



| AFBELDING 1. | De spuitmond van de zandzuiger in Mill-Langenboom.
Uit Klompmaker (2009).

Hoe fossielen uit Mill-Langenboom leidden naar een artikel in *Science*

ADIËL A. KLOMPIAKER
UNIVERSITY OF CALIFORNIA, BERKELEY
ADIELKLOMPIAKER@GMAIL.COM

Natuurlijk had ik ze wel eens op het strand gezien toen ik jong was. Schelpen met mooie ronde gaatjes erin. Pas toen ik vanaf ca. 2005 in het Brabantse Mill-Langenboom kwam en daar de grote hoeveelheden schelpen met boorgaatjes gemaakt door vooral roofslakken zag, was ik verkocht. Dit is nog steeds het meest voorkomende directe bewijs van de strijd tussen roofdier en prooi in de fossiele geschiedenis van onze aarde. Daar moest iets mee gedaan worden, maar hoe en wat precies?

Het begin: Boorgaten in Mill-Langenboom

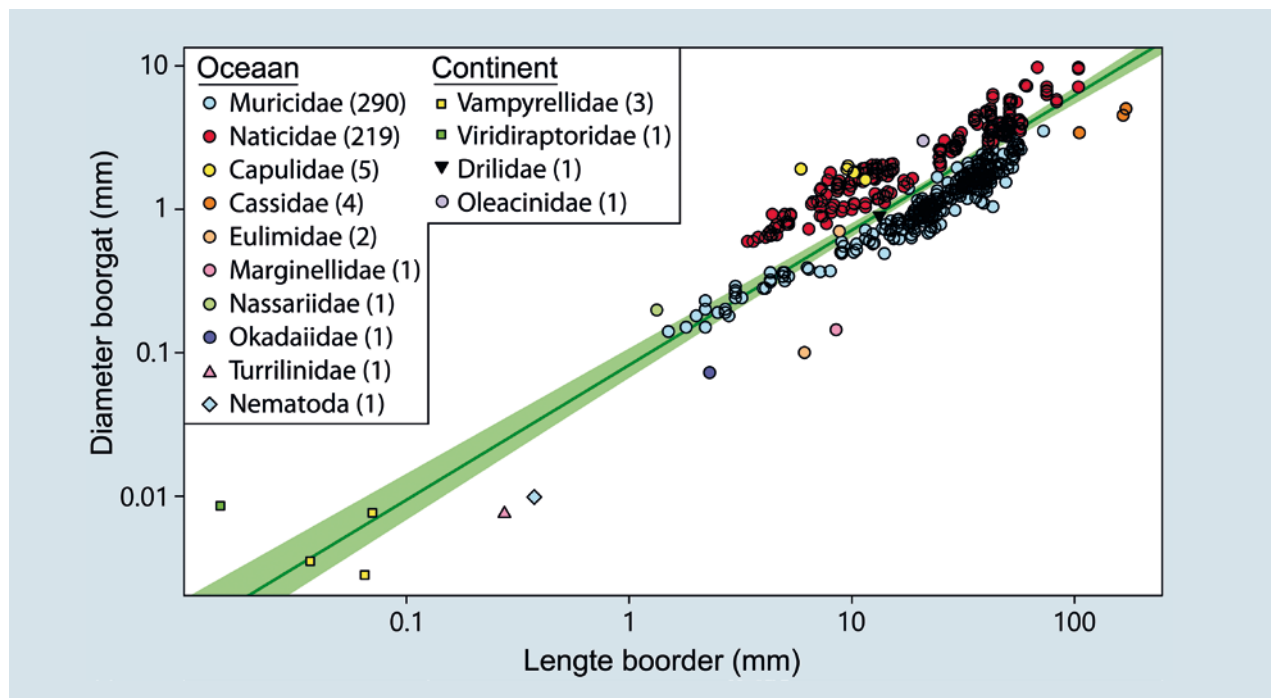
Na veel speuren in de vakliteratuur; contact met onder meer Frank Wes-

selingh, Gerhard Cadee en René Fraaije, en na het verzamelen van drie grote monsters met bivalven (twee-kleppige schelpen) direct onder de





