

SEDIMENT-OMWERKING DOOR DEPOSITFEEDERS

door

G. C. Cadée

Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee

Texel

Cadée, G. C. Sediment-omwerking door depositfeeders (Sediment-reworking by depositfeeders). - Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol., 15 (3): 85 - 100, 5 Fig., Rotterdam, September 1978.

Depositfeeding is widespread in marine and lacustrine habitats and can be traced back in the fossil record to the Precambrian. Depositfeeding influences properties of the sediment (grainsize, watercontent, clay mineral composition, pelletization). Depositfeeders feeding below the sediment surface and depositing their faeces at the surface may form a biogenic graded bedding: particles too large to be swallowed remain at the feeding depth. Vertical mixing of the sediment effects the stratigraphy. The extent of sediment-reworking by depositfeeding - in Recent habitats usually larger than the sedimentation rate - is difficult to read from fossil deposits. However, we must realize that properties of the sediment are the product of physical *and* biological factors.

Dr. G. C. Cadée, Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, P.O. Box 59, Den Burg, Texel, The Netherlands.

Inhoud: Samenvatting, p. 86
Inleiding, p. 86
De Waddenzee, p. 88
Onderzoek elders, p. 89
Invloed van depositfeeders op het sediment, p. 90
Depositfeeders in het verleden, p. 92
Slotopmerkingen, p. 92
Literatuur, p. 93

'Aber wie sollen Geologen und Paläontologen die fossilen Meere und ihre Lebewesen rekonstruieren können, wenn sie nicht die Tierwelt wenigstens eines der rezenten Meere in ihrer fast verwirrenden Vielfalt an Zahl, Gestalt und Verhalten erlebt haben?'

W. Schäfer, 1962 p. 2
Aktuopaläontologie

SAMENVATTING

De hoeveelheid sediment die in het mariene milieu en in meren wordt omgezet door depositfeeders is groot en overtreft in grootte vaak de sedimentatie. Depositfeeders komen vooral voor in fijnkorrelige sedimenten; in grovere sedimenten afgezet in milieu's met een sterkere waterbeweging komen zij minder voor. Depositfeeding komt voor onder een groot aantal diergroepen. Depositfeeders kunnen ingedeeld worden in eters van oppervlakte-sediment en eters van diepere lagen. Depositfeeders beïnvloeden eigenschappen van het sediment zoals korrelgrootte, watergehalte, klei-mineralen-samenstelling. De oorspronkelijke gelaagdheid van het sediment wordt verstoord door die depositfeeders, die het verwerkte sediment (als faeces) niet deponeren op hetzelfde niveau waarop het werd opgenomen. Door de eters van diepere lagen kan een secundaire biogene gelaagdheid ontstaan, doordat te grote deeltjes op de diepte waarop zij eten achterblijven. Met het verstoren van de oorspronkelijke gelaagdheid wordt ook de stratigrafie beïnvloed. Depositfeeding bestond zeer waarschijnlijk al in het Praecambrium. De activiteit van depositfeeders is in vele afzettingen aan te tonen, ook al ontbreken resten van de organismen zelf meestal, omdat ze een geringe fossilisatiekans hebben (uitgezonderd de mollusken). De grootte van de sedimentomwerking in het fossiele milieu is echter moeilijk uit het sediment af te lezen.

INLEIDING

In dit artikel wil ik de aandacht vestigen op sedimentomwerking door organismen en wel speciaal door depositfeeders: dieren die leven van het organisch materiaal in het sediment en die daarvoor vaak grote hoeveelheden sediment (moeten) verwerken. Van alle bioturbatie-processen (omwoeling van het sediment door organismen) is de activiteit van depositfeeders wel het belangrijkste. Andere bioturbatie-activiteiten zijn b.v. het graven van gangen als woonruimte, het tijdelijk ingraven net onder het sedimentoppervlak (platvis, garnaal) en het graven van vluchtgangen als de bodem plotseling door een laag sediment bedekt wordt.

Depositfeeders vormen een belangrijke component van de bodemfauna in zee; in slibrijke sedimenten komen ze meer voor dan in schone zanden, hetgeen samenhangt met het feit dat fijnkorrelige sedimenten rijker zijn aan organisch materiaal (= voedsel) dan de grovere zanden. Suspensionfeeders (organismen die hun voedsel verzamelen door water af te filteren) zijn in zandiger milieu's relatief belangrijker. In de grofste sedimenten afgezet in z.g. hoog-energetische milieu's kunnen slechts weinig organismen zich handhaven. Dit betekent dat effecten van bioturbatie door depositfeeders het sterkst zijn waar te nemen in fijnkorrelige sedimenten, terwijl grove zanden praktisch geen bioturbatie vertonen.

Depositfeeding komt voor bij allerlei diergroepen zoals bivalven, gastropoden, polychaeten, echi-noiden, crustaceën, holothuriën (zeekomkommers). Ook in het zoete water komt deze voedingswij-

ze voor bij o.a. muggenlarven (*Chironomus*), oligochaeten (*Tubifex*), enkele gastropoden (*Viviparus*). Op het land spelen regenwormen een belangrijke rol.

Het is aan deze regenwormen dat door de zeer veelzijdige Darwin het eerste onderzoek werd gedaan naar de hoeveelheid sediment die omgewerkt wordt. Al in 1837 publiceerde hij over zijn waarnemingen. In het laatste boek dat hij schreef (1881) komt hij nog eens uitgebreid en met vele nieuwe gegevens op dit onderwerp terug. Zijn boek is nog steeds zeer leesbaar en toont aan hoe nauwkeurig Darwin observeerde. Dat hij bij zijn waarnemingen niet over één nacht ijs ging blijkt uit zijn lange series. Ook laat het boek zien hoe hij anderen over de hele wereld wist te inspireren tot het verzamelen van relevante gegevens.

Regenwormen deponeren het door hen gegeten zand als faeceshopen aan het sedimentoppervlak, zoals gemakkelijk valt waar te nemen, vooral in voor- en najaar, op gazons, paden, etc. Darwin gebruikte twee methoden voor het meten van de hoeveelheid omgezet sediment. Hij verzamelde een jaar lang regelmatig in enkele kwadraten alle aan het oppervlak gedeponeerde wormen-uitwerpselen en kreeg zo een idee van de omzetting door regenwormen (1 - 1,5 inch/10 jaar). Zijn tweede methode bestond uit het strooien van grovere deeltjes (kalk, kool) over het oppervlak. Deze grovere deeltjes worden door het continu deponeren van (fijnkorreliger) faeces op het oppervlak langzaam maar zeker begraven. Na een aantal jaren (4 - 29!) observeerde Darwin hoe diep deze deeltjes begraven waren, hetgeen ook weer een maat opleverde voor de sediment-omzetting door regenwormen. Deze waarden vielen iets hoger uit (1,9 - 2,2 inch/10 jaar).

