloot afkomstig waren van een 18 m diep liggende en daar door getijstromen geërodeerde laag; zie hierover ook Janse, 2000. Tenslotte zijn er aanwijzingen dat zeer kleine schelpen redelijke afstanden kunnen afleggen met kustparallele stromingen. Gemiddeld genomen neemt de grootte van Eocene soorten af van Cadzand naar het noorden. Op Goeree (Ouddorp) zijn verschillende Eocene soorten gevonden, zonder uitzondering kleine soorten en exemplaren (De Bruyne et al., 1987). Dit patroon lijkt het gevolg van een sorteringseffect door een zuid-noord stroom. Dezelfde stroom die langs onze kust kleine Boven-Krijt foraminiferen uit de Kanaalkust noordwaarts voert naar Zeeland en tot in de Waddenzee (van Voorthuysen, 1960) en kleine Eocene en Pliocene mosdiertjes geërodeerd van de zeebodem bij België en Zeeland in kustsedimenten tot IJmuiden brengt (Lagaaij, 1968). Cappers (1993) vond in aanspoelsel langs de Rijn en op het strand bij Wassenaar ongeveer 0.2 mm grote megasporen van Boven-Carbonische planten die mogelijk aangevoerd zijn uit afzettingen ontsloten langs de Roer in Duitsland en met de Rijn

en later met de noordwaartse stroom langs de kust zijn getransporteerd.

Het remaniëren van fossiele schelpen is een in de tijd terugkerend proces. Zo vinden we bijvoorbeeld in de Roompot (voor Noord-Beveland) faunas van ondermeer Eemien, Vroeg-Pleistoceen en Pliocene ouderdom. Echter, de Roompot ter plaatse is maximaal 35 meter diep, terwijl Vroeg-Pleistocene afzettingen in de nabijgelegen boring Vrouwenpolder (42D21-28: voorlopige data van Anton Janse) aantonen dat Vroeg-Pleistocene fossilhoudende lagen pas bij 47 meter diepte beginnen, en Pliocene lagen pas onder de 53 meter voorkomen. Rijken (1992) suggereerde dat aanvoer van fossiel materiaal in een oude getijdengeul verantwoordelijk was voor het voorkomen van de fossiele schelpen in de Roompot. Boring Vrouwenpolder heeft echter een 'Eemien'-traject (31.00-40.50 m onder maaiveld) met heel veel omgewerkt materiaal. Het is niet helemaal uit te sluiten dat het om een Holocene fauna met 'Eemien' en Vroeg-Pleistocene elementen gaat, maar gezien de diepte ligt dat niet voor de hand. 'Eemien'-indicatoren zijn *Venerupis aurea senescens* en *Ceratostoma erinaceum*. De Vroeg-Pleistocene indicatoren (zoals *Yoldia heeringi/oblongoides*, *Macoma obliqua* en *Acila cobboldiae*) zijn bepaald algemeen in dit interval. Dit wijst er op dat ter plekke tijdens interglacialen fossiele faunas successievelijk kunnen remaniëren. Hierdoor kunnen faunas, die op een plaats te diep voorkomen om rechtstreeks op het strand te kunnen aanspoelen, daar in meerdere remaniëringsstappen door de tijd heen alsnog terecht komen. Overigens kunnen getijdengeulen in het Zeeuwse tot wel 60 meter diep worden (zoals bijvoorbeeld de Noordnol nabij Borssele in de Westerschelde).

Inmiddels hebben we tal van aanwijzingen dat rivieren een belangrijk transport medium zijn voor fossiele mariene schelpen. Met name een aantal observaties van Anton Janse wijzen daarop. Ten eerste het voorkomen van Chattien (Laat-Oligocene) soorten zoals *Laevicardium tenuisulcatum*, *Astarte kickxi* en *Dentalium geminatum* op de Maasvlakte. Deze soorten kennen we alleen uit het Niederrhein gebied uit de 'ondiepe' ondergrond. Inmiddels zijn er Rijngrinden met mooie Miocene en Pliocene faunas bekend uit de omgeving van Nijmegen (Lippe, 1999), en dus wijst alles erop dat de Rijn ook verantwoordelijk kan zijn voor het voorkomen van de Oligocene exotica op de Maasvlakte. Een andere opzienbarende vondst, die van *Tympanotonus labyrinthus* uit de Grevelingen, wederom door Anton, wijst in de richting van de Schelde als transporteur. Deze Vroeg-Oligocene soort kennen we uit de ondiepe ondergrond van onder meer Belgisch Limburg. Ook wijst het voorkomen van soms vrij grote, vaak stevig afgesloten Eocene soorten in het Maasvlakte-materiaal (Anton noemt: *Megacardita planicosta* en *Haustator solanderi*) en een tiental Pliocene soorten eveneens op een zuidelijke (Schelde)herkomst. Tenslotte lijkt het er op dat veel van

de Miocene soorten die in de Westerschelde en het Sloegebied zijn gevonden afkomstig zijn uit de Laat-Kwartaire Schelde zanden. Het gaat hier om zanden uit de tijd dat de Schelde al fossielen verzamelde in het Antwerpse, ver voor onze tijd!

