

'Kapot', maar toch het verzamelen waard: *Scaphella lamberti* (J. Sowerby, 1816) uit het Antwerpse

Bram Langeveld¹

Abstract

A specimen of *Scaphella lamberti* (J. Sowerby, 1816) (Volutidae) collected ex-situ from the Lillo Formation, Oorderen member at Kallo (near Antwerp, Belgium) shows damage to the aperture, which is here discussed and ascribed to a predation attempt by shell-peeling by a Cancridae crab (*Brachyura*), most likely *Cancer cf. pagurus* Linnaeus, 1758.

Samenvatting

Een exemplaar van *Scaphella lamberti* (J. Sowerby, 1816) (Volutidae) verzameld ex-situ uit de Zanden van Oorderen van de Lillo Formatie te Kallo (nabij Antwerpen, België) vertoont een beschadiging van de mondrand. De meest waarschijnlijke oorzaak voor deze beschadiging is predatie door een krab, die de schelp vanaf de mondrand openknipte om bij zijn prooi te kunnen. Waarschijnlijk was dit de krab *Cancer cf. pagurus* Linnaeus, 1758 (Cancridae).

Introductie

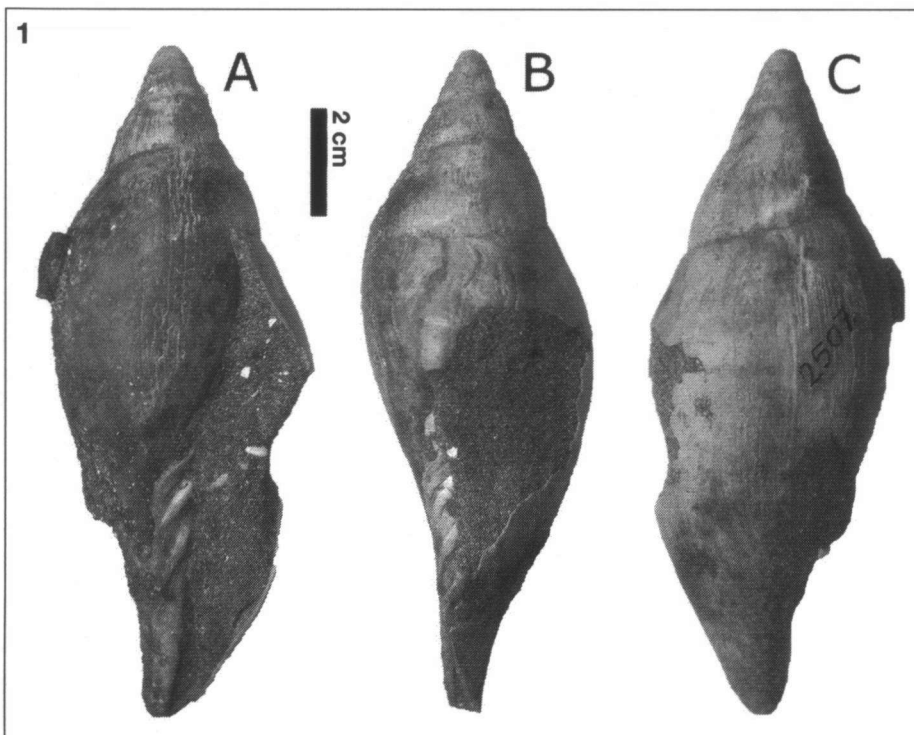
Onlangs verzamelde ik in het Antwerpse (nabij Kallo, België) ex-situ uit de pliocene Lillo Formatie, Zanden van Oorderen, een exemplaar van de welbekende gastropode *Scaphella lamberti* (J. Sowerby, 1816) (Volutidae). Dat is geen zeldzame soort uit deze afzetting (Marquet, 1998) en dit leek niet bepaald een bijzonder (groot) exemplaar. Bovendien was de fragiele mondrand flink beschadigd. Daar mijn collectie Antwerps Plioceen echter nog niet echt groot is en deze beschadiging wat 'vreemd' leek, besloot ik het stuk mee te nemen.

Tijdens het schoonmaken viel het op, dat delen van de breukrand nog onder aanhechtend sediment verscholen waren. Dat maakte duidelijk, dat het hier om een oude breuk gaat, niet om een recente beschadiging door uitgraven. En dat maakte het stuk natuurlijk direct veel interessanter...