Latere onderzoekers hebben kritiek uitgeoefend op deze resultaten. Zo gelukte het Keith (1942) om in 1940/41 enkele van de door Darwin in 1842 bij zijn huis in Down met kool bestrooide percelen terug te vinden. Het bleek dat de deeltjes niet verder waren gezakt dan de ± 7 inch die Darwin mat na 29 jaar. Ze konden niet verder zakken in de daarop volgende 71 jaar, omdat ze op een hardere ondergrond rustten, waarin geen wormactiviteit plaatsvond. Darwin's getal is dus waarschijnlijk een onderschatting. Evans & Guild (1948) toonden aan dat sommige soorten regenwormen hun faeces niet aan het oppervlak deponeren, maar ondergronds, waardoor de totale omzetting door regenwormen groter is dan door Darwin gemeten (vermoedelijk $\pm 1,5$ x zo hoog).

Ondanks deze kritiek op de resultaten is het Darwin geweest, die als eerste gewezen heeft op de belangrijke rol, die regenwormen spelen in het vormen van de teelaardelaag. Beide door hem gebruikte methoden om de sedimentomwerking te meten worden nog steeds toegepast. Het verzamelen van faeces gedurende een heel jaar in het veld lijkt nog steeds de meest nauwkeurige methode om de jaarlijkse omzetting van een depositfeeder te meten. Voor sublitoraal levende dieren en depositfeeders die hun faeces niet aan het oppervlak maar er onder deponeren is deze methode echter moeilijk toepasbaar. Hier zal vaak toevlucht gezocht moeten worden tot waarnemingen aan individuen in aquaria. Ook Darwin bestudeerde zijn regenwormen al in potten naast zijn veldwaarnemingen.

Davison (1891) was de eerste, die, Darwin navolgend, metingen deed in het mariene milieu. Hij mat de hoeveelheid faeces die de zeepest *Arenicola marina* (L.) produceerde op de wadden in Northumberland. Hij deed zijn metingen in Augustus en berekende hieruit de hoeveelheid sediment, die per jaar verwerkt werd, zonder rekening te houden met eventuele seizoensvariatie hierin. De laatste 15 jaar is er veel kwantitatief werk gedaan aan sedimentomwerking door depositfeeders. Vooral het inzicht dat deze sedimentomwerking een belangrijke invloed heeft op eigenschappen van het sediment en op de uitwisseling bodem - water heeft dit onderzoek sterk gestimuleerd. Ook voor de Waddenzee hebben we nu een idee van de belangrijkste depositfeeders en van een tweetal, *Arenicola marina* en de polychaet *Heteromastus filiformis* (Claparède), ook kwantitatieve gegevens.

DE WADDENZEE

In figuur 1 en 3 zijn een aantal depositfeeders uit de Waddenzee afgebeeld. Kwantitatief de belangrijkste sedimentomzetter is ongetwijfeld *Arenicola marina*, de zee- of wadpier. *Arenicola* leeft tot 40 cm diep in het wad in een meestal U-vormige buis. Onderin deze buis neemt *Arenicola* het sediment op waardoor een soort trechter aan het oppervlak ontstaat, waarin oppervlakte-sediment naar beneden zakt naar de mond. Met geregelde tussenpozen kruipt *Arenicola* achterstevoren in het andere eind van de buis naar boven, om zijn karakteristieke 'tandpasta'-hoopjes op het wad te deponeren. Grotere deeltjes kunnen door *Arenicola* niet verwerkt worden en deze blijven dus achter op het niveau waarop *Arenicola* eet.

Alhoewel na Davison nog meer schattingen zijn gemaakt van de jaarlijks door *Arenicola marina* omgezette hoeveelheid sediment (Blegvad, 1915; Linke, 1939, Van Straaten, 1952; Jacobson, in Cadée, 1976), bleken deze schattingen alle gebaseerd op extrapolaties van metingen in een korte periode van het jaar gedaan. Soms werd er wel, soms niet rekening gehouden met een seizoensinvloed op deze sedimentomwerking. Dit was voor ons reden om veldwaarnemingen te doen over het hele jaar gespreid. De directe aanleiding voor dit onderzoek was het voorkomen van levende eencellige algjes tot wel 30 cm onder het wadoppervlak. Zij zitten daar ver beneden de zone waar nog voldoende licht door dringt, licht dat deze algen nodig hebben voor hun fotosynthese. Dit bracht ons op het idee dat bioturbatie speciaal door *Arenicola* wel eens de oorzaak zou kunnen zijn van dit voorkomen op grotere diepte (Cadée & Hegeman, 1974; Cadée, 1976).

Voor het meten van de sedimentomwerking door *Arenicola* maakten wij, direct na het droogvalen van het wad, een aantal kwadraten vlak en verzamelden na zo'n 2 uur alle vers geproduceerde *Arenicola* hoopjes. In figuur 2 zijn de resultaten hiervan weergegeven. Duidelijk blijkt, naast een aanzienlijke dag tot dag variatie, ook een seizoensverloop. De zomerwaarden zijn ongeveer tienmaal zo hoog als de winterwaarden. Hieruit blijkt wel dat metingen gedaan in een korte periode, zonder gegevens over de seizoensvariatie, moeilijk te extrapoleren zijn tot jaarwaarden. Toch wijken de door ons gevonden waarden niet zo sterk af van de door vorige auteurs geschatte. Literatuurwaarden varieerden van 6 tot 56,8 cm per jaar (dit is de laagdikte waarmee de totale hoeveelheid per jaar verwerkt sediment overeenkomt). Bij dichtheden van gemiddeld 42,5 en 85 individuen per m² vonden wij waarden van 14 en 33 cm/jaar. De gemiddelde dichtheid van *Arenicola* in de Waddenzee is lager nl. 17/m² (Beukema, 1976). De gemiddelde sedimentomwerking voor alle Nederlandse wadden schatten wij op ruim 7 cm/jaar. Voor verdere details verwijzen wij naar Cadée (1976).

De gastropode *Hydrobia ulvae* (Pennant) kruipt actief rond over het wadoppervlak, of vlak eronder. Hij selecteert voornamelijk deeltjes rond 200 µm groot (Fenchel et al., 1975). De amphipode *Corophium volutator* (Pallas) leeft in een U-vormige buis en schraapt met zijn lange antennen sediment van het oppervlak naar zich toe. In de woonbuis vindt sortering plaats door fijne kammetjes op de gnathopoden. *Corophium* komt vaak samen voor met *Hydrobia ulvae*. *Corophium* selecteert deeltjes tot maximaal 100 µm groot, waardoor deze twee depositfeeders naast elkaar kunnen voorkomen zonder elkaars voedselconcurrent te zijn (Fenchel et al., 1975).

De bivalve *Macoma balthica* (L.) 'stofzuigert' met zijn inlaatsifo het oppervlak van het sediment af. Ook *Macoma* selecteert en wel met behulp van trilharen op kieuwlamellen en mondpalpen. Het te grove materiaal wordt via de inlaatsifo weer uitgestoten (de zogenaamde pseudofaeces). Ook hier dus een voorselectie van het voedsel op korrelgrootte. Risk & Moffat (1977) vonden op wadden in Canada dat *Macoma balthica* bij een gemiddelde dichtheid van 670/m² ruim 5 cm per jaar omzette en bij maximale dichtheden van 3500/m² wel 28 cm. Als gemiddelde dichtheid in de Waddenzee

vond Beukema (1976) 113/m². Veronderstellende dat *Macoma* hier evenveel verwerkt als in het door Risk & Moffat onderzochte gebied, zouden we de gemiddelde jaarlijkse omzetting door *Macoma* in de Waddenzee kunnen schatten op bijna 1 cm per jaar.