Op het strand vindt sortering van het schelpmateriaal plaats (fign. 27a-c); zie bijvoorbeeld de Boer & de Bruyne (1991). Timmermans (1935) en van der Baan (1977, 1978a,b) behoren tot de weinigen die daar in ons



Fig. 27a. Schelpenbank op IJsselmeer strandje westelijk van Muiderberg. Foto F.P. Wesselingh, ca 1997. Links het IJsselmeer, in het midden het oplopend strandprofiel met een scherpe aflopende begrenzing waarachter een moerasvegetatie. Breedte van de schelpenbank 2 tot 3 meter.

Fig. 27b. Detail van de schelpenbank. Deze bank bestond voor meer dan 90% uit afgeronde en gepolijste fragmenten van *Mya arenaria*, een soort die voorkwam in de Zuiderzee tot aan de afsluiting in 1932.

Fig. 27c. Detail van het lichtere aanspoelsel dat achter de schelpenbank is afgezet. Veel organisch materiaal, en kleine, lichte en bovenal goed geconserveerde (recente) zoetwaterslakjes (w.o. *Potamopyrgus antipodarum* en *Bythinia tentaculata*) en schelpjes (Sphaeriidae spp.)

hoogste punten van sommige zandplaten in de Zeeuwse estuaria, meer dan een meter dikke schelpenbanken voorkomen, met daarin een over het algemeen zeer goed op grootte gesorteerde gemeenschap van met name kokkels (*Cerastoderma edule*) (fig. 26). Vergelijkbare schelpenbanken hebben we ook gezien aan de kusten van de Kaspische Zee, alwaar ze zijn gevormd in uitzonderlijke zware stormen ten tijde van een hoge zeespiegel (waardoor ze later niet opnieuw zijn verspoeld). In Nederland zijn dergelijke concentraties van tijdelijke duur.

Iedere verzamelaar op het strand weet dat hij voor 'hoortjesgruis' op het strand Oostenwind nodig heeft en dat dit gruis meestal halverwege de hoog- en laagwaterlijn voorkomt. De aflandige wind stuwt het oppervlaktewater zeewaarts, een landwaartse onderstroom langs de bodem compenseert dit en brengt tegelijk bodemmateriaal rollend naar het strand. Op het strand vindt vervolgens een sortering plaats van de verschillende schelpenvormen en grootte-klassen onder invloed van de teruglopende golven. Zo vinden we horentjesgruis (met veel ronde dus goed-rollende *Natica*'s) vooral aan de basis van schelpenbanken.

Een interessant probleem is het in ongelijke aantallen aanspoelen van linker en rechter kleppen op het strand. Lever (1958), Lever et al. (1961, 1964) en Thijssen (1968) hebben hier experimenteel onderzoek aan gedaan (onder andere met gekleurde plastic *Donax vittatus*-kleppen op het strand van Schiermonnikoog), en aangetoond dat onder invloed van golven en waterstromen een duidelijke sortering van schelpen optreedt naar grootte, symmetrie (L/R kleppen) en de aan of afwezigheid en grootte van een boorgat van *Natica*. En passant toonden zij aan dat transport op het strand over afstanden van hooguit enkele honderden meters gaat (zie ook Vugts (2002: p. 137-139). Richter (1922) had al ontdekt dat van *Mya arenaria* de linker kleppen met hun uitstekende chondrofoor op het wad verankerd achterblijven, terwijl de rechter kleppen die niet zo'n 'anker' hebben getransporteerd worden. Cadée (1994b) roept schelpen omkerende vogels ('turnstones', steenloperjes) en het door Richter ontdekte verschijnsel te hulp om een L/R sortering in door de wind getransporteerd *Mya*-schelpen te verklaren.

Voorals tijdens stormperiodes worden veel voor de kust levende tweekleppigen losgewoeld. Kristensen (1959) toonde aan dat deze schelpdieren zich bij lage watertemperaturen bijna niet bewegen kunnen. Worden zij tijdens winterstormen uitgespoeld, dan kunnen zij zich niet weer ingraven noch hun kleppen sluiten. Tijdens winterstormen spoelen dan massaal doubletten met vlees van stervende schelpdieren aan op het strand (van Regteren Altena, 1937, 1959; van Leeuwen & van Tooren, 2001). Fig. 25 geeft een recent voorbeeld van zo'n massaal aanspoelen van *Ensis americanus* op Ameland in 2003. Eisma (1966: p. 120) geeft een lijst van massastrandin-

gen van schelpdieren tussen 1929 en 1962; voor meldingen in latere jaren zie Het Zeepaard.

Een speciale vorm van schelptransport gaat drijvend. Meestal betreft het schelpen vastgehecht aan riemwier (*Himantalia*) of verstopt in wulkennesten, maar ook vroeger door vissers als drijvers gebruikte kurkenbossen kunnen zulke schelpen bevatten (van Regteren Altena, 1937; Ten Broek & Kaas, 1939). Tegenwoordig nemen teerklonten, nylon netten en plastic die rol over. Tenslotte kunnen ook schelpen zelf drijven, bijvoorbeeld met lucht gevulde wadslakken- en landslakkenhuisjes (Mienis, 2002; Cadée, 2002b). Mienis (2002) noemt ook massaal op de Zuid-Hollandse kust aanspoelende muizenootjes (*Phytia myosotis*) waarbij hij denkt dat ze van Engeland komen. Van Regteren Altena (1959: p. 68) neemt aan dat de honderden verse muizenootjes die in juni 1940 op de Zuid-Hollandse kust aanspoelden vanuit het Zuiden (bijvoorbeeld Zeeland) waren aangevoerd met de reststroom langs onze kust; dat lijkt ons ook waarschijnlijker dan een Engelse herkomst. Ook doubletten van tweekleppigen kunnen soms drijven (Cadée, 2002a), en losse kleppen van *Mya* en *Mytilus* schelpen kunnen in de Waddenzee, mits zij met de bolle zijde naar beneden liggen, met opkomend water als een bootje gaan drijven (Cadée, 1994c). Drijvend transport heeft weinig uitwerking op de schelp zelf; het kan 'vreemde' elementen aanvoeren zoals bijvoorbeeld een zoetwater-driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) op het Texelse strand (Cadée, 2002a).