AFBEELDING 2. | Mio-Pliocene fossielen uit Mill-Langenboom met boorgaten gemaakt door roofslakken, met name naticiden die veel algemener zijn dan muriciden in deze vindplaats. A) De tweekleppige *Digitaria digitaria*. B) De tweekleppige *Astarte incerta* met een mislukt boorgat op de relatief dikke umbo. C) Kannibalisme binnen de familie: een naticide met een naticide-boorgat. D) De slak *Turritella incrassata*. E, F) Een doorboorde zeepok gezien van de buiten- en binnenkant. G) De scaphopode *Fissidentalium* sp. H) De kokerworm *Ditrupa* cf. *arietina*. I) De tweekleppige *Astarte anus* met een mislukt boorgat bovenop een ribbel. J) Schaardeel van de krab ?*Cancer* sp. De maatbalkjes zijn 2.0 mm breed behalve voor J (5.0 mm). A, C en D uit Klompmaker (2009); B uit Klompmaker (2008); E uit Klompmaker et al. (2015); F uit Klompmaker in Peters (2013); G uit Klompmaker (2011a); H uit Klompmaker (2012); I uit Klompmaker (2011b); J uit Klompmaker et al. (2013).



AFBEELDING 3. | Een positieve relatie tussen de diameter van het boorgat en de lengte van de boorder voor diverse huidige boorderfamilies. Cirkels, gastropoden; ruit, Nematoda; driehoek, Foraminifera; vierkant, Cercozoa; omgekeerde driehoek, insect. Gewijzigd naar Klompmaker et al. (2017).

spuitmond van de zandzuiger in Mill-Langenboom (Afb. 1) ging ik ervoor. Een wetenschappelijke publicatie over de boorgaten in deze Pliocene mollusken (Afb. 2A–D) zou er komen, met name over de vraag hoe vaak deze gaatjes per soort en in de gehele molluskenfauna voorkomen. Dat was echter niet zo gemakkelijk, want een groot aantal schelpen was gebroken. Juist daar bleek het echte wetenschappelijke nieuwtje in te zitten, want met de gebroken schelpen meegerekend was het percentage van aangeboorde schelpen maar liefst 10% lager (Klompmaker, 2009).

De Pliocene bivalven en enkele gastropoden (slakken) waren een grote groep om te bestuderen, maar er was veel meer te ontdekken in Mill-Langenboom. Ook in de oudere, Miocene stoottanden (scaphopoden) kwamen zo nu en dan gaatjes voor met 1% (Afb. 2G). En daar was nog nauwelijks over gepubliceerd in de vakliteratuur. De grote *Fissidentalium*s (een scaphopodengeslacht) waren bovendien onregelmatig gebroken en soms hersteld, waarschijnlijk na een aanval door krabbenscharen (Klompmaker, 2011a).