Pygospio elegans Claparède is een kleine polychaet (borstelworm), die in een kokertje van aangekitte zandkorrels leeft, plaatselijk wel met een dichtheid van tienduizenden per m². De twee tentakels transporteren met behulp van trilharen en een groeve in de tentakel, sedimentpartikels naar de mond toe; ook hier treedt weer enige selectie op.

Heteromastus filiformis (figuur 3) eet sediment op zo'n 10 à 20 cm onder het wadoppervlak in de door FeS-verbindingen zwart gekleurde zuurstofloze zone van het wad. Zijn faeces - karakteristieke tot 1 mm lange ovale korrels - zijn dan ook zwart gekleurd. Ze worden op het wad gedeponerd, waartoe de worm achterstevoren naar boven kruipt in een nagenoeg verticale buis. Doordat dezelfde buis steeds weer gebruikt wordt, vormen zich op het wad karakteristieke zwarte faeces hoopjes. *Heteromastus* is gebonden aan de meer fijnkorrelige sedimenten in de Waddenzee. De dichtheden kunnen daar tot enige duizenden per m² oplopen. In grovere sedimenten ontbreken ze geheel. Op dezelfde wijze als bij *Arenicola* hebben wij sedimentomzetting bij *Heteromastus* gemeten (Cadée, niet gepubl.). Op een plaats waar de dichtheid met het seizoen varieerde van 100 tot 1000/m² vonden wij een sedimentomzetting overeenkomende met een laag sediment van 4 cm per jaar. In 1978 is er op dezelfde plaats een sterke broedval geweest van *Heteromastus*. In Augustus maten wij dichtheden van ruim 8000/m². De sediment-omwerking door deze populatie bedroeg enkele mm per dag! *Heteromastus* blijkt dus plaatselijk en in sommige jaren een belangrijke sedimentomwerker. Gemiddeld over de hele Waddenzee is zijn rol echter gering. Beukema (1976) vond een gemiddelde dichtheid van slechts 32/m² (waarbij echter van deze dunne en erg fragiele worm wel een aantal door de 1 mm zeef gegaan zullen zijn).

Ten slotte wil ik uit de Waddenzee nog de worm *Scolecoplepis squamata* (Müller) vermelden, waarvan Wohlenberg (1937) aantoonde dat hij oppervlaktesediment eet, maar zijn faeces onder het oppervlak deponert (figuur 3).

Een aantal van genoemde depositfeeders komt vaak naast elkaar voor, zodat hun bioturbatie-activiteiten bij elkaar opgeteld moeten worden om een idee te krijgen van de totale sedimentverwerking. Aangezien de sedimentatiesnelheid in de Waddenzee slechts enkele mm per jaar is, plaatselijk maximaal 1 cm/jaar, betekent dit dat er per jaar meer sediment wordt verwerkt dan er nieuw bijkomt; anders gezegd: het nieuw gesedimenteerde sediment wordt enkele malen door depositfeeders verwerkt.

ONDERZOEK ELDERS

Er is nogal wat gepubliceerd over sediment-omwerking door depositfeeders. In figuur 4 en 5 heb ik uit deze literatuur een aantal voorbeelden gehaald. In grote trekken kunnen we de depositfeeders in twee groepen verdelen, namelijk zij die hun eten halen uit het oppervlaktesediment en zij die het dieper weghalen. Powell (1977) onderscheidde deze eerste groep in 'surfacefeeders' en 'funnelfeeders' (voorbeelden in de Waddenzee resp. *Hydrobia* en *Arenicola*). Rhoads (1974) voerde de naam 'conveyerbeltfeeders' in voor depositfeeders die hun voedsel onder het oppervlak verzamelen en hun faeces op het oppervlak deponeren (voorbeeld *Heteromastus* in de Waddenzee). Bij een vierde groep - niet onderscheiden door genoemde auteurs - loopt de 'transportband' net andersom als bij *Heteromastus*. In de Waddenzee vinden we dit bij *Scolecoplepis squamata*.

In met de Waddenzee en onze stranden vergelijkbare milieu's in de tropen spelen diverse crustaceën een belangrijke rol. Zo zijn allerlei krabben, waaronder de wenkkwabben de grootste bekendheid genieten, actief in moddervlaktes van mangrove kusten (figuur 5; Verwey, 1930). Deze krabben graven grote en diepe gangen tot het ebwater niveau in de modder en wonen daar in. Overdag, andere soorten 's nachts, komen zij bij eb naar buiten en verzamelen sediment van het oppervlak. Bij de wenkkwabben kan het vrouwtje beide scharen hiervoor gebruiken, het mannetje slechts één, omdat de andere vergroot is en als 'wenkorgaan' dienst doet. Onbruikbaar sediment wordt al tijdens het verzamelen weer op het oppervlak achtergelaten. Naast deze 'surfacefeeders' vond Verwey ook een crustacee, namelijk *Thalassina*, die juist de diepere lagen verwerkt en na verbruik dit sediment aan de oppervlakte deponeert.

Verwant aan *Thalassina* is *Callianassa*. Van de onderzochte depositfeeders spant *Callianassa* wel de kroon in de hoeveelheid verwerkt sediment. Vooral in de Verenigde Staten is aan dit geslacht onderzoek gedaan. Ook in de Noordzee komt *Callianassa* voor. Tijdens het graven wordt het te grove materiaal door harige uiteinden van het 2^e en 3^e paar poten uitgezeefd en naar het oppervlak gebracht, of met behulp van een waterstroom door de gang naar het oppervlak getransporteerd (figuur 5b). McGinitie (1934) vond in Californië een sedimentverwerking overeenkomende met ruim één meter per jaar. Aller & Dodge (1974) maten op een plaats in Jamaica Bay een omwerking van 6 - 7 cm per week, wat we waarschijnlijk wel mogen vermenigvuldigen met 52 voor een jaaromzet (3 à 4 m), omdat seizoensvariatie hier vermoedelijk gering is. Deze verwerking kan zulke hoge bedragen bereiken omdat dit al het verwerkte materiaal betreft, het merendeel wordt niet gegeten maar buiten het dier al geselecteerd en afgevoerd. Bij *Arenicola* passeert alle materiaal het maagdarkanaal.

INVLOED VAN DEPOSITFEEDERS OP HET SEDIMENT

Op vele wijzen wordt het sediment door de activiteit van depositfeeders beïnvloed. Hun rol is niet altijd te scheiden van die van andere groepen van organismen (suspensionfeeders, predatoren). Zo zorgen depositfeeders er voor dat veel van de fijne fractie van het sediment aaneengekit wordt tot faeces-korrels; vaak maakt ieder organisme zijn eigen karakteristieke 'faecal pellets'. Eenzelfde rol spelen echter suspensionfeeders, die slibdeeltjes uit het water vangen en tot pellets samenballen.

