

Zijn kapotte schelpen interessanter dan hele?

Gerhard C. Cadée

VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE
FLANDERS MARINE INSTITUTE
Oostende - Belgium

62402

Inleiding

Een schelpenverzamelaar zal proberen zo fraai en dus zo gaaf mogelijke exemplaren te verzamelen. In dit verhaal zal ik proberen uit te leggen dat kapotte schelpen even interessant, zo niet interessanter zijn dan hele. Een geoloog kan nl. conclusies trekken uit de aanwezigheid en hoedanigheid van kapotte schelpen over afzettingsmilieu en palaeoecologie die hele schelpen niet kunnen leveren. Om dergelijke conclusies voor geologische afzettingen goed te kunnen trekken is onderzoek in recente milieus noodzakelijk: "het heden als sleutel voor het verleden".

In recente milieus kunnen we de eerste stappen in het fossilisatie proces, de weg tussen het doodgaan van een (schelp)dier en het al of niet als fossiel bewaard blijven in het sediment, bestuderen. Sinds begin zeventiger jaren heeft het onderzoek van het fossilisatie proces een nieuwe naam gekregen: taphonomie (van het grieks taphein begraven en nomos leer: dus begrafenisleer), een woord al in 1940 gebruikt door de Rus Ephremov, maar pas ruim na de oorlog in zwang geraakt en nu algemeen in gebruik (Cadée, 1991). Onderzoek in recente milieus naar fossilisatieprocessen kunnen we ook wel aktuo-taphonomie noemen. Een taphonoom probeert als een echte detectieve zoveel mogelijk informatie uit zijn fossielen te halen, hij beperkt zich zeker niet tot alleen hele exemplaren. In dit verhaal zal ik me beperken tot een deel van dit taphonomisch onderzoek: hoe komt het dat we veel kapotte schelpen vinden. De belangrijke rol van predatoren in het fragmenteren van schelpen zal ik benadrukken. Tenslotte zal ik aangeven dat schelpdieren soms hun predator te slim af zijn, een aanval weten af te slaan en hun beschadigde schelp weer kunnen repareren. Onbesproken laat ik onderwerpen als borende organismen in schelpen, grazers die weer leven van deze borende organismen, effecten van het hergebruik van slakkenhuizen door heremietkreeften etc. Er is nog veel meer informatie uit kapotte schelpen te halen dan ik hier zal schetsen, ik laat iets voor een volgende keer over.

Hoe ontstaan schelpfragmenten?

Nog algemeen vind je in geologische literatuur dat aanwezigheid van schelpfragmenten verklaard wordt door een sterke golfwerking (branding) of sterke waterstroom aan te nemen, onlangs nog bijv. door Wehmiller et al. (1995). In een eveneens in 1995 verschenen publicatie van Marcel Vervoenen (besproken door Frank Wesselingh, 1996) kunnen we leren dat er drie processen zijn waarbij schelpen gekraakt worden: waterbeweging, predatie en compactie. In recente milieus, waar we alleen het bovenste laagje sediment bestuderen, kunnen we compactie als oorzaak wel uitsluiten. Het is mij echter niet duidelijk geworden hoe Marcel Vervoenen een onderscheid maakt tussen predatie en waterbeweging, ik denk ook dat dat niet altijd eenvoudig is. Hoe belangrijk zijn nu deze processen in verschillende afzettingsmilieus? Kunnen we een onderscheid maken tussen waterbeweging en predatie?

Ieder, die wel eens een oceastrand met een flinke branding en liefst een grindrijk strand heeft bezocht, zal onder de indruk zijn gekomen van de verpulverende werking die deze branding heeft op schelpen: alleen van de sterkste gastropoden blijft een spil bewaard en de slotrand van een dikschalige tweekleppige en dan nog voor hoe lang? Effect van dit heen en weer transport in de branding op schelpen is een afronden net als in een tumbler, in principe krijg je dus afgeronde fragmenten. Er is vrij veel experimenteel werk (in tumblers o.a.) gedaan om dit proces na te bootsen (zie bijv. Chave, 1964). Fragmenten geproduceerd door predators zijn niet afgerond. Of afgeronde schelpfragmenten van in de branding gebroken schelpen afkomstig zijn of van door predators gekraakte schelpen afkomstig en daarna afgerond in de branding, blijft een open vraag. Dit geeft aan hoe moeilijk het ook in recente milieus is dit onderscheid te maken.