Beschrijving en bespreking

De totale hoogte van het fossiel (collectie auteur 02507) is 12,5 cm, waarbij de mondopening 8,5 cm hoog is. Aan de laatste winding is een opvallende en grote beschadiging te zien: er ontbreekt vanaf de mondrand een langzaam smaller wordend stuk van de laatste winding. Dit ontbrekende stuk heeft een hoogte van zo'n 3,5 cm aan de mondrand en op het smalste deel (het hoogst op de winding) een hoogte van slechts 6 mm (hierop aansluitend bevindt zich een kleine, recente beschadiging, ontstaan tijdens het schoonmaken van het stuk: er ontbreekt een ongeveer rechthoekig stukje schelp van 2 bij 5 mm). De beschadiging loopt 70° tegen de laatste winding in schuin omhoog (fig. 1). De rand van de beschadiging verloopt grillig (fig. 1b, c). De schelp is aan de randen van de breuk wat afgerond. De dikte van de schelp bedraagt aan de mondrand ongeveer 0,8 mm.

Scaphella lamberti kan tot meer dan 16 cm hoog worden. De teleoconch bestaat dan uit zes tot zeven windingen (Marquet, 1998). Dit exemplaar is dus zeker niet volgroeid. De wat afgeronde randen van de breuk (mogelijk veroorzaakt door lichte oplossing; Zuschin et al., 2003), alsmede het feit dat delen van de breuk nog bedekt waren onder aanhechtend sediment, duiden erop, dat dit een oude beschadiging is.



Figuur 1. *Scaphella lamberti* (J. Sowerby, 1816) met predatiespoor van een krab (waarschijnlijk *Cancer cf. pagurus* Linnaeus, 1758).

A Aperturaal aanzicht;
B 90° naar links gedraaid ten opzichte van A;
C 180° gedraaid ten opzichte van A. Ex-situ Zanden van Oorderen, Lillo Formatie, Kallo, Antwerpen, collectie auteur 02507.

Interpretatie van de beschadiging

Ontstaan

Een belangrijk gegeven is, dat een beschadiging als deze niet 'zomaar' ontstaat. Daar moet een bepaalde gebeurtenis voor hebben plaatsgevonden. De mogelijke oorzaken vallen uiteen in twee categorieën: abiotische en biotische oorzaken.

Er zijn drie mogelijke abiotische oorzaken:

- 1 De beschadiging is ontstaan in een hoog energetisch milieu voordat de schelp fossiliseerde;
- 2 De beschadiging is ontstaan tijdens het geologische proces van omwerking of
- 3 De beschadiging is ontstaan door het geologische proces verdrinking.

De Zanden van Oorderen te Kallo zijn in een marien milieu afgezet, zeker niet zeer kustnabij of in een zeer ondiepe zee (Gaemers, 1975) en dus zeker niet in de brandingszone. En juist die brandingszone, is de enige zone waarin abiotische schelpfragmentatie/-beschadiging optreedt (Cadée & Wesselingh, 2009). De sedimentinhoud (er zijn geen afgeronde fragmenten in aanwezig) en conservatietoestand van de *Scaphella* duiden niet op een omgewerkt exemplaar, dus de beschadiging kan ook niet zijn ontstaan tijdens een periode van omwerking in het geologisch verleden. Verdrinking ten slotte, veroorzaakt ook geen dergelijk breukpatroon (Moerdijk et al., 2010: fig. 39). De rest van de schelp is in prima conditie, wat je bij verdrinking niet zou verwachten, terwijl er geen verdruchte fragmenten van de *Scaphella* in ongeveer hun originele positie aanwezig zijn, wat je juist wel bij verdrinking verwacht (Zuschin & Stanton, 2001). Een abiotische oorzaak is dus erg onwaarschijnlijk.

Nu kunnen we ons richten op mogelijke biotische oorsprongen. Het grootste deel van de beschadigingen aan schelpen wordt veroorzaakt door predatoren of secundaire schelpbewoners (Moerdijk et al., 2010: 47). Een zeer voor de hand liggende oorzaak voor de beschadiging bij de *Scaphella* zou dan predatie zijn. Tal van dieren bejagen gastropoden: onder meer andere gastropoden, gewervelden en arthropoden (zie voor een overzicht Vermeij, 1987: tabel 6.3). Binnen de kreeftachtigen (Crustacea) vinden we enkele van de meest algemene en krachtigste molluskenpredatoren (Vermeij, 1987: 157). Diverse krabben en kreeften komen voor in het Antwerpse Pliocene (Marquet et al., 2009). Het is dus logisch om mogelijke 'daders' eerst in deze soortenrijke groep te zoeken.

De drie bekendste manieren waarop Crustacea een slak prederen, zijn:

- 1 Kraken van de schelp (Engels: crushing), waarbij de schelp tussen twee tegenover elkaar gelegen oppervlakken geklemd wordt (scharen of kaken) en door middel van het uitoefenen van druk wordt gebroken. Dit is de meest algemene vorm van molluskenpredatie binnen de Crustacea;
- 2 Herhaaldelijk slaan op de schelp (Engels: pounding) met een stomp object (poten) totdat de schelp breekt, zoals door Stomatopoda met hun aangepaste schaarpoet gedaan wordt (zie Cadée, 1998) en
- 3 Openknippen met de scharen (Engels: shell-peeling).