Depositfeeders dragen er door hun sedimentverwerking toe bij dat de oorspronkelijke gelaagdheid van het sediment verdwijnt, maar hier dragen natuurlijk ook alle andere bioturbatieprocessen toe bij, zoals b.v. het omwoelen van het sediment door op en vooral ook onder het sediment rondkruipende predatoren. Specifiek voor depositfeeders is echter een biogene gegradeerde gelaagdheid, die hiervoor in de plaats kan komen. Deze bestaat uit een grofkorrelige laag die naar boven toe in fijnkorreliger materiaal overgaat. De grofkorrelige laag ontstaat op een bepaalde diepte onder het sedimentoppervlak door depositfeeders, die op deze diepte eten en het te grove materiaal dat zij niet op kunnen nemen hier achterlaten. Ook 'funnelfeeders' veroorzaken een dergelijke laag. Van Straaten (1950, 1952) heeft een dergelijke laag, ontstaan door de activiteiten van *Arenicola* het eerst gevonden in de Waddenzee en naar het algemeen voorkomen van *Hydrobia* schelpen, *Hydrobia*-laag genoemd. Trewin & Welsh (1976) beschrijven een dergelijke laag door *Arenicola* gevormd uit het Ythan estuarium. In de figuren heb ik, door grovere korrels te tekenen op de diepte waarop gegeten wordt, aangegeven welke depositfeeders een biogene gegradeerde gelaagdheid bewerkstelligen, nl. de polychaeten *Clymenella torquata* (Leidy) (Rhoads & Stanley, 1965) en *Pectinaria gouldii* (Verrill) (Rhoads, 1967) en de zeekomkommer *Molpadia oolitica* (Pourtales) (Rhoads & Young, 1971).

Warme (1967) beschreef een dergelijke laag gevormd door *Callianassa*; ook *Heteromastus* moet een dergelijk effect op het sediment hebben. Op het door ons onderzochte wad kwam naast *Heteromastus* ook *Arenicola* voor, daardoor is de bijdrage van ieder afzonderlijk aan de grovere laag op zo'n 30 cm diepte niet te scheiden.

Rhoads (1974) heeft er op gewezen dat door depositfeeders zoals *Yoldia* die sediment weer in suspensie brengen (zie figuur 4e) en b.v. ook door *Corophium* en *Pectinaria*, de bovenste laag van het sediment lossier van structuur wordt en waterrijker. Dit heeft tot gevolg dat dit oppervlakte-sediment makkelijk door (getijde-)stromen of golfwerking wordt opgewoeld. Dit zal het milieu minder geschikt maken voor suspensionfeeders, die moeite zullen hebben al dit slib te verwerken. Zo kan een gebied, waar de nettosedimentatie in wezen laag is, zich voor organismen toch voordoen als een gebied met grote sedimentatiesnelheid.

Pryor (1975) vond dat depositfeeders de kleimineralen-samenstelling van het sediment kunnen veranderen. In de faecal pellets van *Callianassa major* Say en de polychaet *Onuphis microcephala* Hartman vond hij een andere kleimineralen-samenstelling dan in het sediment dat gegeten werd.

Depositfeeders moeten de graafgang waarin zij leven met vers water doorspoelen om aan zuurstof te komen. Dit doorpompen heeft een uitwisseling tot gevolg tussen poriënwater, dat vaak rijk is aan voedingsstoffen (P, N, Si) en het bovenliggende water. De verrijking van de bodem direct naast de graafgang met zuurstof heeft daar een verhoogde bacteriële activiteit tot gevolg. Gordon et al. (1978) hebben nu aangetoond, dat o.a. hierdoor *Arenicola marina* een rol speelt bij het verwijderen van olie uit het sediment na een olieramp. Naast directe opname van olie door de worm is het vooral de door *Arenicola* veroorzaakte verhoogde bacteriële activiteit, die een versnelling van de afbraak van olie tot gevolg heeft (waarbij toch nog altijd gedacht moet worden aan een tijd van enige jaren voor alles is afgebroken).

De verticale menging van het sediment, vooral door de onder het oppervlak etende depositfeeders, verstoort de stratigrafie. Zo vonden wij, tot 30 cm onder het wadoppervlak, levende eencellige algjes, waarvan we aannemelijk konden maken dat ze daar door de activiteit van *Arenicola* verzeild waren geraakt (Cadée, 1976). Håkanson & Källström (1978) onderzochten het meer Ekoln in Zweden met een (hoge) sedimentatiesnelheid van 0,8 cm/jaar en een rijke bodemfauna met depositfeeders (oligochaeten, chironomiden en *Pisidium*). Zij komen tot de conclusie dat het sediment 12 - 13 cm onder het oppervlak een 'gemiddelde' ouderdom heeft van 15,3 jaar, maar dat slechts 15% van het in het 16^e jaar gesedimenteerde materiaal in deze laag aanwezig is. Ten gevolge van de activiteiten van depositfeeders dus een grote spreiding naar boven en naar beneden. Een geoloog, die meestal in grotere tijdseenheden denkt, mag dit voorbeeld misschien niet zo aanspreken. Dit komt voornamelijk doordat de sedimentatiesnelheid in dit meer zo hoog was. We kunnen ons makkelijk voorstellen dat bij eenzelfde graad van bioturbatie door depositfeeders, maar een lagere sedimentatiesnelheid het effect op de verstoring van de stratigrafie veel groter is. Voor diepzeefzettingen, waar weliswaar bioturbatie geringer is dan in ondiepwaterafzettingen, maar waar de sedimentatiesnelheid ook zoveel lager is (minder dan 1 cm tot hooguit enkele cm per 1000 jaar), is dit effect veel groter. Berger & Heath (1968) komen tot de conclusie, dat het eerst verschijnen van bijvoorbeeld een bepaalde foraminifeer in een diepzeekern ten gevolge van bioturbatie schijnbaar enige duizenden jaren eerder valt en dat na het uitsterven deze foraminifeer toch nog enkele duizenden jaren hoger in de kern wordt gevonden.

DEPOSITFEEDERS IN HET VERLEDEN

In recente mariene milieu's is sediment-omwerking door depositfeeders het meest intens in ondiep water. Uit oudere afzettingen is eenzelfde activiteit niet altijd eenvoudig af te lezen, hoewel wel aannemelijk te maken valt dat ook vroeger depositfeeding een belangrijke rol speelde. Resten van depositfeeders zelf ontbreken meestal op die van de mollusken na. De fossilisatiekans van kreeftachtigen en borstelwormen is veel geringer. Graafgangen en sporen vergelijkbaar met die van recente depositfeeders tonen hun aanwezigheid aan, maar zeggen weinig over de grootte van hun activiteit. Zelfs zou het bewaard blijven van gangen en sporen op zich kunnen wijzen op een relatief geringe bioturbatie. (Zoals bijvoorbeeld het bewaard blijven van indrukken van regendruppels een grotere kans heeft in een droog klimaat).

Depositfeeding is ongetwijfeld al heel oud. De Nuculacea, waaronder depositfeeding recent veel voorkomt (*Nucula*, *Nuculana*, *Yoldia*, *Portlandia*) behoren tot de oudste mollusken; zij komen voor vanaf begin Ordovicium. De Tellinacea, waaronder recent ook veel depositfeeders voorkomen, zijn bekend vanaf begin Jura (Shrock & Twenhofel, 1953). Praecambrische sporen doen vermoeden dat ook toen al depositfeeders bestonden. Polychaeten zijn met zekerheid bekend uit het Midden Cambrium (Burgess Shale). Op diverse plaatsen zijn uit het Cambrium graafsporen en faeces bekend, die wijzen op depositfeeding (Shrock & Twenhofel, 1953; Häntzschel, 1975). Walker & Laporte (1970) vonden depositfeeders in Ordovicium- en Devoon-afzettingen in de staat New York, etc. Door vergelijking met recente verwanten zijn onder de fossiele mollusken wel met aan zekerheid grenzende waarschijnlijkheid depositfeeders aan te wijzen.

