

Stereotyp boorgedrag van *Natica*

Gerhard C. Cadée

INLEIDING

De directe aanleiding voor dit stukje is natuurlijk het aardige artikel van Serge van Schooten (1998) in de vorige 'Afzettingen' waarin hij ons uitnodigt mee te denken waarom de Mioocene bivalve *Pelecypora polytropa nysti* altijd *Natica*-boorgaten vertoont aan de dorsale zijde van de schelp. Een tweede reden is dat ik bij het voorbereiden van een verhaaltje voor de Jeugdbond voor Natuur- en Milieustudie vorig jaar over beschadigingen bij Noordzeeschelpen ook een plaatje wilde laten zien van door *Natica* geboorde gaatjes en toen Ziegelmeier (1954) las. Dit bleek een rijke bron, die ik hier graag onder de aandacht wil brengen. Ziegelmeier slaagde er als eerste in *Natica* in aquaria tijdens het boren te bestuderen. De derde reden is dat dankzij de zandsuppleties nu ook op Texel massaal *Spisula*'s te vinden zijn en dat ik begonnen ben met kijken waar de *Natica*-gaatjes bij *Spisula* zitten (daarover misschien later). Tenslotte blijkt ook de Strandwerkgroep van de NJN een project gestart te hebben naar de relatie tussen *Natica* en zijn prooi (Vahl, 1998).

Recent komen in de Noordzee *Natica catena* (Da Costa) en de kleinere *Natica alderi* (Forbes) voor (in de literatuur ook *Polinices nitida* (Donovan) genoemd). Als alternatieve genus namen vond ik *Lunatia*, *Polynices* en *Euspira*. In dit stukje noem ik alle onder de meest bekende naam *Natica*.

ER IS AL VEEL ONDERZOEK GEDAAN AAN NATICA

In zijn overzichtsartikel over *Natica*'s haalt Kabat (1990) maar liefst 235 artikelen aan die praktisch alle iets met *Natica* te maken hebben en ook na 1990 heeft men natuurlijk niet stil gezeten: Kowalewski (1990, 1993) voegt aan die lijst al weer nieuwe referenties toe. Ook Fretter & Graham (1994) halen veel literatuur aan, anders dan de titel van hun boek suggereert niet alleen betrekking hebbend op Britse soorten en zoals we gewend zijn van deze auteurs zeer informatief. De verklaring voor deze grote belangstelling van vooral palaeontologen voor borende gastropoden als *Natica*- en *Murex*-achtigen, ligt in het feit dat aanwezigheid van deze boorgaatjes één van de weinige gevallen is waarbij aan een lege schelp de doodsoorzaak van het schelpdier is na te gaan. Voor palaeontologen een goede gelegenheid om predatie in het verleden te bestuderen en bijvoorbeeld de co-evolutie van prooi en predator na te gaan. Predators laten zelden sporen na op schelpen waaruit blijkt wie de predator was. Vaak worden schelpen geheel ingeslikt en tot gruis vermalen (eidereend, zilvermeeuw, zie Cadée, 1994, 1996). Soms laten predatoren de schelpen intact zoals bijv. zeesterren doen. Scholeksters hakken schelpdieren open met hun snavel en in mossels en kokkels zijn die beschadigingen wel karakteristiek, maar dergelijke sporen zijn nog nooit fossiel beschreven, misschien omdat scholeksters dit geologisch gezien nog maar kort doen? Ook borende gastropoden laten duidelijk hun 'visitekaartje' achter en dat al zeker 100 miljoen jaar (Kitchell, 1986; Vermeij, 1987; Kabat, 1990).