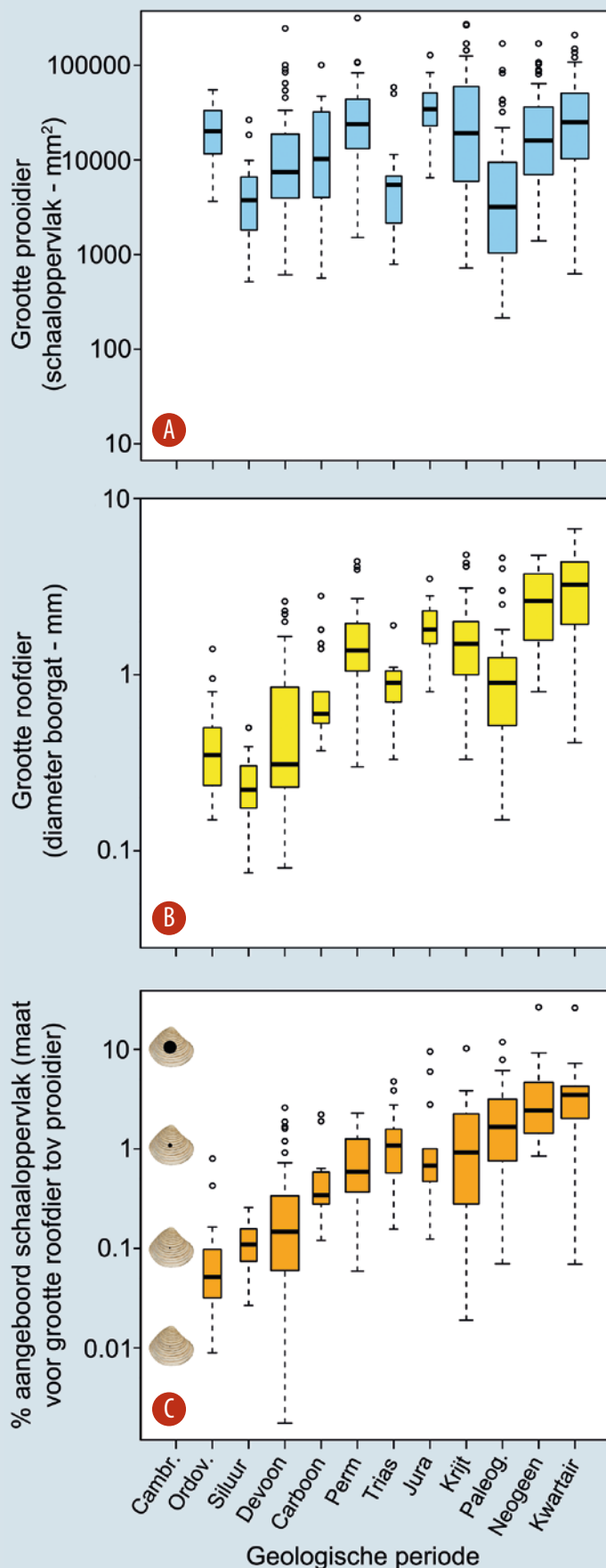
Na dit artikel was het tijd om de Pliocene kokerwormen aan te pakken

(Afb. 2H), wederom zeer summier behandeld in de vakliteratuur die zich vooral toespit op boorgaten in bivalven en gastropoden. Nog meer dan bij de mollusken waren deze cilindervormige schalen gebroken. De truc was dus weer om te bepalen hoe vaak ze aangeboord zijn. Met andere woorden: hoe populair waren ze bij de roofslakken? Het antwoord was niet geheel bevredigend, zelfs bij gebruik van enkele nieuwe methoden. Een grote range aan mogelijkheden van > 19% tot < 62% kwam er uit de berekeningen rollen (Klompmaker, 2012), maar bij een minder gebroken populatie kokerwormen uit het Krijt van Cuba is de range een stuk kleiner met ca. 5%, zo zou jaren later blijken gelukkig (Villegas-Martin et al., 2016).

Na stoottanden en kokerwormen kwam er een geheel nieuwe groep prooidieren bij die nog helemaal niet in de vakliteratuur over fossielen met boorgaten bekend was. In het *Oertijdmuseum* (Boxtel) stuitte ik tot mijn grote verbazing op een krabbenschaar met een overduidelijk boorgat (Afb. 2J). Waarom en hoe is nog steeds onduidelijk voor dit exemplaar, maar dit exemplaar was wel de reden om in 2012 verder te zoeken in de collectie van het *Florida Museum of Natural History* (Gainesville, Florida). Ook nam ik contact op met Japanse collega's. We vonden met z'n allen elf duidelijke exemplaren van nu gefossiliseerde aangeboorde tienpotigen (Decapoda; krabben, kreeften en garnalen, Klompmaker et al., 2013). Zeldzaam, maar toch. Voor wie met eigen ogen wil zien dat slakken echt krabben kunnen vangen, kijk eens naar deze buitengewoon bijzondere YouTube video: goo.gl/q87C1u.