Eén van de al uit het Cambrium bekende sporen draagt de naam *Arenicolites* naar de grote overeenkomst met de woonbuis en vermoedelijk ook met de levenswijze van de recente *Arenicola* (Häntzschel, 1975). Fossiel als *Ophiomorpha* beschreven graafgangen, bekend vanaf het laat Krijt en gekenmerkt door grote lengte, diameter minder dan 1 cm en een knobbelig oppervlak, kunnen toegeschreven worden aan *Callianassa*. Faecal pellets zijn soms zeer resistent en zijn ook fossiel bekend, soms maken zij een belangrijk deel uit van het sediment (coprolietenlaag, Maastrichtien, Limburg). Dit kan wijzen op de aanwezigheid van depositfeeders, maar ook suspensionfeeders maken faecal pellets, meestal weliswaar minder resistent. Ook het verstoren van de primaire gelaagdheid komt niet alleen voor rekening van depositfeeders, hierbij spelen ook andere bioturbatieprocessen een rol. De aanwezigheid van een biogene gegradeerde gelaagdheid is wél het resultaat van depositfeeders. Tot dusver is een dergelijke gelaagdheid fossiel, voorzover mij bekend, nog niet gevonden.

SLOTOPMERKINGEN

Met dit artikel hoop ik het belang van sedimentomwerking door depositfeeders in heden en verleden te hebben aangetoond. Er is veel meer over geschreven dan ik hier heb aangehaald. Als aanvullende literatuur moet in de eerste plaats Schäfer (1962) genoemd worden (in 1972 ook in Engelse vertaling verschenen), waarin een uitstekend overzicht wordt gegeven van 'aktuopaleontologisch' onderzoek vooral in Noord- en Waddenzee. Veel depositfeeders komen hierin aan de orde, het geeft een goede samenvatting van het vele werk dat vooral vanuit 'Senckenberg am Meer' te Wilhelmshaven gedaan is. Sinds 1969 geeft dit instituut ook een tijdschrift uit, 'Senckenbergiana Maritima', waarin het sedimentologisch en aktuopaleontologisch werk van dit instituut te volgen valt. Ook in de uitgebreide literatuur over 'trace fossils' komen depositfeeders aan de orde (b.v. Frey, 1975;

Häntzschel, 1975 met veel referenties).

De in dit artikel gebruikte latijnse namen zijn steeds die welke door de auteurs zelf in hun aangehaalde artikel gebruikt zijn. Om het terugvinden van deze aanhalingen te vergemakkelijken heb ik geen poging gedaan deze soms verouderde namen up to date te maken.

Veel dank ben ik verschuldigd aan de redactie van het Netherlands Journal of Sea Research voor het beschikbaar stellen van figuur 2 en aan de heren H. Hobbelenk en P. A. W. J. de Wilde (Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel) voor het beschikbaar stellen van figuur 1. Zij maakten ook een zeer instructieve film 'Depositfeeders' waarin alle in deze figuur afgebeelde organismen aan het werk te zien zijn.

LITERATUUR

- Aller, R. C. & R. E. Dodge, 1974. Animal-sediment relations in a tropical lagoon Discovery Bay, Jamaica. - *J. mar. Res.*, 32 (2): 209 - 232.
- Berger, W. H. & G. R. Heath, 1968. Vertical mixing in pelagic sediments. - *J. mar. Res.*, 26 (2): 134 - 143.
- Beukema, J. J., 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. - *Neth. J. Sea Res.*, 10 (2): 236 - 261.
- Blegvad, H., 1915. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals on or in the sea bottom in Danish waters. - *Rep. Dan. biol. Stn.*, 22: 41 - 78.
- Cadée, G. C., 1976. Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. - *Neth. J. Sea Res.*, 10 (4): 440 - 460.
- Cadée, G. C. & J. Hegeman, 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. - *Neth. J. Sea Res.*, 8 (2/3): 260 - 291.
- Darwin, C., 1837. On the formation of mould. - *Trans. geol. Soc. Lond.*, 5: 505 - 509.
- Darwin, C., 1881. The formation of vegetable mould through the action of worms. London (J. Murray), 326 pp.
- Davison, C., 1891. On the amount of sand brought up by the lobworms to the surface. - *Geol. Mag.*, 8: 489 - 493.
- Evans, A. C. & W. J. McL. Guild, 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility, II. Some effects of earthworms on soil structure. - *Ann. appl. Biol.*, 35 (1): 1 - 13.
- Fenchel, T., L. H. Kofoed & A. Lappalainen, 1975. Particle size-selection of two depositfeeders: the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*. - *Mar. Biol.*, 30: 119 - 128.
- Frey, R. W. (editor), 1975. The study of trace fossils. Berlin (Springer), 562 pp.
- Gordon, D. C., J. Dale & P. D. Keizer, 1978. Importance of sediment working by the deposit-feeding polychaete *Arenicola marina* on the weathering rate of sediment-bound oil. - *J. Fish. Res. Board Can.*, 35: 591 - 603.
- Håkanson, L. & A. Källström, 1978. An equation of state for biologically active lake sediments and its implications for interpretations of sediment data. - *Sedimentology*, 25: 205 - 226.
- Häntzschel, W., 1975. Trace fossils and problematica. In: C. Teichert (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Miscellanea, suppl. 1*. Kansas (Geol. Soc. Amer.), 269 pp.
- Hill, G. W. & R. E. Hunter, 1976. Interaction of biological and geological processes in the beach and nearshore environments, northern Padre Island, Texas. In: R. A. Davis & R. L. Ethington (editors), *Beach and nearshore sedimentation*. - *Spec. Publ. Soc. Econ. Paleont. Min.*, 24: 169 - 187.