In geringe mate treedt ook transport van schelpen door heremietkreeften op (Walker, 1988, 1989) en door vogels. Zilvermeeuwen spugen schelpfragmenten, soms ook nog hele schelpdieren als braakballen uit in hun kolonie of op hun rustplaats, of zij laten schelpdieren kapot vallen op het land (Cadée, 1995a,b, 2001); scholeksters brengen mossels naar hun jongen of nemen ze mee naar hun hoogwater vluchtplaats (Leopold et al., 1985, 1996). Wesselingh et al. (1999) zien trekvogels ook als mogelijke verspreiders van levende mollusken.

Tenslotte treedt een enkele maal transport door de wind op. Dit speelt vooral een rol bij kleine schelpen als wadslakjes en foraminiferen (Hofker & Rijsing, 1932), maar tijdens storm kunnen zelfs grote *Mya*-schelpen weggeblazen worden (Cadée, 1990, 1992).

Alhoewel er veel over schelptransport is geschreven ziet het er toch naar uit dat transport over grote afstand eerder uitzondering dan regel is. Wat op het strand vers aanspoelt heeft over het algemeen vlakbij in de ondiepe kustzone geleefd uit dat deel van de kust waar golfwerking de bodem nog bereikt (de Bruyne, 2004). Een uitzondering zijn de schelpen die op drijvende voorwerpen meekomen. Fossiele en 'subfossiele' schelpen stammen uit afzettingen die voor de kust eroderen. Het feit dat zandsuppleties (die met zand van >20 m diepte dienen te

geschieden) nieuwe soorten schelpen op ons strand brengen (Dijksen-Overbeeke, 1992; Wesselingh et al., 2001) is ook een bewijs dat normaliter materiaal van deze dieptes niet langs de Noordzeekust aanspoelt. In getijdegeulen in Zeeland wordt door sterke getijdestromen wel materiaal van rond 20 m diep geërodeerd (Wilderom, 1966) dat dan op bijvoorbeeld de Kaloot en bij Domburg aanspoelt.

### Conclusies

Beschadigingen door waterbeweging en door borende organismen spelen zich af aan het sedimentoppervlak. Schelpen die eenmaal zo diep in het sediment begraven liggen dat ze niet meer door omwoeling door golven en stromen of door bioturbatie naar het sediment oppervlak gebracht kunnen worden zijn verdwenen uit wat men de tafonomisch actieve zone noemt. Komen ze echter bij onderwater erosie weer bloot te liggen of staan ze aan vertering in de lucht bloot in een ontsluiting of na opspuiten op het land dan gaat afbraak weer verder. Schelpen die niet beneden die tafonomisch actieve zone komen zullen niet fossiliseren.

Fragmentatie (en uiteindelijk volledige afbraak) van schelpen is langs onze kust vooral een biologisch proces waarbij predatoren, (micro)boorders en schelpafgrazers een rol spelen die vaak al tijdens het leven van de schelpdieren begint. Alhoewel schelptransport veel aandacht heeft in de literatuur komt het grootste deel van de schelpen op onze stranden niet van ver; zij leefden in de ondiepe kustzone voor het strand of werden daar uit oudere afzettingen geërodeerd. Dat laatste is vooral spectaculair in Zeeland (de Kaloot, Domburg). Alleen in de brandingszone is waterbeweging sterk genoeg om

schelpen te fragmenteren. We hopen met dit artikel aangetoond te hebben dat beschadigde schelpen minstens zo interessant kunnen zijn als hele. 'Spoorzoeken' op schelpen is een fascinerende bezigheid met, zoals wij hier aangeven, nog veel leemtes in onze kennis.

### Dank

Anton Janse (Den Briel) heeft ons heel erg geholpen met verschillende waarnemingen van merkwaardige vondsten die aanwijzingen gaven over transportmechanismen van schelpen over lange afstanden. We mochten van Anton ook de voorlopige resultaten van de door hem bewerkte boring Vrouwenpolder gebruiken. Peter Moerdijk (Middelburg) heeft stukjes tekst over mineralisatie aangeleverd en is ons zeer behulpzaam geweest met verschillende waarnemingen uit het Zeeuwse, waarvoor onze grote dank. Wij danken Rykel de Bruyne (Halfweg) voor observaties over ontkleuring van schelpen. Riaan Rijken (Middelburg) en Bram Goetheer (Ovezande) brachten enkele zaken onder aandacht uit het Zeeuwse. Peter Moerdijk en Hans Cadée danken we voor het kritisch nalezen van dit manuscript. Richard Bromley (Bornholm), Sylvia van Leeuwen (Bilthoven) en Freddy van Nieulande (Nieuw & Sint Joosland) zijn we zeer dankbaar voor het leveren van respectievelijk fig. 8, fig. 25 en fig. 26.