Fossiel materiaal uit Mill-Langenboom leverde nog een idee op in de vorm van een zeepok met een duidelijk boorgat (Afb. 2E–F). Eentje slechts. Maar uit het heden weten we dat zeepokken vaak prooi zijn voor borende individuen van de Muricidae (een gastropodenfamilie), en dit is behoorlijk goed beschreven. Wat staat er in de literatuur over fossiele zeepokken? Ik heb weinig kunnen vinden. Weer biedt de ongelofelijk grote collectie van het *Florida Museum* met daarin tienduizenden zeepokken uitkomst. Een deel van deze zeepokken (meestal minder dan 10%) heeft een boorgatje, zowel in de wand- als in de dekselplaten (Klompmaker et al., 2015). Vooral de overgangen tussen de wandplaten kregen het flink te verduren, en laat dat nu nét het dunste gedeelte van de schaal zijn. De meeste boorgaten zijn gemaakt door slakken, maar drie exemplaren zijn doorboord door octopussen.





AFBEELDING 4. | A) De grootte van de aangeboorde brachiopoden- en mollusken-schelpen. B) De grootte van de boorgaten. C) Het percentage van de schelp dat is doorboord. Gewijzigd naar Klompma et al. (2017).

Zo zijn de boorgaten uit Mill-Langenboom dus aanleiding geweest om vier onderbelichte prooidiergroepen eens goed onder de letterlijke loop te nemen. Sommige groepen zoals de kokerwormen blijken een belangrijke voedselbron te zijn voor roofslakken.