Onderzoek in de Ria de Arosa en de Waddenzee

Zelf heb ik om deze reden een andere methode geprobeerd: kunnen we de kwantitatieve rol van deze processen waterbeweging en predatie schatten? Het aantal milieus dat ik bestudeerd heb is nog maar gering. In de Ria de Arosa, een baai in Galicië, Noord Spanje, (Cadée, 1968) kon ik aantonen dat ook in gebieden waar weinig tot geen schelptransport optreedt veel schelpfragmenten voorkomen. In het midden van de Ria waar kleine afzettingen voorkomen en de verspreiding van levende schelpdieren goed overeenkomt met die van de lege schelpen (wijzend op het ontbreken van schelptransport), kon ik waterbeweging als oorzaak van gebroken schelpen uitsluiten. Toch was het aantal gebroken schelpen groot. Uit de vorm van veel fragmenten leidde ik af dat hier krabben en belangrijke rol gespeeld hadden. Het bleef hier bij een vnl kwalitatieve benadering.

Mijn latere ervaring ligt vooral in de Noordzee en Waddenzee, dat hangt natuurlijk samen met de ligging van het instituut (NIOZ) waar ik nu al sinds 1967 werk. Er was al heel wat werk verzet in Wadden- en Noordzee. Een uitstekende compilatie van ouder "aktuopalaeontologisch" werk is te vinden in Schäfer (1962), een zo belangrijk boek dat het zelfs in 1972 in het engels vertaald werd. De Waddenzee is een ideaal onderzoeksterrein om de rol van schelppredatoren op de schelpfragmentatie nader te onderzoeken en ook kwantitatief te benaderen. Voor de Waddenzee is dankzij het werk van vooral Beukema (1980, 1982, 1991) goed bekend wat er van jaar tot jaar aan schelpdieren aanwezig is. De meest in het oog vallende predatoren op schelpdieren zijn hier de vogels, daarnaast spelen krabben en (plat)vissen een belangrijke rol. Ook daarvan is zeer veel bekend. Dankzij collega's en vrijwillige vogeltellers is een vrij goede schatting te maken van het aantal vogels in de Waddenzee en wat zij daar eten (Swennen, 1975; Smit, 1981; Meltote et al., 1995). De hoeveelheid door vogels geproduceerde schelpfragmenten is dus ook te schatten (Tabel 1).

De eidereend komt in grote getale in de Waddenzee voor, hij eet vnl schelpdieren (Swennen, 1976). Kokkels tot 3 cm groot worden heel ingeslikt en in de stevig gespierde maag gekraakt. De fragmenten komen met de faeces in het sediment terecht. Ook bergeend en kanoet kraken inwendig hun schelpdierprooi, zij eten echter kleinere mollusken. Bij de bergeend vind je soms in de faeces tussen vergruisde wadslakjes een enkele die het er levend heeft afgebracht (Cadée, 1994). Scholekster hakken met hun stevige snavel mossels en kokkels op karakteristieke wijze open: een relatief kleine opening is voldoende om de sluitspier door te kunnen snijden, waarna de schelp vanzelf open gaat staan en het vlees gegeten kan worden. Zilvermeeuwen nemen grote schelpdieren mee de lucht in en laten ze

dan vallen om zo de schelpen kapot te krijgen. Dat heeft me al heel wat lekke banden gekost, omdat ze bij voorkeur mossels op de weg achter de waddendijk, die ik dagelijks tweemaal fiets, kapotgooien en dat levert venijnig scherpe schelpfragmenten op (Cadée, 1989). Kleinere schelpdieren worden heel ingeslikt en in de maag gekraakt. De grotere fragmenten verlaten de zilvermeeuw in braakballen, de kleinere in de faeces (Cadée, 1995, daarin ook referenties naar de uitgebreide literatuur op dit gebied).

soort	grootte (kg)	gem. aantal	vlees consumpt 10^6 kg/a	% mollusken in dieet	schelp/vlees verhouding	fragm. product. 10^6 kg/a
Eidereend	2.1	63.000	3.04	80	6-20	33.3
Zilvermeeuw	1.0	100.000	2.44	70	10	17.1
Scholekster	0.5	120.000	2.05	80	15	10*
Bergeend	1.25	21.000	0.71	50	5	1.8
Kanoet	0.12	50.000	0.32	100	5	1.6
Totaal						73.8