Jarenlang onderzoek naar de co-evolutie van prooi en predator heeft geleid tot het beeld van de 'Mesozoische revolutie' (Vermeij, 1977, 1987). Tijdens het Mesozoicum werden de

voornamelijk op het sediment levende Palaeozoïsche bodemorganismen vervangen door in het sediment ingegraven levende soorten. Er blijven wel niet-ingegraven levende organismen, maar ook hier treden veranderingen op: de met een steel vastzittende brachiopoden bijvoorbeeld worden geleidelijk overvleugeld door met byssusdraden vastgehechte mollusken. Deze hebben het voordeel dat ze zich weer weten vast te hechten als ze losgeslagen worden (kijk maar eens hoe snel mossels in een emmer zeewater zich weer met byssusdraden aan elkaar of aan de wand van de emmer vastzetten!). Het zijn vooral bivalven die zich aanpassen aan een in het sediment ingegraven levenswijze, hierbij waarschijnlijk gedreven door een te grote predatiedruk aan het sediment-oppervlak. Van de twee groepen borende gastropoden zijn het de *Natica*'s die in deze periode eveneens het sediment inkropen om daar hun prooi - tweekleppigen - te achtervolgen. De eveneens borende *Murex*-achtigen bleven aan het sediment-oppervlak en boren daar niet ingegraven levende prooien aan. *Murex*-achtigen hadden daarom geen behoefte aan een gladde schelp zoals *Natica* heeft, die geen hinder oplevert bij het door het sediment kruipen, maar in hun strijd om het bestaan konden zij allerlei uitsteeksels aan hun schelpen ontwikkelen, die moeten bemoeilijken dat ze zelf opgegeten worden.

ENKELE RESULTATEN VAN VROEGER ONDERZOEK

De diverse auteurs zijn het erover eens dat de ronde *Murex*- en *Natica*-boorgaten er verschillend uitzien. Zelf heb ik eigenlijk alleen *Natica*-gaten goed bekeken. Het verschil is dat de boorgat wanden bijna recht zijn bij *Murex* en bij *Natica* een duidelijke helling vertonen, ze zijn parabolisch van vorm, ze beginnen steil maar vlakken af met de diepte (zie Fig. 1 naar Kitchell et al. 1981 en ook goede afbeeldingen in bijvoorbeeld Robba & Ostinelli, 1975 en Thomas, 1976). Ook vertonen onvoltooide *Natica*-boorgaten duidelijk een ophoging in het midden (zie Fig. 1 en bijv. Thomas, 1976, fig. 8).

Na lange discussies in de literatuur is men het er thans wel over eens dat de booractiviteit zowel van *Murex* als *Natica* een combinatie is van chemische kalkoplossing en het mechanisch raspen van de radula. Eenzelfde combinatie resulteert in ovale boorgaten gemaakt door inkvissen zoals *Octopus* (zie Bromley, 1993) en *Eledone* (zie Runham et al., 1997), ook hiervan zijn fossiele voorbeelden gevonden (Robba & Ostinelli, 1975; Bromley, 1993).

Het is velen (met Serge van Schooten, 1998) opgevallen dat *Natica* niet zo maar willekeurig schelpen aanboort, maar daar meestal een voorkeursplaats voor heeft, afhankelijk van het type prooi. Hiervoor voerde men de term stereotyp boorgedrag in (Berg & Nishenko, 1975; Kitchell, 1986). Ook bij drie Muriciden vonden Harper & Morton (1997) zo'n stereotyp boorgedrag zich uitend in voorkeursplaatsen waar schelpen van tweekleppigen werden aangeboord.

Vroegere auteurs (in navolging van Pelseneer, 1925) trachtten dit stereotype gedrag te verklaren door aan te nemen dat *Natica* op zoek was naar het voedselrijkste deel van de prooi, de gonaden. Nu zijn die gonaden niet het hele jaar door goed ontwikkeld en, aangezien bovendien *Natica* in staat is het hele schelpdier te consumeren vanuit dat ene boorgat, is dit niet erg waarschijnlijk: die gonaden eet *Natica* toch wel, onafhankelijk van de plaats van het boorgat.