Hierbij wordt vanaf de mondrand de schelp opengeknipt, totdat de zich terugtrekkende slak bereikt kan worden (Vermeij, 1987). Er zijn echter nog meer mogelijkheden, waarvan sommigen geen enkel spoor nalaten op de schelp. Zie daarvoor Schweitzer & Feldmann (2010).

Onder andere Papp et al. (1947: abb. 1) en Shoup (1968: fig. 3) beschrijven het openknippen van een slakkenhuis en geven afbeeldingen, zowel van het gedrag als de resulterende beschadiging aan de gastropodenschelpen. Dietl et al. (2010: fig. 5) beelden recente gastropoden *Fasciolaria (Cinctura) lilium hunteria* (Perry, 1811) af, die door middel van openknippen gedood werden door de krab *Menippe mercenaria* Say, 1818. Cadée (2011: fig. 4) toont recente *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777) die opengeknipt werden door juveniele *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758). Stafford en Leighton (2011: fig. 2) en Klompmaker in Peters (2013: 107, afbeelding A) ten slotte, beelden gastropoden af, die opengeknipt zijn door een krab. Op al deze figuren is er steeds weer te zien dat er een stuk van de schelp ontbreekt. Het ontbrekende stuk loopt vanaf de mondrand tegen de laatste winding(en) in schuin omhoog en heeft grillig verlopende randen. Deze beschadigingen lijken identiek aan de beschadiging aan de *Scaphella*. De *Scaphella* is dus hoogstwaarschijnlijk beschadigd door een kreeftachtige.

Grofweg zijn de scharen van kreeftachtigen (Crustacea; Decapoda) - sommige uitzonderingen daargelaten - in te delen in twee categorieën: scharen om te kraken (Engels: crusher claws) en scharen om te knippen (Engels: cutter claws). Kraakscharen zijn dik en stevig en hebben afgeplatte of ronde tanden op het proximale deel van de schaar, en meer puntiger tanden op het distale deel. Dergelijke scharen kunnen veel kracht uitoefenen, maar sluiten vrij langzaam. Knipscharen zijn kleiner en slanker en hebben scherpe tanden over hun gehele lengte. Deze scharen sluiten relatief snel, maar er kan minder kracht mee worden uitgeoefend. Voor het kraken en openknippen van schelpen zijn kraakscharen goed bruikbaar, terwijl knipscharen geschikter zijn voor het manipuleren van prooien en het afscheuren van weke delen van de prooi. Veel soorten krabben en kreeften hebben zowel een kraakschaar als een knipschaar, terwijl de Cancridae alleen twee kraakscharen bezitten (Vermeij, 1987; Seed & Hughes, 1995).

Echte specialisaties voor het openknippen van schelpen lijken enkel aanwezig te zijn in de krabbenfamilie Calappidae (Shoup, 1968; Vermeij, 1987). Deze familie is echter niet uit het Antwerpse Pliocene bekend (Marquet et al., 2009). De meeste kreeftachtigen, die niet gespecialiseerd zijn in het openknippen van slakkenhuizen, doen dat toch bij grote of lastig te kraken exemplaren (Papp et al., 1947; Bertness & Cunningham, 1981; Vermeij, 1987; West et al., 1991; Behrens Yamada & Boulding, 1998; Dietl et al., 2010; Schweitzer & Feldmann, 2010). Ook krabben en kreeften uit andere families zijn dus in staat om bij een gastropode de waargenomen beschadiging te veroorzaken. Dan komen de

families Paguridae (heremietkreeften - infraorde Anomura) en Cancridae en Portunidae (infraorde Brachyura - krabben) in beeld. Zij doden namelijk allen gastropoden door middel van kraken (Vermeij, 1987) en zijn bekend uit de Zanden van Oorderen van het Antwerpse Pliocene (Marquet et al., 2009).

Mogelijke daders?

De Paguridae worden in de Zanden van Oorderen van het Antwerpse vertegenwoordigd door de gewone heremietkreeft *Pagurus bernhardus* (Linnaeus, 1758) (Marquet et al., 2009). Dit tot 10 cm grote dier (Türkay in Lemaitre & McLaughlin, 2013) heeft relatief kleine scharen, waarmee hij kleine mollusken kan kraken (Vermeij, 1987). *Pagurus bernhardus* is een echte omnivoor, die vooral detritus, maar ook aas eet (Orton, 1927) en zelfs voedsel uit het water kan filteren (Gerlach et al., 1976). Hoewel van andere Paguroidea bekend is dat zij schelpen openknippen (Papp et al., 1947), lijkt dit bij *P. bernhardus* niet waargenomen te zijn. Daarnaast is het verteeringsstelsel van *P. bernhardus* niet erg geschikt voor het verwerken van grote hoeveelheden vlees van prooien, maar lijkt het juist aangepast aan het eten van detritus (Orton, 1927). De *Scaphella* lijkt een te onwaarschijnlijke en te grote prooi voor *P. bernhardus*, waardoor de Paguridae afvallen.