Tabel 1. Kwantitatieve data voor 5 mollusken-etende vogelsoorten in de Nederlandse Waddenzee

Beukema (1980, 1982) schatte de schelpkalkproductie in de Nederlandse Waddenzee op 200×10^6 kg per jaar, 73.8×10^6 kg wordt hiervan jaarlijks door vijf vogelsoorten in schelpfragmenten omgezet (Tabel 1). Er zijn nog een paar soorten vogels (bijv. wulp, steenloper, bonte strandloper) die af en toe schelpen in hun dieet opnemen. De totale bijdrage van vogels is dus nog hoger. Andere consumenten van schelpdieren, platvissen en krabben vooral, zullen nog eens ruw geschat eenzelfde percentage schelpen kraken. Geschat wordt nl. dat krabben als consumenten in de Waddenzee een even belangrijke rol spelen als de vogels (Swennen, 1975). De rol van platvissen moet ook niet onderschat worden. Eisma en Hooft (1967) schatten dat 50-100% van de schelpfragmenten in de sedimenten in de Noordzee voor onze kust veroorzaakt was door platvissen! Bij wat de vogels aan schelpen kraken ($> 73.8 \times 10^6$ kg/jaar) moet ik dus zeker nog eenzelfde hoeveelheid optellen voor krabben en platvissen. In totaal zal zeker 75% van de jaarlijkse schelpproductie gekraakt worden door predatoren. Dit komt aardig overeen met de 75% (gewichtsprocent) aan schelpfragmenten die ik gemiddeld in bodemonsters uit de Waddenzee aantrof (Cadée, 1994). Ook in de Waddenzee dus, net als in het voorbeeld uit de Ria de Arosa, weinig ruimte voor fysische processen bij schelpkraken.

Het is opvallend dat schelpfragmenten door predatoren geproduceerd steeds scherpe hoeken vertonen. Hieraan is het beste de oorsprong van deze fragmenten herkenbaar. Dat geldt ook voor fossiele afzettingen. In een recent artikel wees Tintori (1995) op de rol van schelpetende vissen voor de aanwezigheid van scherphoekige schelpfragmenten in Trias afzettingen in Noord Italië. Het is echter niet mogelijk een onderscheid te maken tussen schelpfragmenten gemaakt door zilvermeeuwen en die gemaakt door eidererenden. Het is vooral de structuur van de schelp die de vorm van de schelpfragmenten bepaalt: bij mossels zijn dit vaak messcherpe puntige fragmenten, bij de kokkel meer rechthoekige en vierkante stukjes.

Als schelpfragmenten door branding of sterke stroming veroorzaakt zijn dan zullen we afslijpingsverschijnselen moeten waarnemen. Kokkelschelpen, ook in de brandingszone van de Waddenzee, laten dit soms fraai zien: daar is dan de top afgeslepen door transport langs de bodem of door zand dat er langs is geschuurd. Tenslotte zal dit proces ook tot schelpfragmenten kunnen leiden, maar het ziet er niet naar uit dat dit kwantitatief belangrijk is. Bij zo'n proces wordt fijn schelpgruis geproduceerd zoals ook Vervoenen (1995) aangeeft. Vogels en andere predatoren die schelpen inwendig kraken produceren echter naast grotere fragmenten ook zeer fijn schelpgruis, zoals uit mijn onderzoek blijkt (zie Cadée 1994, 1995b). De aanwezigheid van fijn schelpgruis geeft dus op zich geen uitsluitsel over de wijze waarop dit gruis geproduceerd is.

Schelppreparatie

Ik wil nu overstappen naar een ander onderwerp nauw aansluitend bij het vorige overigens: laten schelpdieren zich zo maar kraken? Zijn ze daar in de geologische geschiedenis passief onder gebleven of hebben ze zich proberen te wapenen?

Schelpdieren bestaan al sinds het begin van het Palaeozoicum. Maar vergelijken we Palaeozoische gastropoden schelpen met recente dan valt op dat de Palaeozoische veelal dunschelig zijn, met weinig versteviging van de schelp in de vorm van sculptuur als ribben of banden, stekels ontbreken en de mondopening is rond en zonder tanden. Recente gastropodenschelpen vertonen een grotere variatie in vormen. Ze hebben vaak stekels, ribben en verdikte mondranden en hun schelpen zijn vaak dikker. Er is dus een duidelijke verandering opgetreden, een evolutie in de schelpvormen.