Pas het onderzoek van Ziegelmeier (1954) bracht uitkomst: hij toonde aan dat *Natica* op een bepaalde manier zijn prooi wil vasthouden tijdens het boren, vandaar de min of meer vaste plaats van het boorgat. Een andere prooi zal hij misschien beter anders kunnen vasthouden met als resultaat dat het boorgat niet bij alle prooi-soorten op dezelfde plaats komt (Fretter & Graham, 1994). Ook gedragen de verschillende *Natica*-soorten zich niet altijd eender (Berg & Porter, 1974), waardoor indien meerdere *Natica*-soorten aanwezig zijn de variatie groter is. Zo vond Massé (1963) bij Marseille boorgaten van *Natica alderi* voor 95% in de onderste helft van *Spisula subtruncata* schelpen, die van *Neverita josephina*, een andere *Natica*-achtige, voor 95% in de bovenste helft. Kowalewski (1990) geeft een exactere methode aan om de plaats van het boorgat op de schelp vast te leggen; daar zijn natuurlijk diverse mogelijkheden voor en ieder gebruikt meestal een eigen methode, waardoor onderling vergelijken niet zo eenvoudig is.

Een andere interessante uitkomst van Ziegelmeier's onderzoek was de lange tijd die boren duurt: in 24 uur boort *Natica alderi* een gat van slechts 0.6 mm diepte. Later onderzoek van Kitchell et al. (1981) geeft voor *Natica duplicatus* een vrijwel gelijke boorsnelheid van 0.53 mm per dag. Verder hebben diverse auteurs (o.a. Kitchell et al. 1981) aangetoond dat grotere *Natica*'s grotere gaten maken dan kleinere, dit lijkt voor de hand te liggen, maar waarom zou je een energie en tijd verslindend groot gat boren als een kleintje voldoende is? Waarschijnlijk is de proboscis die door het gat moet bij een groter exemplaar naar rato groter. De boortijd voor één prooi van *N. josephina* kan afhankelijk van de schelpdikte variëren van 12 - 40 uur (Massé, 1963) en de range opgegeven in de literatuur over *Natica*'s is van 5 tot 100 uur. *Natica* moet bij zo'n lange boortijd wel verzekerd zijn van een goede maaltijd (voldoende voedsel), anders kan dit natuurlijk niet uit!

Dubbel aangeboorde schelpen worden af en toe ook gevonden, Thomas (1967) vond dit in 4 van de 3500 onderzocht *Glycymeris*-kleppen. Hoffman et al. (1974) laten zelfs *Corbula gibba* kleppen zien met 4 boorgaten! Dit is raadselachtig en alleen te verklaren door aan te nemen dat *Natica* per vergissing soms lege schelpen aanboort. Dat twee *Natica*'s gelijktijdig dezelfde prooi aanboren is onwaarschijnlijk: Ziegelmeier (1954) observeerde hoe *Natica alderi* een concurrent wegjoeg.

Niet onvermeld wil ik laten dat Lever et al. (1961) interessant onderzoek deden naar het effect van *Natica*-boorgaten op het aanspoelen van schelpen. Zij vonden dat bivalve-kleppen met een gat makkelijker worden getransporteerd. Dit maakt het minder eenvoudig uit strandmonsters te bepalen hoe groot het percentage aangeboorde schelpen is, op het strand treedt sortering van wel en niet aangeboorde schelpen op.

IS ALLES NU AL UITGEZOCHT?

Dat is natuurlijk onwaarschijnlijk en soms kan het ook geen kwaad een bepaald onderzoek te herhalen. Interessant lijkt mij om na te gaan of er een verschil is tussen prooi-behandeling en de boorgaten van de twee Nederlandse *Natica*-soorten *N. catena* en *N. alderi*. Uit de literatuur heb ik deze mogelijke verschillen niet kunnen halen. Ansell (1960) kon alle boorgaten in *Venus striatula* schelpen toeschrijven aan *N. alderi* omdat dat de enige *Natica* was die in Kames Bay, Millport, voorkwam. Hoe Negus (1975) zo zeker is dat hij alleen met *N. catena* te maken had is mij nog niet duidelijk.