De gewone zwemkrab *Liocarcinus holsatus* (Fabricius, 1798) vertegenwoordigt de Portunidae in de Zanden van Oorderen van het Antwerpse (Marquet et al., 2009). Dit is een vrij kleine krab, met een rugschildbreedte van 3,5 cm (Adema, 1991) met lichtgebouwde scharen, waarvan er een geschikt is om te kraken. Deze kraakschaar is echter vrij zwak (Seed & Hughes, 1995), zeker in vergelijking met die van de volgende familie. Waarschijnlijk is *L. holsatus* beter aangepast voor het doden en consumeren van snellere, maar zachtere prooien (Lee & Seed, 1992). En inderdaad, op basis van analyse van het dieet van recente *L. holsatus* uit Schotland, blijkt dat deze soort daar voornamelijk carnivoor is, waarbij het grootste deel van zijn dieet uit relatief snelle diergroepen bestaat (Choy, 1986). *Liocarcinus holsatus* lijkt te klein en de scharen van deze soort te zwak om verantwoordelijk te zijn voor de waargenomen beschadiging. Ook de Portunidae vallen dus af.

In de Zanden van Oorderen van het Antwerpse is de familie Cancridae vertegenwoordigd door twee soorten: *Cancer cf. pagurus* Linnaeus, 1758 en *Metacarcinus tenax* Van Bakel et al., 2004 (Marquet et al., 2009).

Metacarcinus tenax is een fossiele soort met een rugschildbreedte van zo'n 6 cm (Van Bakel et al., 2004: plaat 6, fig. 6). Daarmee lijkt de soort wat aan de kleine kant om verantwoordelijk te zijn voor de beschadiging, maar kan zij niet uitgesloten worden.

Cancer cf. pagurus komt qua kenmerken van de scharen goed overeen met de recente Noordzeekrab *Cancer pagurus* (fig. 2) (Van Bakel et al., 2004). *C. pagurus* kan een rugschildbreedte van maar liefst 30 cm bereiken, maar blijft

meestal kleiner, tot zo'n 20 cm rugschildbreedte (Adema, 1991) en is daarmee de grootste soort tot nu toe behandeld. Krabben van het genus *Cancer* hebben krachtige scharen, beide van het kraaktype, dus zeer geschikt voor predatie van mollusken (Seed & Hughes, 1995; Behrens Yamada & Boulding, 1998). *Cancer pagurus* doodt gastropoden door middel van kraken, openknippen en het proberen af te breken van de apex van de schelp. Exemplaren met een rugschildbreedte van 5,5 tot 10,5 cm zijn in staat om door middel van openknippen de vrij dikschalige gastropode *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758) te doden en te consumeren (Lawton & Hughes, 1985). De nauw verwante *Cancer productus* Randall, 1839 (met een rugschildbreedte van 8 tot 15 cm) doodt de tot 8 cm hoge, vrij dikschalige gastropode *Ceratostoma foliatum* (Gmelin, 1791) onder andere door middel van openknippen (Donovan et al., 1999). *Cancer cf. pagurus* lijkt dus de beste kandidaat: de *Scaphella* is wel groter, maar niet dikschaliger dan de genoemde soorten gastropoden.

De meest waarschijnlijke 'dader' is dus een *Cancer cf. pagurus*, die de *Scaphella* niet kon kraken, maar wel kon openknippen.

Scaphella lamberti: bestand tegen aanvallende kreeftachtigen?

In de loop van de evolutie zijn er bij de gastropoden verdedigingen ontstaan tegen aanvallende krabben en kreeften. Tegen het openknippen, kan de schelp groter worden (waardoor ze lastiger te manipuleren wordt voor de aanvallende krab of kreeft), een dikkere wand, een dikkere lip of varices ontwikkelen, hoger gewonden worden (zodat het dier zich ver terug kan trekken) en kan de apertuur smaller worden (zodat de schaar van de predator er niet ingestoken kan worden). Een aangepast/nauwsluitend operculum zou het de aanvalser ook moeilijk kunnen maken (Papp et al., 1947; Vermeij & Dudley, 1982; Lawton & Hughes, 1985; Vermeij, 1987).