De afgebeelde schelpen zijn ondergebracht in de collecties van Naturalis

### Adressen van de auteurs:

Kon. NIOZ, Postbus 59, 1790 AB Den Burg  
e-mail [cadee@nioz.nl](mailto:cadee@nioz.nl)  
Naturalis, Postbus 2300, 9517 RA Leiden  
e-mail [wesselingh@naturalis.nl](mailto:wesselingh@naturalis.nl)

### Literatuur

- ABEL, O., 1912. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. E. Schweizerbart, Stuttgart, 708 p.
- ABEL, O., 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. G. Fischer, Jena, 644 p.
- ANKEL, F., 1962. *Hydrobia ulvae* Pennant und *Hydrobia ventrosa* Montagu als Wirte larvaler Trematoden. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. 124: 1-99.
- ANKEL, W.E., 1942. Prosobranchia. In: Grimpe & Wagler (eds), Tierwelt Nord- und Ostsee 9(b): 1-240.
- Anonymus, 1983. Verslag najaarsexcursie 1983. Afzettingen 4: 66-68.
- ALEXANDER, R.R. & G.P. DIETL, 2003. The fossil record of shell-breaking predation on marine bivalves and gastropods. P. 141-176. In: P.H. Kelley, M. Kowalewski & T.A. Hansen (eds), Predator-prey interactions in the fossil record. Kluwer Academic/Plenum publ., New York.
- BAAN, S.M. VAN DER, 1977. Een onderzoek naar het aanspoelen van schelpen. Inleiding en methode. Zeepaard 37: 94-96.
- BAAN, S.M. VAN DER, 1978a. Schelpen op het strand. Aanspoelslijnen. Zeepaard 38: 5-10.
- BAAN, S.M. VAN DER, 1978b. Een onderzoek naar het aanspoelen van schelpen. Zeepaard 38: 34-39.
- BALUK, W. & A. RADWANSKI, 1996. Stomatopod predation upon gastropods from the Korytnica Basin, and from other classical Miocene localities in Europe. Acta Geol. Polonica 46: 279-304.
- BISHOP, G.A., 1975. Traces of predation. In: R.W. Frey (ed.), The study of trace fossils: 261-281. Springer-Verlag, Berlin
- BOEKSCHOTEN, G.J., 1966. Shell borings of sessile epibiontic organisms as palaeoecological guides (with examples of the Dutch coast). Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2: 333-379.
- BOEKSCHOTEN, G.J., 1967. Palaeoecology of some Mollusca from the Tielrode sands (Pliocene, Belgium). Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 3: 311-362.
- BOER, T.W. DE & R.H. DE BRUYNE, 1991. Schelpen van de Friese Waddeneilanden. Fryske Acad. Leeuwarden, 300 p.
- BRIGGS, D.E.G. & P.R. CROWTHER, 1990. Paleobiology, a synthesis. Blackwell, Oxford, 583 pp.
- BROEK, A.N.C. TEN, & P. Kaas, 1939. Aantekeningen over het transport van zeemollusken door drijvende voorwerpen. Lev. Natuur 44: 146-154, 185-188.
- BROMLEY, G.R., 1970. Borings as trace fossils and *Entobia cretacea* Portlock, as an example. In: T.P. Crimes & J.C. Harper Trace Fossils I. Geol. J. Spec. Issue 3: 49-90.
- BROMLEY, R.G., 1975. Comparative analysis of fossil and recent echinoid bioerosion. Palaeontology 18: 725-739.
- BROMLEY, R. 1993. Predation habits of *Octopus* past and present and a new ichnospecies, *Oichnos ovalis*. Bull. Geol. Soc. Denm. 40: 167-173.
- BROMLEY, R.G. & A. D'ALESSANDRO, 1984. The ichnogenus *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. Riv. It. Paleont. Strat. 90: 227-296.
- BRUYNE, R.H. DE, 1990. Op het strand aangespoelde schelpdieren: een voorstudie naar de herkomst en mogelijke betekenis voor zandtransport. RIVO rapport MO 90-203. 39 p + bijlagen.
- BRUYNE, R.H. DE, 2004. Veldgids schelpen. KNNV-Uitgeverij, Utrecht, 224 p.
- BRUYNE, R.H., DE, A. DE GRAAF & D.F. HOEKSEMA, 1987. Marine mollusks new for the Netherlands, washed ashore at the beaches of Ouddorp (Goeree-Overflakkee, Province of Zuid-Holland), with some remarks on the occurrence of *Alteneum dawsoni* (Jeffreys, 1864). Basteria, 51: 67-78.