Het is Geerat Vermeij (1987, 1993) geweest die zich uitgebreid met evolutie van schelpvormen heeft beziggehouden, het is ook vooral zijn idee dat predatoren hierin een belangrijke rol gespeeld hebben. Hij heeft het idee gelanceerd van een soort wapenwedloop tussen schelpkrakende krabben en gastropoden. Schelpkrakende krabben proberen een slak te kraken door de mondrand open te knippen. Slakken reageren daarop door deze mondrand sterker te maken, door versmalling van de mond en tanden in de mondopening maken ze het krabben moeilijker hun scharen in de mondopening te brengen. Stekels maken de schelp groter en moeilijker hanteerbaar voor een predator. Lange hooggewonden huisjes maken het mogelijk dat de slak zich ver kan terugtrekken in zijn schelp.

Een krab slaagt er dan ook niet altijd in de slak te consumeren, die is te ver terug gekropen in zijn schelp, of de schelp blijkt toch te stevig, er kan alleen een klein stukje afgebroken worden. De slak kan zijn schelp weer repareren. Een hoge frequentie van zulke niet geslaagde aanvallen wijst er op dat de prooi veelvuldig zulke aanvallen overleeft. Er wordt zo een sterke selectiedruk uitgeoefend door de predator (krab). Vermeij et al. (1981) hebben in *Science* gepubliceerd over reparatie frequentie bij gastropoden (uit warme ondiepwater milieus) in het verloop van de geologische tijd. Zij vonden een plotselinge toename van rond 10% in Carboon en Trias naar rond 50% in het Krijt, sindsdien bleef de reparatie-frequentie hoog (rond 40%). Vermeij (1987, 1993) geeft uitvoerige documentatie over de sprongsgewijze toename in schelpkrakende predatoren in Jura/Krijt.

Is de toename in schelppreparaties nu inderdaad een bewijs voor een "wapenwedloop"? Er is kritiek gekomen op deze zienswijze. Kritiek gebaseerd op nieuwere waarnemingen in recente milieus. Eén van die onderzoeken is gedaan in Cholla Bay, een waddengebied

in de noordelijke Golf van Californië, door Nancy Schmidt (1989). Zij wees er op dat variatie van plaats tot plaats bij één soort hoog kan zijn en ook tussen soorten onderling op één plaats verzameld. Variaties die evengroot konden zijn als de "sprong" in reparatie frequentie van Trias naar Krijt zoals gevonden door Vermeij et al. (1981).

Toen ik de gelegenheid had in dit zelfde gebied onderzoek te doen heb ik Schmidt's onderzoek nog eens dunnetjes overgedaan waarbij ik tot vergelijkbare resultaten kwam (gelukkig maar). Vier soorten heb ik bekeken en inderdaad vertoont de reparatie frequentie een enorme variatie (zowel voor alleen de laatste winding als voor de hele schelp): <10% tot >30% voor de laatste winding, 10-90% voor hele schelp. Ook de variatie van plaats tot plaats was groot (Cadée, 1995a). Er is enige verwarring over hoe je deze percentages bepaalt, kijk je alleen naar de laatste winding of naar de hele schelp? Tel je meerdere reparaties per schelp toch als één of neem je het totaal aantal reparaties van alle gemeten exemplaren en deel je dat door het aantal gemeten schelpen? Bij het vergelijken van studies is het daarom belangrijk er op te letten hoe de auteurs hun getallen berekenden.

Ga ik al mijn getallen middelen dan kom ik (voor de hele schelp) op een schelpreparatie percentage uit van 32.4%, Schmidt (1989) komt op 32.5%. Dit zijn waarden dicht bij die voor recente milieus van Vermeij et al. in 1981, (35%). De conclusie moet dus zijn dat we niet met één soort en één habitat moeten werken maar met zoveel mogelijk soorten en microhabitats. Schmidt's en mijn percentages zijn gebaseerd op levend verzamelde slakken. Bij fossiele schelpen mogen we er van uit gaan dat er al enige menging is opgetreden van schelpen uit diverse microhabitats ("habitat averaging" Cadée, 1995a). Ik vermoed dat Vermeij's bewijs voor de "wapenwedloop" dus toch wel hout snijdt en in ieder geval dat het enorme verschil in schelpvorm tussen Palaeozoische en recente schelpen mede door een door predatie gestuurde evolutie is veroorzaakt.