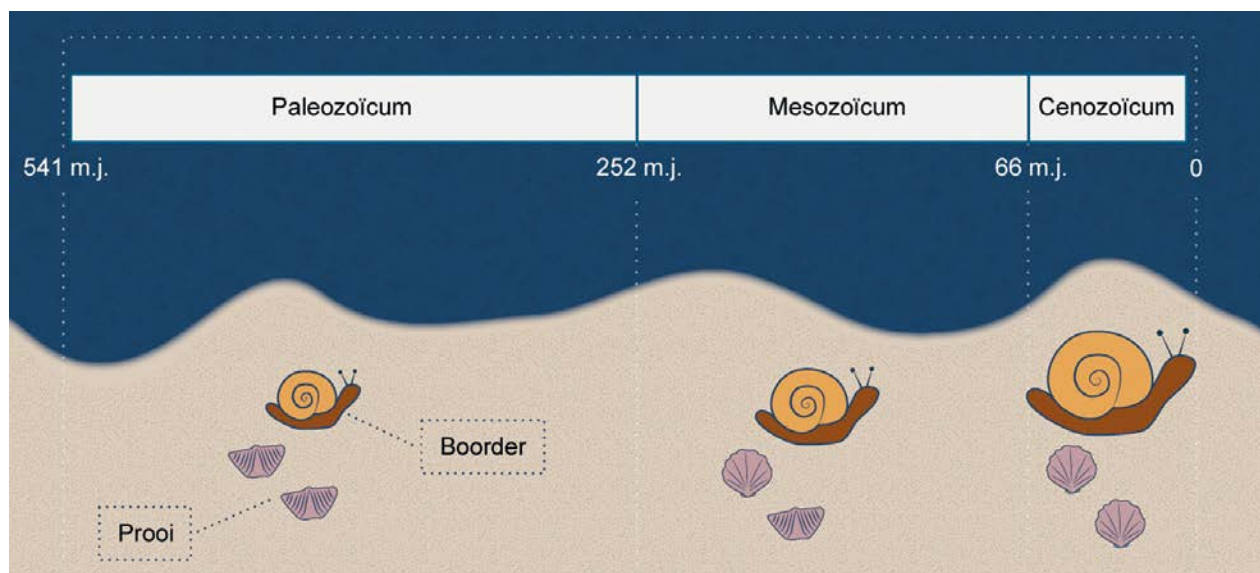
Nog een project

Fossielen van Mill-Langenboom leverden echter nog een project op. De Mioceen tweekleppige *Astarta anus* heeft sterke, concentrische ribbels. Daar zal een roofslak toch niet systematisch op gaan boren zou je denken. Helaas waren er maar zeven aangeboorde exemplaren beschikbaar (Afb. 2I), en daarover is kort bericht in het tijdschrift *Afzettingen* van de WTKG (Werkgroep Tertiaire en Kwartaire Geologie) (Klompma et al., 2011b). Met meer materiaal zou daar meer over te zeggen moeten zijn. De *Astarte's* uit het Mioceen van Winterswijk-Miste in de collectie van *Naturalis* (Leiden) boden uitkomst, want de concentrische beribbing varieerde van zwak tot middelmatig. Voeg daarbij een aantal andere Cenozoïsche soorten en we hadden een mooie gradatie van beribbing van zwak naar zeer sterk. Uit deze studie blijkt onder meer dat roofslakken de beribbing pas herkennen bij middelmatige ribben en dan vooral tussen de ribben gaan boren (Klompma & Kelley, 2015). Dat scheelt immers tijd, want huidige zeeslakken van de Muricidae en Naticidae families boren niet sneller dan ca. 0,015 mm per uur! Doen ze dat niet en boren ze óp de ribben, dan is de kans groter dat het boorgat niet afmaakt wordt. Zwakke beribbing helpt dus tegen boorders (omdat ze de smallere gleuven tussen de ribbels dan niet herkennen).

Database over boorgaten

En toen leken de onderzoeksideeën naar aanleiding van de fossielen uit Mill-Langenboom op. Toch bleef het daar niet bij, want de gegevens van deze Nederlandse vindplaats zijn toegevoegd aan een steeds groter wordende database over predatie door de tijd heen, met name over boorgaten. Deze database is voor het eerst opgezet door mijn vroegere postdoc supervisor Michal Kowalewski in de late jaren negentig, tien jaar later uitgebreid door John Huntley en sinds 2014 voeg ik zelf data toe. Het eerste project op basis van de database waar ik mee aan de slag ben





AFBEELDING 5. | Boorders werden almaar groter tijdens het Fanerozoïcum, terwijl hun prooidier niet in grootte toenam. Gewijzigde afbeelding van Karla Schaffer / AAAS.

Science AAAS

gegaan is de grootte van de boorgaten door de tijd heen. Het aantal gegevens over boorgatgrootte is vernegenvoegd in de afgelopen drie jaar.

Terwijl we inmiddels redelijk veel weten over de grootte van dieren door de tijd heen, is er bijzonder weinig bekend over de grootte van roofdier ten opzichte van prooidier. Ja, enkele fossielen met complete maaginhoud zijn te vinden in de literatuur, maar dat zijn betrekkelijk zeldzame voorvallen. De studie aan de grootte van boorgaten brengt hier verandering in. Maar wat betekent deze grootte eigenlijk? Het blijkt dat de grootte van het boorgat niet alleen toeneemt binnen een soort (logisch, want de boororganen groeien mee met het beestje), maar ook wanneer alle huidige borende organismen op een grote datahoop worden geveegd.

Die database bevat maar liefst negen families van slakken, één familie van Foraminifera, één nematode, één insect, en twee families van de eencellige Cercozoa. Dat alles resulteert in een positieve, significante relatie tussen boorgat en de grootte van de boorder (Afb. 3), zowel voor de lengte als de breedte van de boorder en ook wanneer we alleen kijken naar boorders uit de zee. Dit betekent dat de grootte van het boorgat door de tijd heen gebruikt kan worden om iets te zeggen over de grootte van de boorder. Dit resultaat is erg welkom, want welke organismen konden boorden in het Paleozoïcum, de Trias

en de Jura is niet goed bekend, en dus ook de grootte van deze boorders niet. Voor dit onderzoek zijn de groottes van boorgaten en doorboorde schelpen van brachiopoden en mollusken gebruikt. Vooral deze groepen zijn namelijk aangeboord en zijn te vinden vanaf het Cambrium.

Tijdens de presentatie van de voorlopige resultaten op een conferentie van de *Geological Society of America* in Denver (Colorado, V.S.) in september 2016 waren er nog weinig gegevens over de grootte van boorgaten voor enkele geologische perioden. En dat gold ook voor het percentage van de schelp dat was aangeboord, wat een maat is voor de verhouding tussen de groottes van roof- en prooidier. Een groter boorgat ten opzichte van de schelp betekent immers een relatief grotere boorder. Gelukkig bood de nog volle bibliotheek van de *University of California, Berkeley* uitkomst en dus werden boeken en tijdschriften aangesleept en uitgeplozen. Behalve voor het Cambrium vonden we voor elke opvolgende geologische periode minimaal dertien prooidiervoorkomens met boorgaten. Goed, de database was eindelijk compleet en het analyseren kon beginnen na het schrijven van codes in het programmeerprogramma R.