- BRUYNE, R.H. DE, & L. VAN DER VALK, 1991. Schelpdieren in het Hollandse kustgebied: herkomst, aanspoelgedrag en transportmechanismen. RIVO rapport MO/91-208.48 p. + bijlagen
- CADÉE, G.C., 1968. Molluscan biocoenoses and thanatocoenoses in the Ria de Arosa, Galicia, Spain. Zool. Meded. Leiden 95: 1-121.
- CADÉE, G.C., 1988. Levende Wadslakjes in bergende faeces. Corresp.-bl. Ned. Malac. Ver. 243/4: 443-444.
- CADÉE, G.C., 1989. Size-selective transport of shells by birds in the Wadden Sea and its palaeoecological implications. Palaeontology 48: 429-437.
- CADÉE, G.C., 1990. Door de wind getransporteerde *Mya* schelpen. Corresp.-bl. Ned. Malac. Ver. 256: 724-727.
- CADÉE, G.C., 1991. The History of Taphonomy. In: S.K. Donovan (ed.). Fossilization, the Processes of Taphonomy. (Chapter 1): 3-21. Belhaven Press, London.
- CADÉE, G.C., 1992. Eolian transport of empty *Mya* shells. (Mollusca, Bivalvia). Palaios 7: 198-202.
- CADÉE, G.C., 1994a. Eider, Shelduck, and other predators, the main producers of shell fragments in the Wadden Sea: palaeoecological implications. Palaeontology 37: 181-202.
- CADÉE, G.C. 1994b. Shell manipulating by Turnstones effects concave-up position and and left/right sorting of *Mya* shells. Palaios 9: 307-309.
- CADÉE, G.C., 1994c. Floating shells, Dutch Wadden Sea. J. Paleont. 68: 903-904.
- CADÉE, G.C., 1995a. Birds as producers of shell fragments in the Wadden Sea, in particular the role of the Herring gull. Geobios, Mém. Spéc., 18: 77-85.
- CADÉE, G.C., 1995b. Walken op de waddendijk. Corresp.-bl. Ned. Malac. Ver. 284: 58-60.
- CADÉE, G.C., 1996. Zijn kapotte schelpen interessanter dan hele? – Afzettingen 17: 34-41.
- CADÉE, G.C., 1998a. Schelpbeschadigingen door Stomatopoda (Bidsprinkhaankreeften). Afzettingen WTKG 19: 14-19.
- CADÉE, G.C., 1998b. Stereotyp boorgedrag van *Natica*. Afzettingen WTKG 19: 38-43.
- CADÉE, G.C., 1999a. Bioerosion of shells by terrestrial gastropods. Lethaia 32: 253-260.
- CADÉE, G.C., 1999b. Veel misvormde *Macra*'s op Texel aangespoeld. Corresp.-bl. Ned. Malac. Ver. 309: 77-84.
- CADÉE, G.C., 1999c. Een verklaring voor de vergroeiende *Macra*'s van Texels strand. Corresp.-bl. Ned. Malac. Ver. 311: 122-124.
- CADÉE, G.C., 1999d. Shell damage and shell repair in the Antarctic limpet *Nacella concinna* from King George Island. J. Sea Res. 41: 149-161.
- CADÉE, G.C., 2000. Herring gulls feeding on a recent invader in the Wadden Sea, *Ensis directus*. In: E.M. Harper, J.D. Taylor & J.A. Crame (eds). The Evolutionary Biology of the Bivalvia. Geol. Soc. London Spec. Publ. 177: 459-464.
- CADÉE, G.C., 2001. Herring gulls learn to feed on a recent invader in the Dutch Wadden Sea, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Bacteria 65: 33-42.
- CADÉE, G.C., 2002a. Floating articulated bivalves, Texel, North Sea. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 183: 355-359.
- CADÉE, G.C., 2002b. Een huisje van de land-slak *Pomatias elegans* met operculum aangespoeld op Texel. Spirula 326: 52-53.
- CADÉE, G.C., 2004a. Heeft de Korfmossel *Corbicula* ook predatoren in de Rijn? III (Kuif)eenden. Spirula 340: 91-93.
- CADÉE, G.C., 2004b. Strandgaper als lekkernij voor Zilvermeeuw. Natura 101: 40-41.
- CADÉE, G.C., 2005. Gastropod shells cracked by Hooded Crows by dropping. In druk, Bacteria
- CADÉE, G.C. & J. CADÉE-COENEN, 1994. Hoe zilvermeuwen Amerikaanse zwaard-scheden (*Ensis directus*) vangen. Corresp.-bl. Ned. Mal. Ver. 278: 64-67.
- CADÉE, G.C., J.P. BOON, C.V. FISCHER, B.P. MENSINK & C.C. TEN HALLERS-TJABBES, 1996. Why the whelk (*Buccinum undatum* L.) became extinct in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 34: 337-339.
- CADÉE, G.C., K.W. FLESSA & S.E. WALKER, 1997. Gastropod shell repair in Bahia la Choya (N Gulf of California). Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 136: 67-78.
- CAMPBELL, D., 1985. The life cycle of *Gymnophallus rebecqui* (Digenea: Gymnophallidae) and the response of the Bivalve *Abra tenuis* to its metacercaria. J. Mar. Biol. Ass. UK 65: 589-601.
- CAPPERS, R.T.J., 1993. Seed dispersal by water: a contribution to the interpretation of seed assemblages. Veget. Hist. Aechaeobot. 2: 173-186.
- CARTER, J.G., 1978. Ecology and evolution of the Gastrochaenacea (Mollusca, Bivalvia) with notes on the evolution of the endolithic habitat. Bull. Peabody Museum 141: 1-92.