- Keith, A., 1942. A postscript to Darwin's 'Formation of vegetable mould through the action of worms'. - *Nature*, London, 149: 716 - 720.
- Linke, O., 1939. Die Biota des Jadebusenwattes. - *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 1 (3): 201 - 348.
- McGinitie, G. E., 1934. The natural history of *Callianassa californiensis* Dana. - *Am. Midl. Nat.*, 15: 166 - 177.
- Powell, E. N., 1977. Particle size selection and sediment reworking in a funnel feeder, *Leptosynapta tenuis* (Holothuroidea, Synaptidae). - *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 62 (3): 385 - 408.
- Pryor, W. A. 1975. Biogenic sedimentation and alteration of argillaceous sediments in shallow marine environments. - *Bull. Geol. Soc. Am.*, 86: 1244-1254.
- Rhoads, D. C., 1963. Rates of sediment reworking by *Yoldia limatula* in Buzzards Bay, Massachusetts, and Long Island Sound. - *J. sedim. Petrol.*, 33 (3): 723 - 727.
- Rhoads, D. C., 1967. Biogenic reworking of intertidal and subtidal sediments in Barnstable Harbor and Buzzards Bay, Massachusetts. - *J. Geol.*, 75 (4): 461 - 476.
- Rhoads, D. C., 1974. Organism-sediment relations on the muddy seafloor. In: H. Barnes (editor), *Ann. Rev. mar. Biol.*, 12: 263 - 300.
- Rhoads, D. C. & D. J. Stanley, 1965. Biogenic graded bedding. - *J. sedim. Petrol.*, 35 (4): 956 - 963.
- Rhoads, D. C. & D. K. Young, 1971. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts, II. Reworking by *Molpadia oolitica* (Holothuroidea). - *Mar. Biol.*, 11: 255 - 261.
- Risk, M. J. & J. S. Moffat, 1977. Sedimentological significance of fecal pellets of *Macoma balthica* in the Minas basin Bay of Fundy. - *J. sedim. Petrol.*, 47 (4): 1425 - 1436.
- Schäfer, W., 1962. *Aktuopaläontologie, nach Studien in der Nordsee*. Frankfurt am Main (Kramer), 666 pp. (Hiervan is een Engelse vertaling verschenen in 1972).
- Shinn, E. A., 1968. Burrowing in recent lime sediments of Florida and the Bahamas. - *J. Paleont.*, 42 (4): 879 - 894.
- Shrock, R. R. & W. H. Twenhofel, 1953. *Principles of invertebrate paleontology*, 2^e druk. New York (McGraw Hill), 816 pp.
- Straaten, L. M. J. U. van, 1950. Environment of formation and facies of the Wadden Sea sediments. - *Tijdschr. K. Ned. Aardrijksk. Genootsch.*, 67 (3): 94 - 108.
- Straaten, L. M. J. U. van, 1952. Biogenic textures and formation of shell beds in the Dutch Wadden Sea. - *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, (B) 55 (5): 500 - 516.
- Trewin, N. H. & W. Welsh, 1976. Formation and composition of a graded estuarine shell bed. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 19: 219 - 130.
- Verwey, J., 1930. Einiges über die Biologie ost-indischer Mangrovekrabben. - *Treubia*, 12 (2): 169 - 261.
- Walker, K. R. & L. F. Laporte, 1970. Congruent fossil communities from Ordovician and Devonian carbonates of New York. - *J. Paleont.*, 44: 928 - 944.
- Warne, J. E., 1967. Graded bedding in the Recent sediments of Mugu Lagoon, California. - *J. sedim. Petrol.*, 37 (2): 540 - 547.
- Wilde, P. A. W. J. de, 1975. De rol van bodemdiatomeeën en detritus als voedselbron voor benthische evertibraten in de Waddenzee. Symposium Waddenonderzoek. - *Mededelingen Werkgroep Waddenonderzoek*, 1: 39 - 49.
- Wohlenberg, E., 1937. Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. - *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 1 (1): 1 - 92.

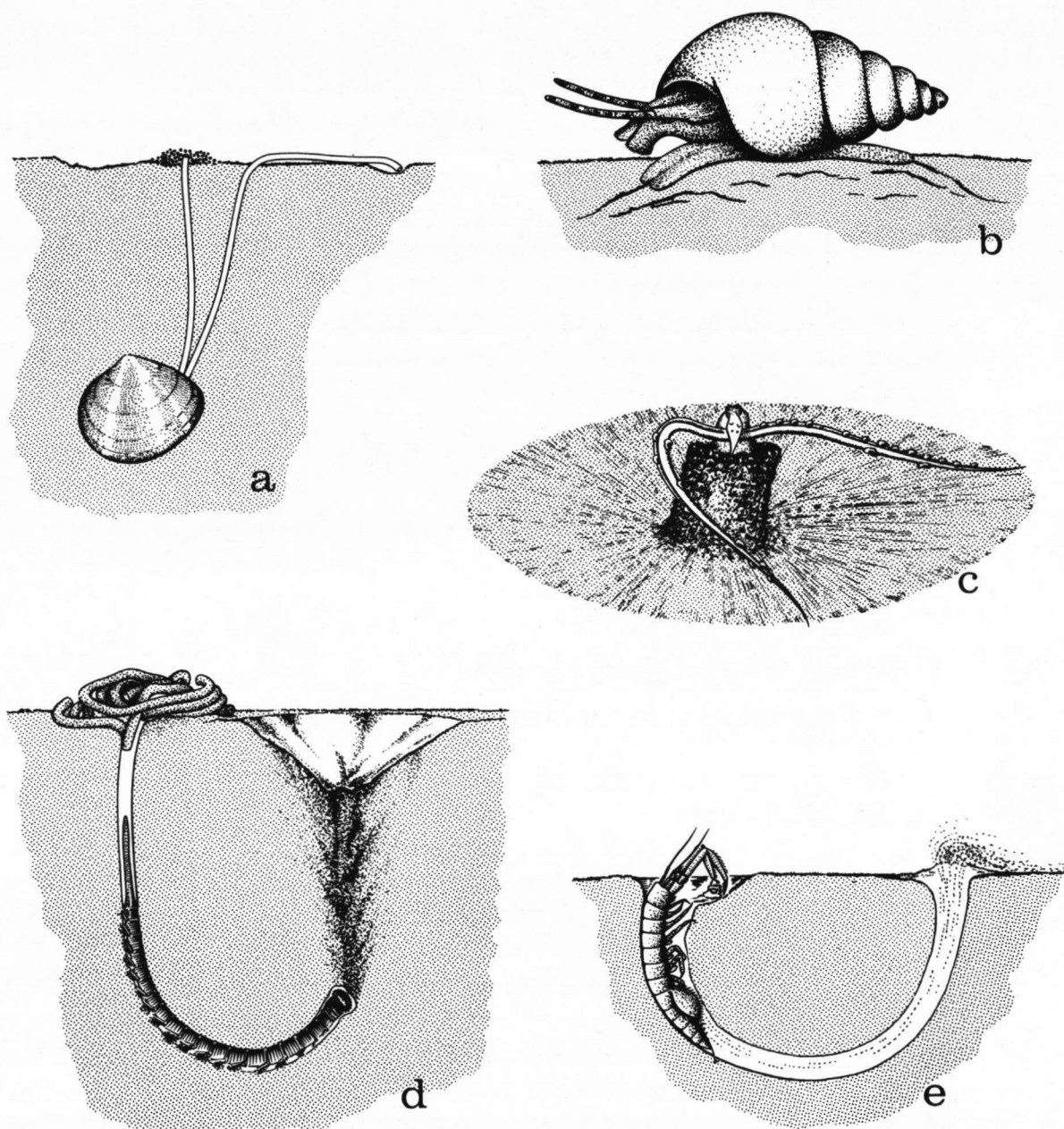


Fig. 1. Depositfeeders uit de Waddenzee.

a. *Macoma balthica* (L.); b. *Hydrobia ulvae* (Pennant); c. *Pygospio elegans* Claparède; d. *Arenicola marina* (L.); e. *Corophium volutator* (Pallas) (overgenomen uit De Wilde, 1975).