En wat blijkt? De grootte van de mollusken- en brachiopodenschelpen neemt niet toe gedurende het Fanerozoïcum: de mediane grootte van brachiopodenkleppen in het Ordovicium is vergelijkbaar met die van mollusken uit het Kwartair (Afb. 4A). Voor boorgatgrootte zien we een heel ander patroon: de mediane grootte neemt namelijk spectaculair toe met een orde van grootte van 0,35 mm in het Ordovicium tot 3,25 mm in het Kwartair (Afb. 4B). Dat gaat met horten en stoten, maar de algemene trend is duidelijk een stijgende. Dit betekent dat boorders groter zijn geworden in de loop van het Fanerozoïcum! Voegen we de twee samen, wat het percentage van de schelp dat aangeboord is oplevert, dan is wederom een stijgende trend te zien. In totaal neem dit percentage met maar liefst factor 67 toe (Afb. 4C). Het grote verschil ten opzichte van de stijging van boorgatgrootte is dat deze stijging gelijkmatiger is. Laten we er rekenkundige modellen op los, dan heet het een 'directional trend': een trend waarbij aan een gerichte evolutionaire betekenis gedacht kan worden. Die trend is nog steeds het beste model wanneer we allerlei varianten van de database gebruiken voor hernieuwde analyses. Zo hebben we alleen Noord-Amerikaanse schelpen (van Europa en andere continenten zijn er te weinig gegevens), schelpen die alleen op de zeebodem leefden, schelpen die niet konden bewegen, en andere methoden om de schelpgrootte te bepalen gebruikt. Steeds kwamen we tot dezelfde conclusie: een stijging met een evolutionaire betekenis (Klompmaaker *et al.*, 2017). Nooit eerder was het mogelijk om met zoveel gegevens de grootte van roofdier ten opzichte van hun prooidier te herleiden voor de afgelopen 500 miljoen jaar.



Vragen en antwoorden

Maar wat betekent dit alles? Waarom werden boorders groter maar hun prooidieren niet (Afb. 5)? We denken aan drie oorzaken. Ten eerste verandert het meestvoorkomende schelpdier op/in de zeebodem van brachiopoden in het Paleozoïcum naar mollusken in het Cenozoïcum. Dat heeft grote gevolgen voor de hoeveelheid weke massa per schelp, want brachiopoden bevatten namelijk veel minder 'vlees' dan mollusken. Een boorder haalt dus meer energie uit één schelp van dezelfde grootte in het Cenozoïcum dan in het Paleozoïcum.

Ten tweede komen er vandaag de dag hoogstwaarschijnlijk gemiddeld meer schelpen per m² voor dan 500 miljoen jaar geleden. Daar zijn diverse indirecte aanwijzingen voor, zoals bijvoorbeeld het feit dat de dikte van schelpenbanken toeneemt door de tijd heen en dat zulke banken ook nog eens steeds vaker voorkomen. Meer schelpen per m² betekent waarschijnlijk dat boorders meer hapjes tegenkwamen. Van moderne muricide-slakken weten we dat ze niet gaan wachten totdat ze honger krijgen, maar snel weer aan de slag gaan met een nieuw prooidier. Te lang uitbuiken is er op de zeebodem niet bij.

Ten derde kunnen de boorders zich beter beschermen tegen hun eigen vijanden door groter te worden. Grotere boorders kunnen zich beter verdedigen en hebben mogelijk een dikkere schelp. Bovendien weten we uit experimenten met moderne muriciden dat, als ze besluiten hun eigen soort aan te boren, met name de kleine individuen de pineut zijn. Het loont dus om groter te zijn als boorder.

Ondanks dat boorders steeds groter en dus sterker zijn geworden, zijn de prooidieren niet helemaal hulpeloos. Mollusken bewegen veel meer dan brachiopoden, een deel van de mollusken versterkt de schelp op diverse manieren, en bovendien verstopt een deel zich in de oceaanbodem. Eén familie van boorders heeft op dit laatste iets gevonden. De leden van deze Naticidae-familie graven zelf ook in de bodem op zoek naar een maaltijd. Ook al doen mollusken hun uiterste best om zich te beschermen tegen rovers, toch worden boorders steeds algemener vanaf het Krijt. Boorgaten komen namelijk steeds vaker voor.