- COMFORT, A., 1950. Biochemistry of molluscan shell pigments. Proc. Malacol. Soc. London 28: 79-85
- COMFORT, A., 1951. The pigmentation of molluscan shells. Biol. Rev. 26: 285-301.
- COOMANS, H. & R. BRUS, 1989. Parels en parelmoer. Zeebiol. Museum, Scheveningen, 64 p.
- DIJKSEN-OVERBEEKE, S., 1992. Schelpen van het gesuppleerde strand van Texel. Zeepaard 52: 7-13.
- DRINNAN, R.E., 1957. The winter feeding of the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) on the edible cockle (*Cardium edule*). J. Anim. Ecol. 26: 441-469.
- EISMA, D., 1966. The distribution of benthic marine molluscs off the main Dutch coast. Neth. J. Sea Res. 3: 107-163.
- EISMA, D. & J.J. HOOFT, 1969. The formation of shell fragments in the southern North Sea. Publ. Rep. Neth. Inst. Sea Res. 1969(3): 1-17.
- Efremov, I.A., 1940. Taphonomy: a new branch of paleontology. Pan-American Geologist 74: 81-93.
- FARROW, G.E. & J. CLOKIE, 1979. Molluscan grazing of sublittoral algal-bored shells and the production of carbonate mud in the Firth of Clyde, Scotland. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 70: 139-148.
- FEIGE, A. & F.T. FÜRSTICH, 1991. Taphonomy of the Recent molluscs of Bahia la Choya (Gulf of California, Sonora, Mexico). Zitteliana 18: 89-133.
- FLEMMING, B.W., H. SCHUBERT, G. HERTWECK & K. MÜLLER, 1992. Bioclastic tidal-channel lag deposits: a genetic model. Senckenb. Marit. 22: 109-129.
- GOLUBIC, S., R.D. PERKINS & K.J. LUKAS, 1975. Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates. P. 229-259. In: R.W. Frey (ed.) The study of trace fossils. Springer-Verlag. Berlin.
- GLOVER, C.P. & S.M. KIDWELL, 1993. Influence of organic matrix on the post-mortem destruction of molluscan shells. J. Geol. 101: 729-747.
- GORBUSHIN, A.M. (1997). Field evidence of trematode-induced gigantism in *Hydrobia* spp. (Gastropoda: Prosobranchia). J. Mar. Biol. Assoc. UK, 77: 785-800
- GROOT, R.A. DE, 1977. Boring sponges (Clionidae) and their tracefossils from the coast near Rovinj (Yugoslavia). Geol. Mijnbouw 56: 168-181.
- HERTWECK, G., 1971. *Polydora ciliata* auf lebenden Herzmuscheln. Nat. Museum 101: 458-466.
- HOEKSEMA, B.W., 1983. Excavation patterns and spiculae dimensions of the boring sponge *Clione celata* from the SW Netherlands. Senckenb. Marit. 15: 55-85.
- HOFKER, J. & C. VAN RUSINGE, 1932. Voorne's duin I. Lev. Natuur 36: 343-356.
- HOLLMANN, R., 1968. Zur Morphologie rezenter Molluskenbruchschille. Paläont. Zeitschr. 42:217-235.
- HOLSTEIN, H., 1999. Vondsten van *Trypetesa lampas* Hancock in Nederland. Het Zeepaard 59: 88-99.
- HULSCHER, J.B., 1982. The oystercatcher as a predator of *Macoma*. Ardea 70: 80-152.
- JANSE, A., 2000. Excursie naar de Kaloot. Afzettingen 21: 62-64.
- JANSEN, A.W., 1984. Mollusken uit het Mioceen van Winterswijk-Miste. KNNV uitgeverij Utrecht (samen met NGV en RGM), 451 pp.
- JOHANNESSEN, O.H., 1968. Deformations of the inner shell surface of *Venerupis pullastra* (Montagu) (Lamellibranchia) as a result of infection by a trematod metacercaria. Sarsia 52: 117-122.
- JÜCH, P.J.W. & G.J. BOEKSCHOTEN, 1980. Trace fossils and grazing traces produced by *Littorina* and *Lepidochitona*, Dutch Wadden Sea. Geol. Mijnbouw 59: 33-42.
- KARNEKAMP, C., 2000. Een UV lamp en fossiele schelpen. Kreukel 36: 8-9.
- KELLEY, P.H. & T.A. HANSEN, 2003. The fossil record of drilling predation on bivalves and gastropods. In: P.H. Kelley, M. Kowalewski & T.A. Hansen (eds), Predator-prey interactions in the fossil record: 113-139. Kluwer Academic/Plenum publ. New York.
- KESSEL, E., 1936. Über Verfärbung mariner Molluskenschalen durch Einlagerung von Eisen. Zool. Anz. 115: 129-139.
- KNAUTH-KÖHLER, K., B. ALBERS & W.E. KRUMBEIN, 1996. Microbial mineralization of organic carbon and dissolution of inorganic carbon from mussel shells (*Mytilus edulis*). Senckenberg. Marit. 26: 157-165.
- KOWALEWSKI, M. & P.H. KELLEY, 2002 (eds). The fossil record of predation. Paleont. Soc. Papers 8: 1-398.
- KORRINGA, P., 1951. The shell of *Ostrea edulis* as a habitat. Arch. Néerl. Zool. 10: 1-152.
- KRISTENSEN, I., 1959. The coastal waters of the Netherlands as an environment of molluscan life. Bacteria 23 (suppl.): 18-55.