Natica's zijn helaas praktisch verdwenen uit onze kustzone (Oosterbaan, 1989); alleen na strandsuppletie op Texel met zand van zo'n 20 m diepte vond ik in 1997 levende *N. alderi* exemplaren op het strand. Deze probeerden zich ijverig in te graven, maar bleven op het strand niet in leven. Zilvermeeuwen wisten ze daar ook te vinden en restanten van *Natica* vond ik in meeuwen-braakballen. Beide *Natica*'s komen verder uit de kust nog wel voor in de Noordzee en het zou de moeite lonen het eetgedrag van *N. catena* in het laboratorium te bestuderen, net zoals Ziegelmeier dat deed voor *N. alderi*.

Vahl (1998) wil met de strandwerkgroep van de NJN langs de Nederlandse kust verder onderzoek doen naar prooisoorten, prooigrootte en de rol van sculptuur van de schelp aan de hand van boorgaten in op het strand gevonden schelpen. Dit zou aardig het laboratorium-onderzoek van Bayliss (1986) kunnen aanvullen. Bayliss vond dat *N. alderi* een voorkeur had voor dunschalige schelpen en niet te grote tweekleppigen uitzocht. Een NJN onderzoekje op Schier leverde al op dat het nonnetje daar tot de meest aangeboorde schelpen behoorde (Vahl, 1998); dat zal niet overal langs de kust hetzelfde zijn. Zandsuppleties gooien hier misschien enig roet in het eten, doordat zo kust-nabij en kust-veraf materiaal gemengd wordt op het strand.

Er is zowel in fossiel materiaal (zie van Schooten, 1998) als langs de Nederlandse kust (zie Vahl, 1998) nog genoeg te bestuderen aan *Natica*; ik ben benieuwd naar de verdere resultaten van het onderzoek van de strandwerkgroep van de NJN.

SUMMARY

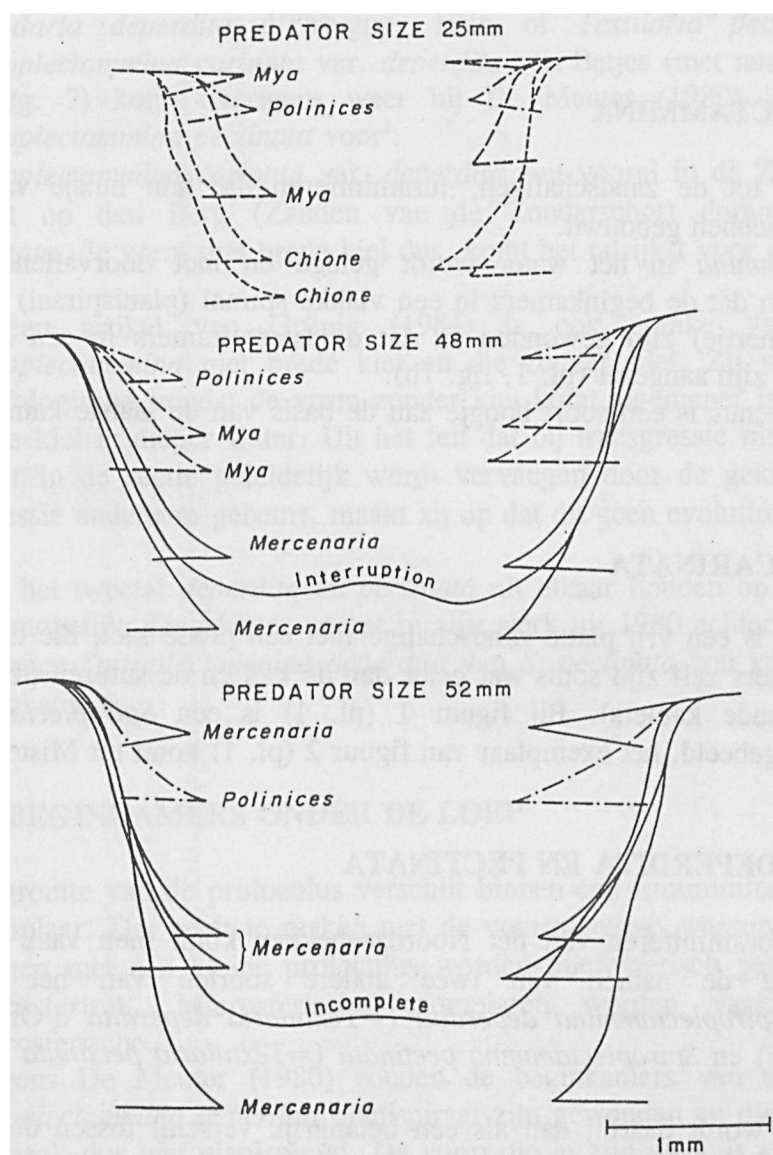
A short review of part of the extensive literature on boring naticid gastropods is presented. Boreholes of carnivorous gastropods such as *Murex* and *Natica* are of particular interest for the palaeontologist because they present a rare opportunity to study predation in fossil populations and the co-evolution of prey and predators. Boring by *Natica* is stereotype (holes in shells of one prey are not random but localized) because the prey is held firmly with the foot in one and the same position during the boring act, which may last from 5 to 100 hours depending on shell thickness. Different preys will be held differently and also differences exist between *Natica* species in prey handling. Future research could try to reveal differences in prey handling between the two recent species in the North Sea *N. catena* and *N. alderi*, of which the latter is studied already extensively in the laboratory by Ziegelmeier (1954).