Van dit rijtje lijkt enkel de grootte in het voordeel te werken van de *Scaphella*. *Scaphella lamberti* is niet erg hoog gewonden, dus heeft zich waarschijnlijk niet erg ver terug kunnen trekken. Daarnaast is de soort niet erg dikwandig en bezit ze geen verdikte lip of varices, terwijl de apertuur breed is (Marquet, 1998). *Scaphella* bezit ook geen operculum (sluitklep) (Bail, 2012). Al met al is het goed mogelijk dat kleine tot middelgrote *Scaphella* een vrij gemakkelijke prooi geweest zijn voor grote krabben met het juiste type scharen in het Antwerpse Pliocene.

Leefwijze van Scaphella

Scaphella lamberti is een uitgestorven soort. Hierdoor is biologisch onderzoek aan deze soort uiteraard onmogelijk. Gelukkig leven er nog nauwe verwanten binnen de soortenrijke familie Volutidae, waaronder andere soorten behorende tot het genus *Scaphella*. Volutidae in het algemeen leven in zandige of modderige bodems en kunnen zich met hun grote voet snel ingraven. Vaak komen ze alleen 's nachts uit het sediment en gaan dan actief op jacht naar prooi. Voor zover bekend, zijn Volutidae namelijk jagers, maar ook aaseters. Het voor-

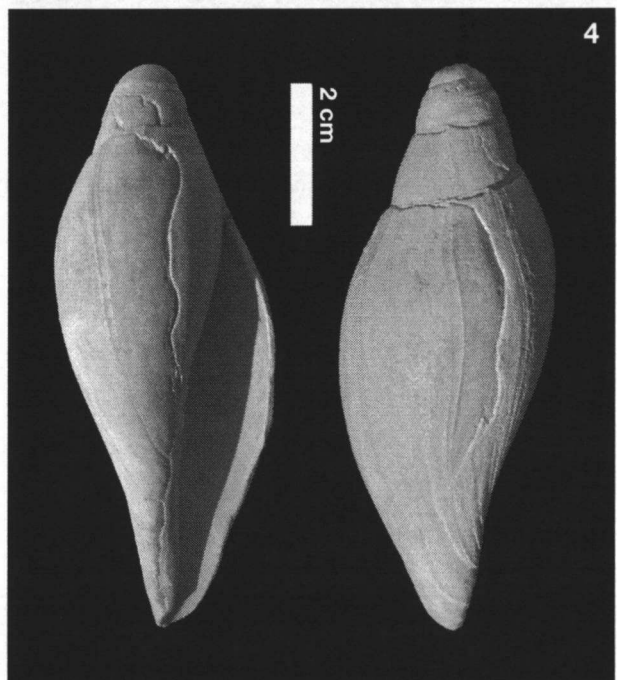
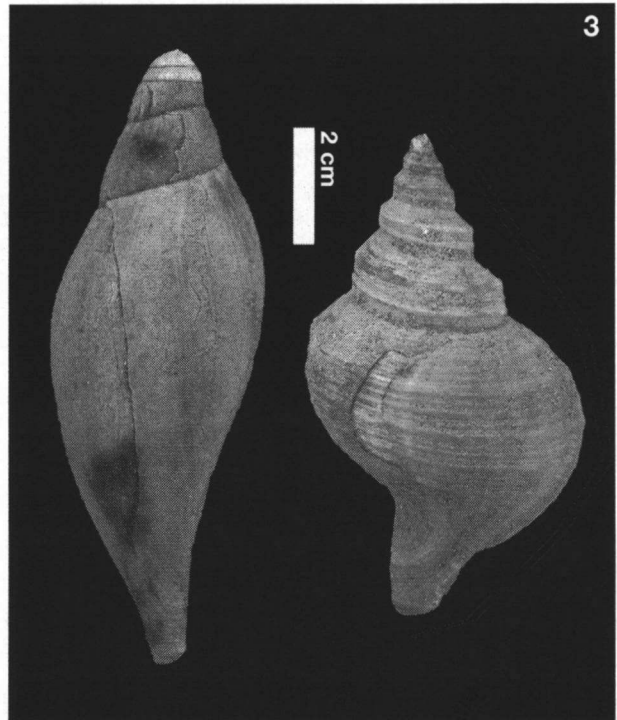


naamste voedsel bestaat uit andere mollusken. Hun verborgen leefwijze is waarschijnlijk hun beste verdediging tegen predatoren (Poppe & Goto, 1992: 42; Poutiers in Carpenter & Niem, 1998: 594). Vandaag de dag komt *Scaphella* enkel in de westelijke Atlantische Oceaan voor, in een tropisch tot subtropisch klimaat (Landau & Marques da Silva, 2006). Het gedrag van *Scaphella junonia* (Lamarck, 1804), typesoort van het genus *Scaphella*, is relatief goed bekend. Dit is een actieve jager, die in het aquarium een sterke voorkeur vertoonde voor het prederen van andere gastropoden, namelijk *Oliva*, *Cancellaria* en *Natica*. Wanneer de *Scaphella* de kans kreeg, groef hij zich in en jaagde en at hij onder het sedimentoppervlak (Bayer, 1971).