- KRONENBERG, G.C., 2004. Zijn blisterparels zeldzaam? *Spirula* 339: 72.
- KRUEGER, K., 1971. Hidden color pattern in fossil shells. *Bull. Field Mus. Nat. Hist.* 42: 10-11.
- LAGAALI, R., 1968. Fossil Bryozoa reveal long-distance sand transport along the Dutch coast. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. (B)* 71: 31-50.
- LAMBERS, P. & G.J. BOEKSCHOTEN, 1986. On fossil and recent borings produced by acrothoracic cirripeds. *Geol. Mijnbouw* 65: 257-268.
- LAUCKNER, G., 1980. Diseases of Mollusca: Gastropoda. In: O. Kinne (ed.). *Diseases of marine animals 1*: 311-424. John Wiley, New York.
- LAUCKNER, G., 1983. Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: O. Kinne (ed.). *Diseases of marine animals 2*: 477-961. Biol. Anstalt Helgoland.
- LEEUW, J. DE, 1997. Demanding divers, ecological energetics of food exploitation by diving ducks. *Proefschrift Univ. Groningen. Van Zee tot Land*, 61: 1-178, RWS Lelystad.
- LEEUWEN, S. VAN & B. VAN TOOREN, 2001. Grote slachting op Ameland. *Zeepaard* 61: 81-84.
- LEOPOLD, M.F., E.C.L. MARTEIJN & C. SWENNEN, 1985. Long-distance transport of prey from the intertidal zone to high-tide roosts by the Oystercatcher. *Ardea* 73: 76-82.
- LEOPOLD, M.F., J.F. VAN ELK & Y.M. VAN HEEZIK, 1996. Central place foraging in Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: can parents that transport mussels *Mytilus edulis* to their young profit from size selection? *Ardea* 84A: 311-325.
- LEVER, J., 1958. Quantitative beach research I. The "left-right-phenomenon": sorting of Lamellibranch valves on sandy beaches. *Basteria* 22: 21-68.
- LEVER, J., A. KESSLER, A.P. VAN OVERBEEKE & R. THIJSEN, 1961. Quantitative beach research II. The "hole effect", a second mode of sorting of lamellibranch valves on sandy beaches. *Neth. J. Sea Res.* 1: 339-358.
- LEVER, J., M. VAN DEN BOSCH, H. COOK, T. VAN DIJK, A.J.H. THIADENS & R. THIJSEN, 1964. Quantitative beach research III. An experiment with artificial valves of *Donax vittatus*. *Neth. J. Sea Res.* 2: 458-492.
- LIPPE, C.J., 1999. Neogene fossielen uit een zandzuigerij nabij Bemmel (prov. Gelderland). *Afzettingen*, 20: 37.
- LUCAS, J.A.W., 1958. *Alcippe lampas* Hancock fauna nov. spec. *Het Zeepaard* 18: 35-38.
- MARTIN, R.E., 1999. *Taphonomy, a process approach*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 508 p.
- MIENIS, H.K., 2002. Nog iets over het aanspoelen van landslakken op het strand in Nederland. *Spirula-Corr.-bl. Ned. Mal. Ver.* 326: 53-54.
- MIKULAS, R. & I. PEK, 1996. Borings in the oyster shells from the Badenian at Ceska Trebova and its neighbourhood (Eastern Bohemia, Czech Republic). *J. Czech Geol. Soc.* 41: 97-104.
- MÜLLER, A.H., 1976. Die Fossilisationslehre. In: A.H. Müller, *Lehrbuch der Paläozoologie Bd 1. Allgemeine Grundlagen*: 21-164. G. Fischer Verlag Jena.
- MUUS, B.J., 1966. *Zeevissengids*. (bewerkt door Fr. de Graaf). Elsevier, Amsterdam. 244 p.
- OFFRINGA, H. 1991. Verspreiding en voedsel-ecologie van de Zwarte zeeëend (*Melanita nigra*) in Nederland. NIOZ rapport 1991(13): 1-39.
- PERS, J.N.C. VAN DER, 1978. Bioerosion by *Polydora* (Polychaeta, Sedentaria, Vermes) off Helgoland, Germany. *Geol. Mijnbouw* 57: 465-478.
- PRATJE, O., 1929. Fazettieren von Molluskenschalen. *Paläont. Zeitschr.* 11: 151-169.
- RAVEN, H., 2000. Meer over fossiele schelpen in UV licht. *Afzettingen* 21: 11-12.
- REGTEREN ALTENA, C.O. VAN, 1937. Bijdrage tot de kennis der fossiele, subfossiele en recente mollusken, die op de Nederlandse stranden aanspoelen, en hunner verspreiding. *Nw. Verh. Bataafs Gen. Rotterdam* (2)10(3): 1-184.
- REGTEREN ALTENA, C.O. VAN, 1959. The Netherlands beach as a cemetery for Mollusca. *Basteria* 23 (suppl.): 63-76.
- REGTEREN ALTENA, C.O. VAN & E. GITTENBERGER, 1972. Some fossil species of *Babylonia* seen in ultraviolet light, with description of a new species (Mollusca, Gastropoda). *Zool. Meded.* 47: 468-472.
- RICHTER, R., 1922. Gesonderte Verbreitung der rechten und linken Klappe einer Muschelart. *Senckenbergiana* 4: 127-132.
- RIJKEN, R., 1992. Schelpen uit de Roompot en de Onrust. *Afzettingen* 13: 83-86.