AANGEHAALDE LITERATUUR

- Ansell, A.D., 1960. Observations on predation of *Venus striatula* (da Costa) by *Natica alderi* (Forbes). - Proc. Malac. Soc. London 34: 157-164.
- Ansell, A.D. & A.M. Macé, 1978. Comparative studies of the gastropod *Polinices alderi* from Mediterranean and North Atlantic populations. - Haliotis 9(2): 65-72.
- Bayliss, D.E., 1986. Selective feeding on bivalves by *Polinices alderi* (Forbes) (Gastropoda). - Ophelia 25: 33-47.
- Berg, C.J. Jr & L. Nishenko, 1975. Stereotypy of predatory boring behavior of Pleistocene naticid gastropods. - Paleobiology 1: 258-260.

- Berg, C.J. Jr & M.E. Porter, 1974. A comparison of predatory behavior among the naticid gastropods *Lunatia heros*, *Lunatia triseriata* and *Polinices duplicatus*. - Biol. Bull. 147: 469-470.
- Bromley, R.G., 1993. Predation habits of octopus past and present and a new ichnospecies, *Oichnus ovalis*. - Bull. Geol. Soc. Denmark 40: 167-173.
- Cadée, G.C., 1994. Eider, Shelduck, and other predators, the main producers of shell fragments in the Wadden Sea, palaeoecological implications. - Palaeontology 37: 181-202.
- Cadée, G.C., 1995. Birds as producers of shell fragments in the Wadden Sea, in particular the role of the Herring gull. - Géobios M.S. 18: 77-85.
- Fretter V. & A. Graham, 1994. British Prosobranch Molluscs. 2nd ed. Ray Society London, 820 pp. (vooral hoofdstuk 34 'Necklace shells: Naticidae' p. 712-716, en 'feeding' p. 621-626).
- Harper, E. & B. Morton, 1997. Muricid predation upon an under-boulder community of epibyssate bivalves in the Cape d'Aguilar marine reserve, Hong Kong. In: B. Morton (ed.) The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China 4: 263-284.
- Hoffman, A., A. Pisera & M. Ryskiewicz, 1974. Predation by muricid and naticid gastropods on the Lower Tortonian mollusks from the Korytnica clays. - Acta Geol. Polonica 24: 249-260.
- Kabat, A.R., 1990. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation. - Malacologia 32: 155-193.
- Kitchell, J.A., 1986. The evolution of predator-prey behaviour: naticid gastropods and their molluscan prey. In: M.H. Nitecki & J.A. Kitchell (eds) Evolution of animal behaviour, paleontological and field approaches. Oxford Univ. Press, p. 88-110.
- Kitchell, J.A., C.H. Boggs, J.H. Kitchell & J.A. Rice, 1981. Prey selection by naticid gastropods: experimental tests and application to the fossil record. - Paleobiology 7: 533-552.