Schelpreparatie in de Waddenzee

Als slot wil ik nog iets meedelen over schelpreparatie in de Waddenzee. Drie soorten had ik voor onderzoek hiernaar uitgezocht: de wulk *Buccinum undatum*, de alikruik *Littorina littorea* en het wadslakje *Peringia ulvae*. Het was moeilijk om aan voldoende wulkenschelpen te komen, de wulk is thans uitgestorven in de Waddenzee (Cadée et al. 1995). In December 1995 had ik echter geluk, zo'n 500 lege wulkenschelpen spoelden aan op een strandje vlak bij het NIOZ op Texel. Hieronder waren 200 exemplaren voldoende gaaf voor onderzoek naar schelpreparatie: 68% vertoonde 1 of meer reparaties. In totaal telde ik 204 reparaties op 200 schelpen (Cadée, 1996)! Eerder al had ik aangetoond dat dit waarschijnlijk vooral door (wulken)visserij beschadigde schelpen zijn (Cadée, 1995c). Schelpreparaties bij de wulk zijn hiermee dus niet bruikbaar voor predatie onderzoek. Alleen wadslak en alikruik blijven daarmee over voor schelpreparatie onderzoek (plaat 1).

Reparatie frequentie bij *Peringia ulvae* en *Littorina littorea* in monsters uit de Waddenzee, voornamelijk rond Texel verzameld, was rond 9% (Cadée, 1994). Ik vond geen verschil in reparatie frequentie tussen wadslakje en alikruik, wel variatie in schelpreparatie van plaats tot plaats bij beide soorten. Die 9% schelpen met reparaties is lager dan in tropische wateren, maar het past in een trend die ook door Vermeij (1987) al is signaleerd van een afnemende reparatie frequentie van de tropen naar gematigde en arctische streken. Je kunt je dus afvragen of in onze contreien die wapenwedloop tussen krabben en gastropoden wel

zo'n rol heeft gespeeld, zeker minder dan in de tropen. Dat wil niet zeggen dat predatoren in onze streken geen invloed uitgeoefend hebben (en nog uitoefenen) op de evolutie van schelpdieren. Ik denk dan weer aan de vogels in de Waddenzee, daar zou je bijv. een wapenwedloop kunnen zien in de ontwikkeling van lange stevige snavels bij vogels en de diepte waarop tweekleppigen leven (Cadée, 1995d).

Conclusie

Ik hoop duidelijk te hebben gemaakt dat kapotte schelpen of weer gerepareerde schelpen ook interessant kunnen zijn en mogelijk zelfs interessanter dan hele. Zij kunnen een "toegevoegde waarde" hebben ten opzichte van hele schelpen. Onderzoek aan recente fauna's kan ons die toegevoegde waarde beter leren herkennen. Hiermee kunnen we onze kennis over palaeomilieus en evolutieprocessen vergroten.

Literatuur

- Beukema, J.J., 1980. Calcimass and carbonate production by molluscs on tidal flats in the Dutch Wadden Sea: I The tellinid bivalve *Macoma balthica*. - Neth. J. Sea Res. **14**: 323-338.
- Beukema, J.J., 1982. Calcimass and carbonate production by molluscs on tidal flats in the Dutch Wadden Sea: II The edible cockle *Cerastoderma edule*. - Neth. J. Sea Res. **15**: 391-405.
- Beukema, J.J., 1991. Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication. - Mar. Biol. **111**: 293-301.
- Cadée, G.C., 1968. Molluscan biocoenoses and thanatocoenoses, Ria de Arosa, Galicia, Spain. - Zool. Verh. Leiden **95**: 1-121.
- Cadée, G.C., 1989. Size-selective shell transport of shells by birds and its palaeoecological implications. - Palaeontology **32**: 429-437.
- Cadée, G.C., 1991. The history of taphonomy. pp 3-21 In S.K. Donovan (ed.) *The Process of Fossilization*. Belhaven Press, London.
- Cadée, G.C., 1993. Eider, Shelduck, and other predators, the main producers of shell fragments in the Wadden Sea, palaeoecological implications. - Palaeontology **37**: 181-202.
- Cadée, G.C., 1994. Shell repair in gastropods of the Wadden Sea. Abstract 64. Jahrestagung Paläont. Gesellschaft, 26-30 Sept. 1994, Budapest.
- Cadée, G.C., 1995a. Gastropod shell repair in Cholla Bay and the role of "habitat averaging". Abstract 65. Jahrestagung Paläont. Gesellschaft, 25-30 Sept. 1995, Hildesheim. - Terra Nostra **4/95**: 63-64.
- Cadée, G.C., 1995b. Birds as producers of shell fragments in the Wadden Sea, in particular the role of the Herring gull. Geobios M.S. **18**: 77-85.
- Cadée, G.C., 1995c. Schelpbeschadiging en -reparatie in een wulkenmonster gevist in de Meer bij Wieringen in 1926. - Corresp.-bl. Ned. Malac. Ver. **287**: 149-154.
- Cadée, G.C., 1995d. Boekbespreking G.J. Vermeij (1993) *A natural history of shells*. - Basteria **59**: 85-86.
- Cadée, G.C., 1996. Massaal aanspoelen van lege wulkenschelpen, Schanserwaard Texel. - Corresp.-bl. Ned. Malac. Ver. (in press).