'Escalatie'

Dit onderzoek levert aanvullend bewijs voor de bekende 'escalatie hypothese' (Vermeij, 1987) van de Nederlands-Amerikaanse Geerat Vermeij. Deze hypo-

these stelt dat roofdieren zich vooral aanpassen en sterker worden om hun eigen vijanden de baas te kunnen blijven en niet zozeer evolueren om hun eigen prooidieren beter te kunnen vangen en opeten. Een slechte verdediging tegen een vijand heeft immers vaak de dood tot gevolg, terwijl het niet vangen van één prooi slechts een maaltijd minder betekent. De groter en dus sterker wordende boorders ondersteunen de escalatie hypothese.

Tot slot

Dit verhaal werd begin dit jaar aangeboden aan het bekende wetenschapstijdschrift *Science*. Na een maand werd het naar reviewers gezonden, wat de eerste grote horde is voor dit blad. De drie reviewers waren behoorlijk positief over het verhaal en na een revisie werd het verhaal meteen geaccepteerd en gepubliceerd op 16 juni 2017. Een schitterend resultaat na jaren werk! Zonder de fossielen van Mill-Langenboom en de hulp van diverse mensen was ik waarschijnlijk geen boorgaten in fossiele schelpen gaan bestuderen en zou het artikel in *Science* er nooit zijn gekomen. Mill-Langenboom: het was een schitterende vindplaats voor fossielen, maar ze leeft nog voort in de collectie van velen en in de populaire en wetenschappelijke literatuur.

LITERATUUR

- Klompmaker, A.A., 2008. Boorgatpredatie in mollusken: hoe het niet moet! *Gea* 41 (4): pp 118–120.
- Klompmaker, A.A., 2009. Taphonomic bias on drill-hole predation intensities and paleoecology of Pliocene mollusks from Langenboom (Mill), The Netherlands. *PALAIOS* 24: pp 772–779.
- Klompmaker, A.A., 2011a. Drilling and crushing predation on scaphopods from the Miocene of the Netherlands. *Lethaia* 44: pp 429–439.
- Klompmaker, A.A., 2011b. Boorgaten in de Miocene bivalve *Astarte* anus uit Langenboom. *Afzettingen WTKG* 32 (3): pp 62–63.
- Klompmaker, A.A., 2012. Drill hole predation on fossil serpulid

polychaetes, with new data from the Pliocene of the Netherlands. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 321–322: pp 113–120.

- Klompmaker, A.A. & P.H. Kelley, 2015. Shell ornamentation as a likely exaptation: evidence from predatory drilling on Cenozoic bivalves. *Paleobiology* 41: pp 187–201.

- Klompmaker, A.A., H. Karasawa, R.W. Portell, R.H.B. Fraaije & Y. Ando, 2013. An overview of predation evidence found on fossil decapod crustaceans with new examples of drill holes attributed to gastropods and octopods. *PALAIOS* 28: pp 599–613.

- Klompmaker, A.A., R.W. Portell, S.E. Lad, & M. Kowalewski, 2015. The fossil record of drilling predation on barnacles. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 426: pp 95–111.

- Klompmaker, A.A., M. Kowalewski, J.W. Huntley & S. Finnegan, 2017. Increase in predator-prey size ratios throughout the Phanerozoic history of marine ecosystems. *Science* 356: pp 1168–1170.

- Peters, N., 2013. Van reuzenhaai tot *Chalicotherium*. Boxtel, Oertijdmuseum De Groene Poort.

- Villegas-Martín, J., R. Rojas-Consuegra, & A.A. Klompmaker, 2016. Drill hole predation on tubes of serpulid polychaetes from the Upper Cretaceous of Cuba. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 455: pp 44–52.

- Vermeij, G.J. 1987. *Evolution and Escalation: An Ecological History of Life*. Princeton, Princeton University Press.