- Kowalewski, M., 1990. A hermeneutic analysis of the shell-drilling gastropod predation on mollusks in the Korytnica Clays (Middle Miocene, Holy Cross Mountains, central Poland. - Acta Geol. Polonica 40: 183-213.
- Kowalewski, M., 1993. Morphometric analysis of predatory drillholes. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 102: 69-88.
- Lever, J., A. Kessler, A.P. van Overbeeke & R. Thijssen, 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.
- Massé, H. 1963. Quelques données sur l'économie alimentaire d'une biocoenose infralittorale. Rec. Trav. St. Mar. Endoume 31(47): 153-166.
- Negus, M. 1975. An analysis of boreholes drilled by *Natica catena* (Da Costa) in the valves of *Donax vittatus* (Da Costa). - Proc. Malac. Soc. London 41: 353-356.
- Oosterbaan, A.F.F., 1989. Veranderingen in de Hollandse kustfauna. - Wetensch. Meded. KNNV 193: 1-60.
- Pelseneer, P., 1925. Gastéropodes marins carnivores *Natica* et *Purpura*. - Ann. Soc. Zool. Belgique 55: 37-39.
- Robba, E. & F. Ostinelli, 1975. Studi paleoecologici sul Pliocene ligure I. Testimonanze di predazione sui molluschi pliocenici di Albegna. - Riv. Ital. Paleont. 81: 309-373.
- Runham, N.W., C.J. Bailey, M. Carr, C.A. Evans & S. Malham, 1997. Hole drilling in crab and gastropod shells by *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798). - Scientia Marina 61 (Suppl. 2): 67-76.
- Schooten, S. van, 1998. Pelecypora polytropa nysti. - Afzettingen 19: 6-8.

- Thomas, R.D.K. 1976. Gastropod predation on sympatric Neogene species of *Glycymeris* (Bivalvia) from the eastern United States. - J. Paleontol. 50: 488-499.
- Vahl, W. 1998. Gaatjes in schelpen; dikke mik? - Sepia, org. Strandwerkgr. NJN 23: 3-5
- Vermeij, G.J., 1977. The mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. - Paleobiology 3: 245-258.
- Vermeij, G.J., 1987. Evolution and Escalation. An ecological history of life. Princeton University Press, Princeton NJ, 527 pp.
- Ziegelmeier, E. 1954. Beobachtungen über den Nahrungserwerb bei der Naticide *Lunatia nitida* Donovan (Gastropoda Prosobranchia). - Helgol. Wiss. Meeresunters. 5: 1-33



Figuur 1. Boorgatvorm en -grootte (zie schaalstreepje 1 mm) bij *Natica* voor kleine (top), middelmaat en grote (onder) exemplaren. Grotere *Natica*'s boren grotere gaten. Duidelijk is de komvormige (parabolische) doorsnee van het gat. De helling van de wand hangt af van de dikte van de doorboorde schelp; bij dikkere schelpen is de helling steiler, en bij een onvoltooid boorgat blijft in het midden een verhoging staan onderin het boorgat. Naar Kitchell et al. (1981) en voor *Natica duplicatus*.