Aangenomen dat *Scaphella lamberti* soortgelijk gedrag vertoonde, is de kans niet gering dat *Cancer* cf. *pagurus* wel eens *S. lamberti* tegenkwam en deze aan heeft kunnen vallen. De recente *Cancer pagurus* is namelijk ook vooral 's nachts actief, is carnivoor en jaagt enkel op vrij langzame prooien (Adema, 1991). *Scaphella* lijkt daarnaast dus niet over bijzondere verdedigingen te beschikken en de schelpvorm van deze grote slak, maakt het een schelp openknippende krab ook niet bijzonder moeilijk. Littekens van mislukte aanvallen op schelpen van *Scaphella lamberti* maken aannemelijk dat krabben op *Scaphella* jaagden. Deze littekens worden hieronder besproken.

Mislukte aanvallen

Schelp openknippende kreeftachtigen zijn niet altijd succesvol: soms breken zij hun aanval af en overleeft de gastropode. Die kan dan zijn schelp repareren door nieuw schelpmateriaal af te zetten met zijn mantel en vervolgens gewoon doorgroeien (Vermeij & Dudley, 1982). Op de schelp blijft een typisch litteken achter. Vermeij en Dudley (1982: 399) beschrijven dergelijke littekens als een "golvende of hoe-kige discontinuïteit door de groei lijnen of axiale sculptuur van de gastropodeschelp". Papp et al. (1947: abb. 4), Boeschoten (1967: figs. 36-38), Cadée (1968: fig. 43), Allmon et al. (1990: fig. 1), Alexander en Dietl in Kelley et al. (2003: fig. 9), Cadée en Wesselingh (2009: fig. 5) en Klompmaker in Peters (2013: 107, afbeelding B) geven er afbeeldingen van. In de collectie van de auteur bleken diverse soorten gastropoden uit Kallo zulke littekens te vertonen, waaronder *Scaphella lamberti* (zie fig. 3 voor enkele voorbeelden; zie ook fig. 4). Ook op het 13 cm hoge



Figuur 2. Recente Noordzeekrab *Cancer pagurus* Linnaeus, 1758 uit het Belgische deel van de Noordzee. Bron: Hans Hillewaert, Wikipedia. Let op de scharen: het zijn beiden kraak-scharen.

Figuur 3. Links *Scaphella lamberti* (J. Sowerby, 1816) met drie littekens, waarbij met name de bovenste twee waarschijnlijk veroorzaakt zijn door kreeftachtigen, rechts *Neptunea angulata* (Wood, 1848) met een duidelijk litteken op de laatste winding. Ex-situ Zanden van Oorderen, Lillo Formatie, Kallo, Antwerpen, collectie auteur.

Figuur 4. *Scaphella lamberti* (J. Sowerby, 1816) met maar liefst vier littekens, mogelijk ontstaan als gevolg van het overleven van vier verschillende aanvallen van kreeftachtigen. Kalkfabriek Brielle, collectie Gerhard C. Cadée.

exemplaar van *Scaphella lamberti* afgebeeld door Marquet (1998: 155, afbeelding B) is er een duidelijk litteken zichtbaar op de laatste winding. Het openknippen van schelpen kwam dus vaker voor in het Antwerpse Pliocene, ook bij *Scaphella* en de aanvallers waren niet altijd succesvol.

Werd de *Scaphella* gedood?

Het is dus waarschijnlijk, dat de *Scaphella* aangevallen is door een krab uit de familie Cancridae, waarschijnlijk *Cancer* cf. *pagurus*. Deze krab heeft een flinke beschadiging veroorzaakt. Daar er geen reparatie waar te nemen is, lijkt het aannemelijk dat deze aanval succesvol was en de *Scaphella* gedood werd. Maar, experimenteel werk bij recente *Cancer productus* heeft aangetoond dat deze krabben zich bijzonder vaak vergissen: zij vallen bijna net zo vaak lege schelpen van gastropoden aan, als levende gastropoden. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt doordat de krab niet goed kan beoordelen of de schelp leeg is, of een ver teruggetrokken schelpdier bevat (Walker & Behrens Yamada, 1993). Een consequentie hiervan is, dat we van de *Scaphella* niet met zekerheid kunnen zeggen of het dier gedood werd bij de aanval, of dat de lege schelp per vergissing werd aangevallen...