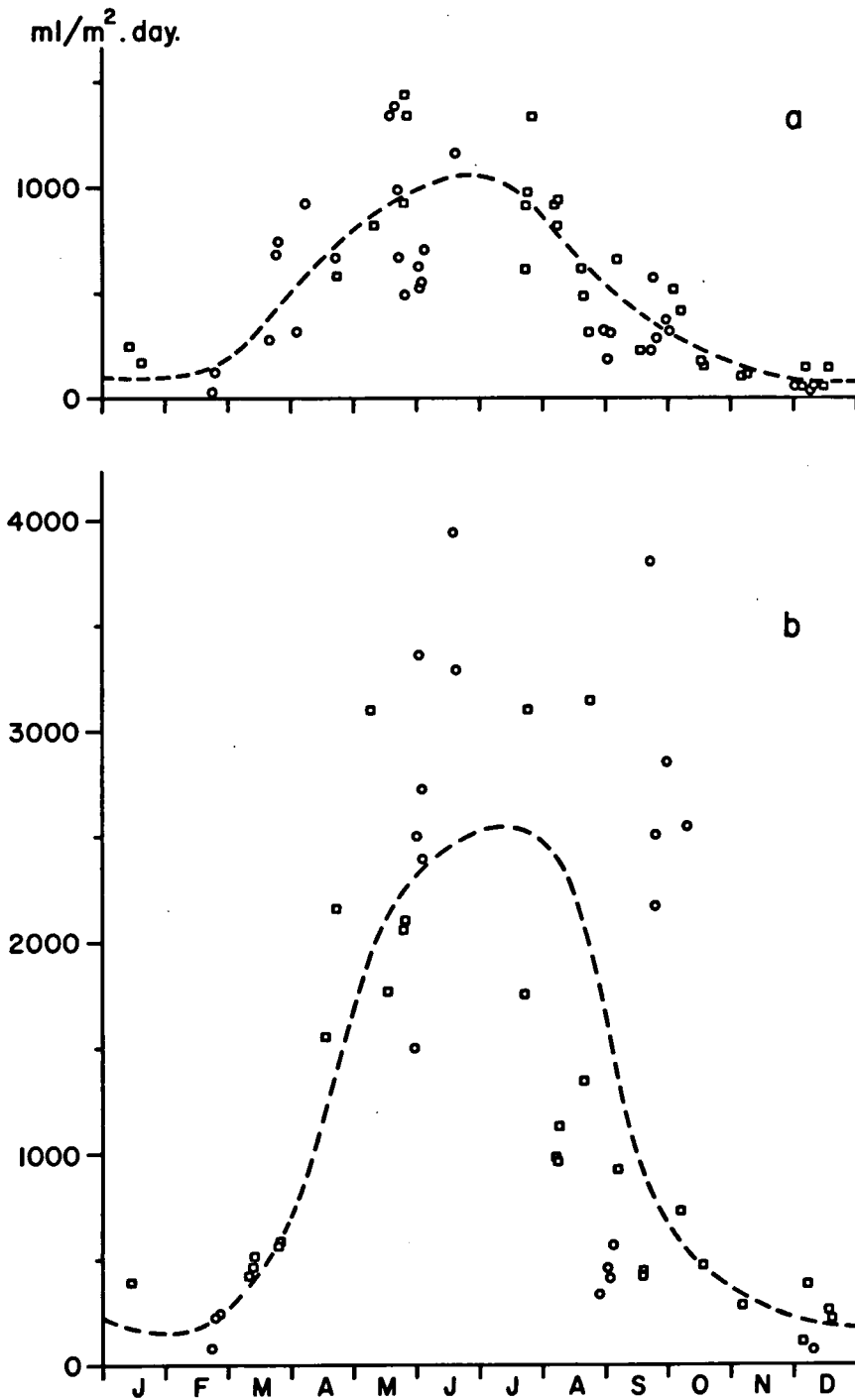


Fig. 2. Seizoensvariatie in de faecesproductie van *Arenicola marina* (L.) op twee wadden bij de zuidpunt van Texel.

a. met een gemiddelde dichtheid van 42,5/m²; b. met een gemiddelde dichtheid van 85/m².
 o gegevens van 1970; □ gegevens van 1975 (overgenomen uit Cadée, 1976).

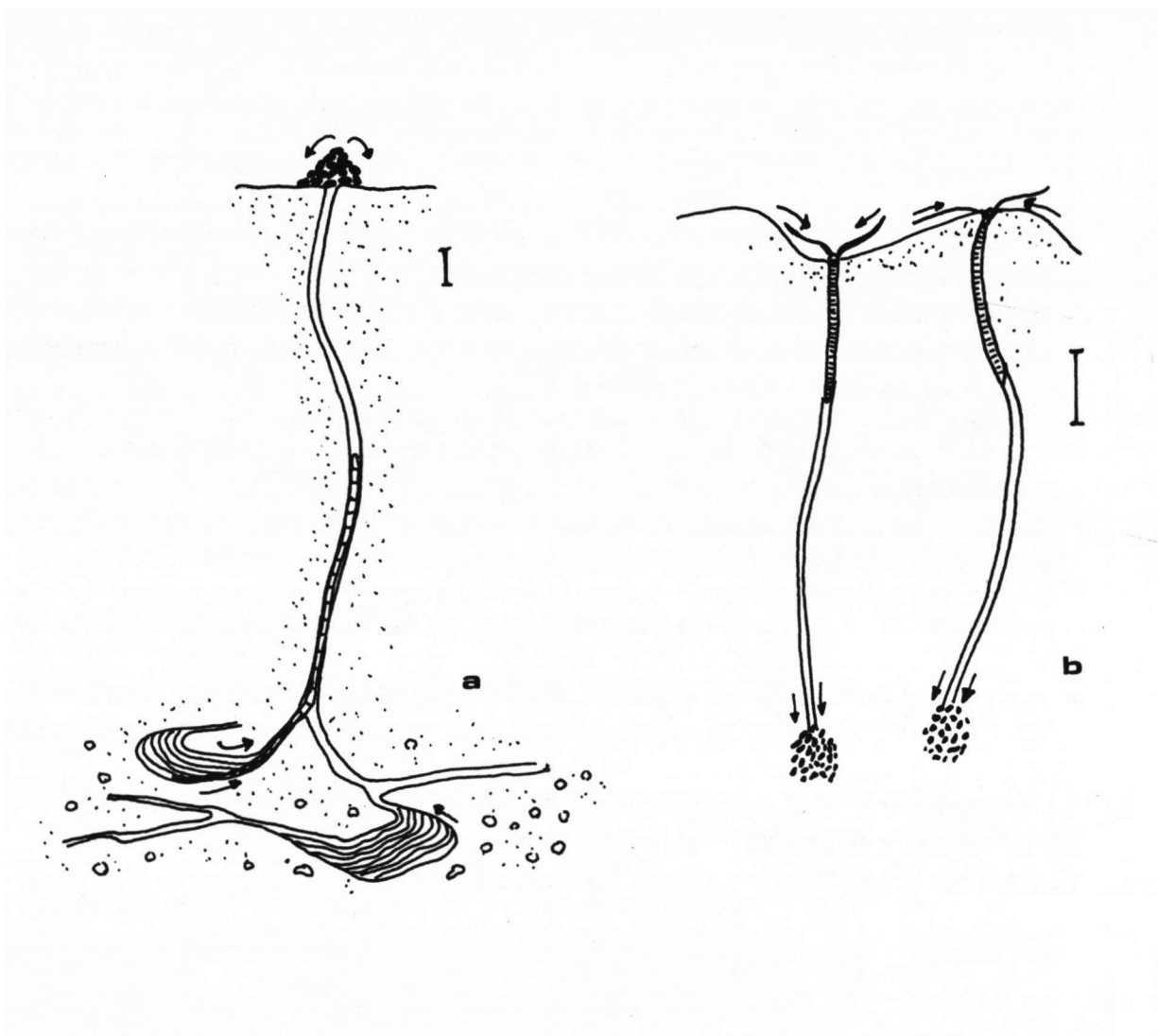


Fig. 3. Depositfeeders uit de Waddenzee (vervolg).

a. *Heteromastus filiformis* (Claparède) (naar Schäfer, 1962); b. *Scolecolepis squamata* (Müller) (naar Wohlenberg, 1937).