- RIJKEN, R., 1996. De zandsuppleties van de winplaats Steenbanken 1990-'95. *Voluta* 2: 16-28.
- ROGALLA, N.S. & M.R.W. AMLER, 2003. Abrasion an rezenten Bivalvenschalen. *Geologica et Palaeontologica* 37: 107-148.
- ROTHSCHILD, A. & M. ROTHSCCHILD, 1939. Some observations on the growth of *Peringia ulvae* Pennant 1777, in the laboratory. *Novit. Zool.* 41: 240-247.
- RUIZ, G.M. & D.R. LINDBERG, 1989. A fossil record for trematodes: extent and potential uses. *Lethaia* 22: 431-438.
- SALAS, C., C. TIRADO & M.E. MANJÓN-CABEZA, 2001. Sublethal foot-predation on Donacidae (Mollusca: Bivalvia). *J. Sea Res.* 46: 43-56.
- SCHÄFER, W., 1962. *Aktuo-paläontologie nach Studien in der Nordsee*. W. Kramer, Frankfurt am Main, 666 p.
- SOULE, J.D. & D.F. SOULE, 1969. Systematics and biogeography of burrowing bryozoans. *Am. Zool.* 9: 791-802.
- STOTT, R., 2003. Darwin and the barnacle. Norton, New York, 309 p.
- SWENNEN, C., 1976. Populatie-structuur en voedsel van de eidereend *Somateria m. mollissima* in de Nederlandse Waddenze. *Ardea* 64: 311-371.
- SWENNEN, C. & A.G. DUIVEN, 1989. Eidereend *Somateria mollissima* gestikt in Amerikaanse zwaardscheden. *Limosa*, 62: 153-154.
- SWITZER, P.V. & D.A. CRISTOL, 1999. Avian prey-dropping behavior I. The effects of prey characteristics and prey loss. *Behav. Ecol.* 10: 213-219.
- THIJSEN, R. 1968. Shells of *Macoma balthica* on sandy beaches, an example of quantitative beach research. *Proefschrift VU 'dam*. 69 pp.
- TIMMERMANS, P.D., 1935. Proeven over den invloed van golven op een strand in verband met enkele waarnemingen aan de Nederlandse kust. *Leidsche Geol. Meded.* 6: 231-386.
- TINBERGEN, N., 1950. Kraaien en schelpdieren. *Lev. Natuur* 53: 239.
- TINBERGEN, N., 1976. De mosselelers van Ravenglass. *Lev. Natuur* 79: 1-14.
- VERMEIJ, G.J., 1978. *Biogeography and adaptation*. Harvard Univ. Press, Cambridge MA, 322 p.
- VERMEIJ, G.J., 1987. *Evolution and escalation*. Princeton Univ. Press, Princeton, 527 p.
- VERMEIJ, G.J., 1993. *A natural history of shells*. Princeton Univ. Press, Princeton, 207 p.
- VIDELER, J.J., P.J.M. BIEZENAAR & J. SCHAART, 1986. Biobaggeraars, innovatie door weekdieren. *Natuur en Techniek* 54: 82-97.
- VLAS, J. DE, 1985. Secondary production by siphon regeneration in a tidal flat population of *Macoma balthica*. *Neth. J. Sea Res.* 19: 147-164.
- VOIGT, E., 1975. Tunnelbaue rezenter und fossile Phoronidea. *Paläont. Zeitschr.* 49: 135-167.
- VOORTHUYSEN, J.H. VAN, 1960. Die Foraminiferen des Dollart-Ems-Estuarium. *Verh. Kon. Ned. Geol. Mijnb.k. Gen.* 19: 237-269.
- VUGTS, H.F., 2002. *Weerzien op de wadden*. Pirola, Amsterdam, 232 p.
- WALKER, S.E., 1988. Taphonomic significance of hermit crabs (Anomura: Paguridea): epifaunal hermit crab – infaunal gastropod example. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 63: 45-71.
- WALKER, S.E., 1989. Hermit crabs as taphonomic agents. *Palaios* 4: 439-452.
- WARME, J.E., 1975. Borings as trace fossils, and the processes of marine bioerosion. In: R.W. Frey (ed.) *The study of trace fossils*: 181-227. Springer-Verlag, Berlin.
- WESSELINGH, F.P., G.C. CADÉE & W. RENEMA, 1999. Flying high: on the airborne dispersal of aquatic organisms as illustrated by the distribution histories of the gastropod genera *Tryonia* and *Planorbarius*. *Geol. Mijnbouw* 78: 165-174.
- WESSELINGH, F., T. MEIJER, R. DE BRUYNE, P. DE WOLF, G.C. CADÉE & W. RENEMA, 2001. Fossiele schelpen van het Texelse strand. *Spirula* 321: 69-71.
- WILDEROM, M.H., 1966. Enige gegevens met betrekking tot de herkomst van fossiele schelpen in het Zuid Sloe. *Basteria* 30: 1-5.
- WILSON, J.B., 1967. Palaeoecological studies on shell-beds and associated sediments in the Solway Firth. *Scot. J. Geol.* 3: 329-371.
- WODINSKY, J., 1969. Penetration of the shell and feeding on gastropods by *Octopus*. *Am. Zoologist* 9: 997-1010.
- WOLF, P. DE & I. DE WOLF, 2002. *Diogenes pugilator* (Roux, 1829) paart op het Texels strand. *Zeepaard* 62: 170-178
- ZUSCHIN, M., M. STACHOWITSCH & R.J. STANTON JR., 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth Science Rev.* 63: 33-82.