Conclusie

De beschreven beschadiging aan *Scaphella lamberti* is hoogstwaarschijnlijk veroorzaakt door een predatiepoging door een kreeftachtige, waarschijnlijk door de krab *Cancer* cf. *pagurus* uit de familie Cancridae. De predatiepoging was waarschijnlijk succesvol, daar er geen tekenen van reparatie van de beschadiging bij deze *Scaphella* zichtbaar zijn. Er kan echter niet uitgesloten worden dat de predatiepoging na de dood van het schelpdier heeft plaatsgevonden. Deze vondst toont niet alleen aan dat *Scaphella lamberti* waarschijnlijk onderdeel van het dieet van *Cancer* cf. *pagurus* was in het Antwerpse Pliocene, maar ook dat een beschadigd fossiel toch bijzonder de moeite van het verzamelen waard kan zijn (Cadée, 1996).

Dankwoord

Met dank aan dr. Gerhard C. Cadée (NIOZ, Texel), die een eerdere versie kritisch doorlas, literatuur en informatie gaf en de foto's voor figuur 4 beschikbaar stelde. Daarnaast dank ik Hans Langeveld, die de foto's voor figuur 1 en 3 maakte.

Literatuur

- Adema, J.P.H.M., 1991. De krabben van Nederland en België (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.
- Alexander, R.R. & G.P. Dietl, 2003. Chapter 6. The Fossil Record of Shell-Breaking Predation on Marine Bivalves and Gastropods. In: P.H. Kelley, M. Kowalewski & T.A. Hansen (eds). Predator - Prey Interactions in the Fossil Record. Topics in Geobiology 20. Kluwer Academic/Plenum Publishers: 141-176.
- Allmon, W.D., J.C. Nieh & R.D. Norris, 1990. Drilling and peeling of Turrilline gastropods since the Late Cretaceous. - *Palaeontology* 33 (3): 595-611.
- Bail, P., 2012. Scaphellinae. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=382283> (geraadpleegd 8-3-2013).
- Bakel, B.W.M. van, J.W.M. Jagt, R.H.B. Fraaije & E.R.H. Wille, 2004. Piacenzian (Pliocene) decapod crustacean faunules from northwest Belgium. - *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 30 (2003): 97-117.
- Bayer, F.M., 1971. Biological Results of the University of Miami Deep-Sea Expeditions. 79. New and unusual Mollusks collected by R/V John Elliot Pillsbury and R/V Gerda in the tropical Western Atlantic. - *Bulletin of Marine Science* 21 (1): 111-236.
- Behrens Yamada, S. & E.G. Boulding, 1998. Claw morphology, prey size selection and foraging efficiency in generalist and specialist shell-breaking crabs. - *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 220: 191-211.
- Bertness, M.D. & C. Cunningham, 1981. Crab shell-crushing predation and gastropod architectural defense. - *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 50: 213-230.
- Boekschoten, G.J., 1967. Palaeoecology of some Mollusca from the Tielrode Sands (Pliocene, Belgium). - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 3: 311-362.
- Cadée, G.C., 1968. Molluscan biocoenoses and thanatocoenoses in the Ria de Arosa, Galicia, Spain. - *Zoologische Verhandlungen Rijksmuseum Natuurlijke Historie Leiden* 95: 1-121.
- Cadée, G.C., 1996. Zijn kapotte schelpen interessanter dan hele? - *Afzettingen WTKG* 17 (2): 34-41.
- Cadée, G.C., 1998. Schelpbeschadigingen door Stomatopoda (Bidsprinkhaankreeften). - *Afzettingen WTKG* 19 (1): 14-19.
- Cadée, G.C., 2011. *Hydrobia* as "Jonah in the whale": shell repair after passing through the digestive tract of shell-ducks alive. - *Palaios* 26: 245-249.
- Cadée, G.C. & F.P. Wesselingh, 2009. Van levend schelpdier naar fossiele schelp: tafonomie van Nederlandse strandshelpen. Informatieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging, nr. 13. <http://www.spirula.nl/publicaties/informatiebladen/NMVinfolblad13.pdf>
- Choy, S.C., 1986. Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). - *Marine Ecology Progress Series* 31: 87-99.
- Dietl, G.P., S.R. Durham & P.H. Kelley, 2010. Shell repair as a reliable indicator of bivalve predation by shell-wedging gastropods in the fossil record. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 296: 174-184.
- Donovan, D.A., J.P. Danko & T.H. Carefoot, 1999. Functional significance of shell sculpture in gastropod molluscs: test of a predator-deterrent hypothesis in *Cerastostoma foliatum* (Gmelin). - *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 236: 235-251.
- Gaemers, P.A.M., 1975. Enkele paleo-ecologische opmerkingen over de pliocene afzettingen in de tunnelput nabij Kallo, België, provincie Oost-Vlaanderen. - *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 12 (2): 43-49.