- Cadée, G.C., J.P. Boon, C.V. Fischer, B.P. Mensink & C.C. ten Hallers-Tjabbes, 1995. Why the whelk (*Buccinum undatum*) has become extinct in the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. **34**: 337-339.
- Chave, K.E., 1964. Skeletal durability and preservation. 377-387. In: J. Imbrie & N.D. Newell (eds): *Approaches to palaeoecology*. Wiley New York, 432 pp.
- Efremov, I.A., 1940. Taphonomy: a new branch of paleontology. - Pan-American Geologist **74**: 81-93.
- Eisma, D. & J.J. Hooft, 1967. The formation of shell fragments in the southern North Sea. - Neth. Inst. Sea Res. Public. Reports **1969(3)**: 1-17.
- Meltofte, H., J. Blew, J. Frikke, H.-U. Rösner & C.J. Smit, 1994. Numbers and distribution of waterbirds in the Wadden Sea. Results and evaluation of 36 simultaneous counts in the Dutch-German-Danish Wadden Sea 1980-1991. Wader Study Group Bull. **74** (Special Issue), 192 pp.
- Schäfer, W., 1962. Aktuopaläontologie nach Studien in der Nordsee. W. Kramer, Frankfurt am Main. 666 pp.
- Schmidt, N., 1989. Paleobiological implications of shell repair in recent marine gastropods from the Northern Gulf of Mexico. - Historical Biol. **3**: 127-139.
- Smit, C., 1981. Production of biomass by invertebrates and consumption by birds in the Dutch Wadden Sea area. In: C.J. Smit & W.J. Wolf (eds): *Birds of the Wadden Sea*. Balkema, Rotterdam. 308 pp.
- Swennen, C., 1975. Aspecten van voedselproductie in de Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met de vogelrijkdom. - Het Vogeljaar **23**: 141-156.
- Swennen, C., 1976. Populatie-structuur en voedsel van de eidereend *Somateria m. mollissima* in de Nederlandse Waddenzee. - Ardea **64**: 311-371.
- Tintori, A., 1995. Biomechanical fragmentation in shell-beds from the Late Triassic of the Lombardian Basin (Northern Italy). Preliminary report. - Riv. Ital. Paleont. Stratigr. **101**: 371-380.
- Vermeij, G.J., 1987. *Evolution and escalation*. Princeton University Press, Princeton NJ. 527 pp.
- Vermeij, G.J., 1993. *A natural history of shells*. Princeton University Press, Princeton NJ. 207 pp.
- Vermeij, G.J., D.E. Schindel & E. Zipser, 1981. Predation through geological time: evidence from gastropod shell repair. - Science **214**: 1024-1026.
- Vervoenen, M., 1995. Taphonomy of some Cenozoic seabeds from the Flemish region, Belgium. Prof. Paper 1994/5, 272.
- Wehmiller, J.F., L.L. York & M.L. Bart, 1995. Amino acid racemization geochronology of reworked Quaternary mollusks on U.S. Atlantic coast beaches: implications for chronostratigraphy, taphonomy, and coastal sediment transport. - Mar. Geol. **124**: 303-337.
- Wesselingh, F., 1995. Boekbespreking Marcel Vervoenen (1995) *Taphonomy of some Cenozoic seabeds from the Flemish region, Belgium*. - Afzettingen **16**: 50-51.

Plaat 1. Enkele voorbeelden van gerepareerde schelpen van *Littorina littorea* (boven) en *Peringia ulvae* (onder).