- Gerlach, S.A., D.K. Ekstrøm & P.B. Eckardt, 1976. Filter feeding in the hermit crab, *Pagurus bernhardus*. - *Oecologia* 24 (3): 257–264.
- Klompmaker, A.A., 2013. Langenboomse schelpen aangevallen! In: N. Peters. Van reuzenhaai tot *Chalicotherium* - Fossielen uit Mill-Langenboom. Oertijdmuseum De Groene Poort, Boxtel: 104–109.
- Landau, B. & C. Marques da Silva, 2006. The genus *Scaphella* (Gastropoda, Volutidae) in the Neogene of Europe and its palaeobiogeographical implications. - *The Nautilus* 120: 81–93.
- Lawton, P. & R.N. Hughes, 1985. Foraging behaviour of the crab *Cancer pagurus* feeding on the gastropods *Nucella lapillus* and *Littorina littorea*: comparisons with optimal foraging theory. - *Marine Ecology Progress Series* 27: 147–154.
- Lee, S.Y. & R. Seed, 1992. Ecological implications of cheiliped size in crabs: some data from *Carcinus maenas* and *Liocarcinus holsatus*. - *Marine Ecology Progress Series* 84: 151–160.
- Marquet, R., 1998. De Pliocene gastropodenfauna van Kallio (Oost-Vlaanderen, België). - *Publicatie van de Belgische Vereniging voor Paleontologie v.z.w.* 17.
- Marquet, R., J. Collins, J. Jagt & B. van Bakel, 2009. The invertebrate fauna of the Pliocene in Belgium. Part 1. Annelida, Anthozoa and Crustacea. - *Palaeofocus* 2: 41–61.
- Moerdijk, P.W. et al., 2010. De fossiele schelpen van de Nederlandse kust. Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis, Leiden.
- Orton, J.H., 1927. On the mode of feeding of the hermit crab *Eupagurus bernhardus* and some other decapods. - *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 14: 909–921.
- Papp, A., H. Zapfe, F. Bachmayer & A.F. Tauber, 1947. Lebensspuren mariner Krebse. - *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch Naturwissenschaftliche Klasse* 155: 281–317.
- Poppe, G.T. & Y. Goto, 1992. Volutes. Mostra Mondiale Malacologia, Cupra Marittima, Ancona, Italië.
- Poutiers, J.M., 1998. Gastropods. In: K.E. Carpenter & V.H. Niem (eds): FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Rome, FAO.
- Schweitzer, C.E. & R.M. Feldmann, 2010. The Decapoda (Crustacea) as predators on Mollusca through geologic time. - *Palaios* 25 (3): 167–182.
- Seed, R. & R.N. Hughes, 1995. Criteria for prey size-selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. - *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 177–195.
- Shoup, J.B., 1968. Shell Opening by Crabs of the Genus *Calappa*. - *Science* 160: 887–888.
- Stafford, E.S. & L.R. Leighton, 2011. Vermeij Crushing Analysis: A new old technique for estimating crushing predation in gastropod assemblages. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 305 (1–4): 123–137.
- Türkay, M., 2013. *Pagurus bernhardus* (Linnaeus, 1758). In: Lemaitre, R. & P. McLaughlin. World Paguroidea & Lomisoidea database. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=107232> (geraadpleegd 7-3-2013).
- Vermeij, G.J., 1987. Evolution and Escalation. An Ecological History of Life. Princeton University Press, Princeton.
- Vermeij, G.J. & E.C. Dudley, 1982. Shell repair and drilling in some gastropods from the Ripley Formation (Upper-Cretaceous) of the south-eastern U.S.A. - *Cretaceous Research* 3: 397–403.
- Walker, S.E. & S. Behrens Yamada, 1993. Implications for the gastropod fossil record of mistaken crab predation on empty mollusc shells. - *Palaeontology* 36 (3): 735–741.
- West, K., A. Cohen & M. Baron, 1991. Morphology and behavior of crabs and gastropods from Lake Tanganyika, Africa: implications for lacustrine predator-prey coevolution. - *Evolution* 45: 589–607.
- Zuschin, M. & R.J. Stanton Jr., 2001. Experimental Measurement of Shell Strength and its Taphonomic Interpretation. - *Palaios* 16: 161–170.
- Zuschin, M., M. Stachowitsch & R.J. Stanton Jr., 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. - *Earth-Science Reviews* 63: 33–82.

¹Bram Langeveld, e-mail: bramlangeveld@hetnet.nl