Pijltjes geven transportrichting sediment weer. Streep is 1 cm.

Fig. 4. Depositfeeders van de oostkust van de Verenigde Staten.

a. *Pectinaria gouldii* (Verrill) (polychaet), Barnstable Harbor, Massachusetts (Naar Rhoads, 1967). Leeft in zandkoker, eet onder sediment-oppervlak, faeces aan oppervlak, geen vaste woonplaats, beweegt zich al etende voorwaarts.

b. *Amphitrite ornata* (Leidy) (polychaet), Barnstable Harbor, Massachusetts (naar Rhoads, 1967). Leeft in U-vormige buis, verzamelt oppervlakte-sediment met vele tentakels, faeces aan oppervlakte.

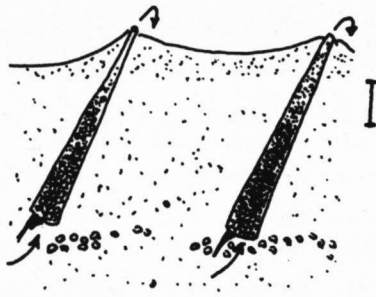
c. *Molpadia oolitica* (Pourtales) (zeekomkommer), Cape Cod Bay, Massachusetts (naar Rhoads, 1974). Eet onder het sediment-oppervlak, faeces aan het oppervlak.

d. *Leptosynapta tenuis* (Ayres) (zeekomkommer), Bogue Sound, North Carolina (naar Powell, 1977). Leeft in U-vormige buis, 'funnelfeeder', eet en deponeert faeces aan oppervlak.

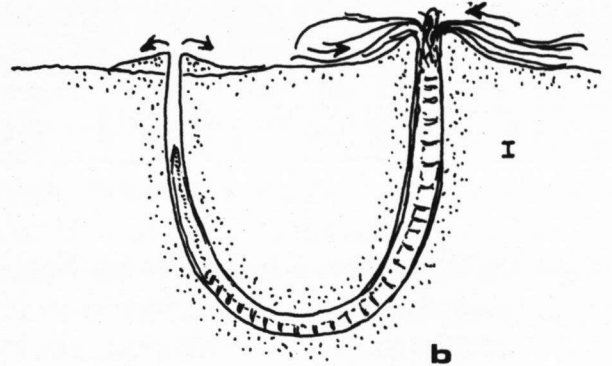
e. *Yoldia limatula* (Say) (bivalve), Buzzards Bay, Massachusetts (naar Rhoads, 1963). Verzamelt met mondpalpen oppervlakte-sediment, faeces en pseudofaeces (onbruikbaar materiaal, verlaat dier via inlaatsifo, zie fig.) aan het oppervlak.

f. *Clymenella torquata* (Leidy) (polychaet), Barnstable Harbor, Massachusetts (naar Rhoads, 1967). Eet onder, deponeert faeces boven op sediment-oppervlak.

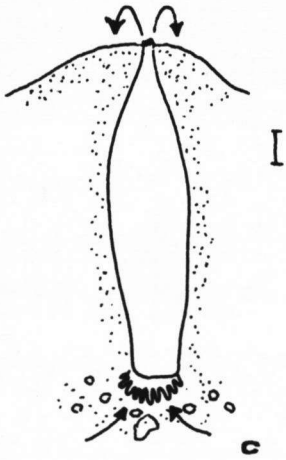
Pijltjes geven transportrichting sediment weer. Streep is 1 cm.



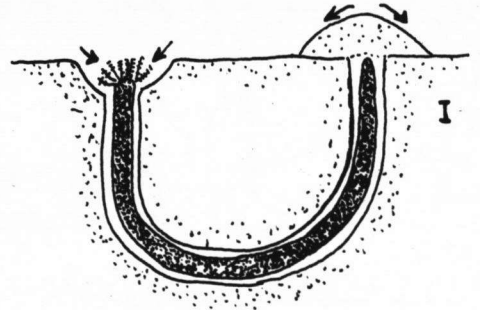
a



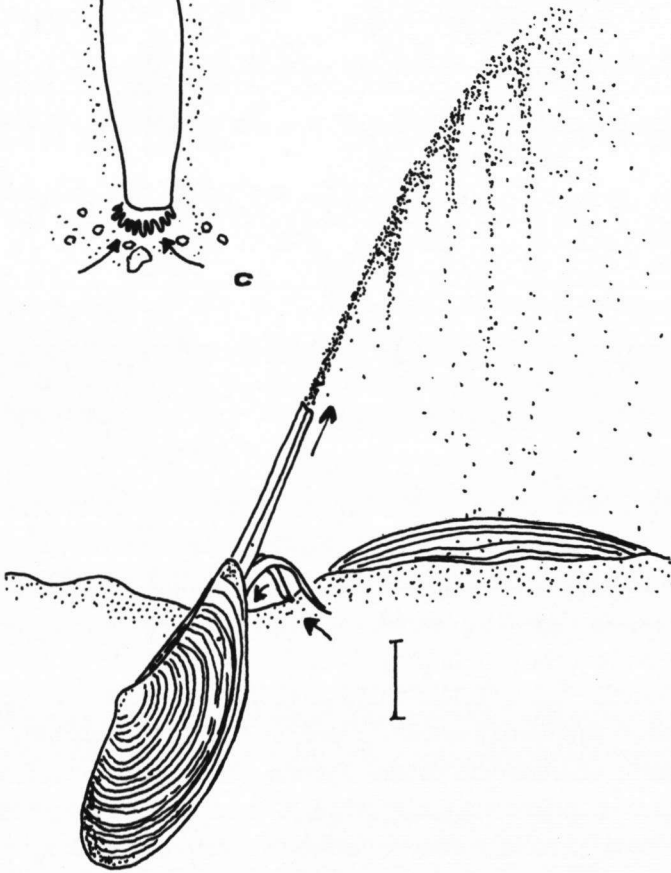
b



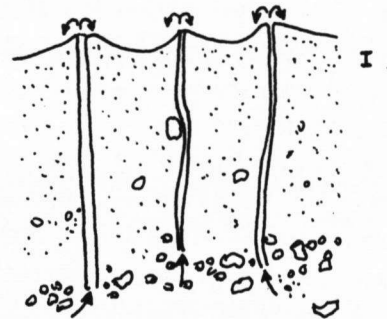
c



d



e



f

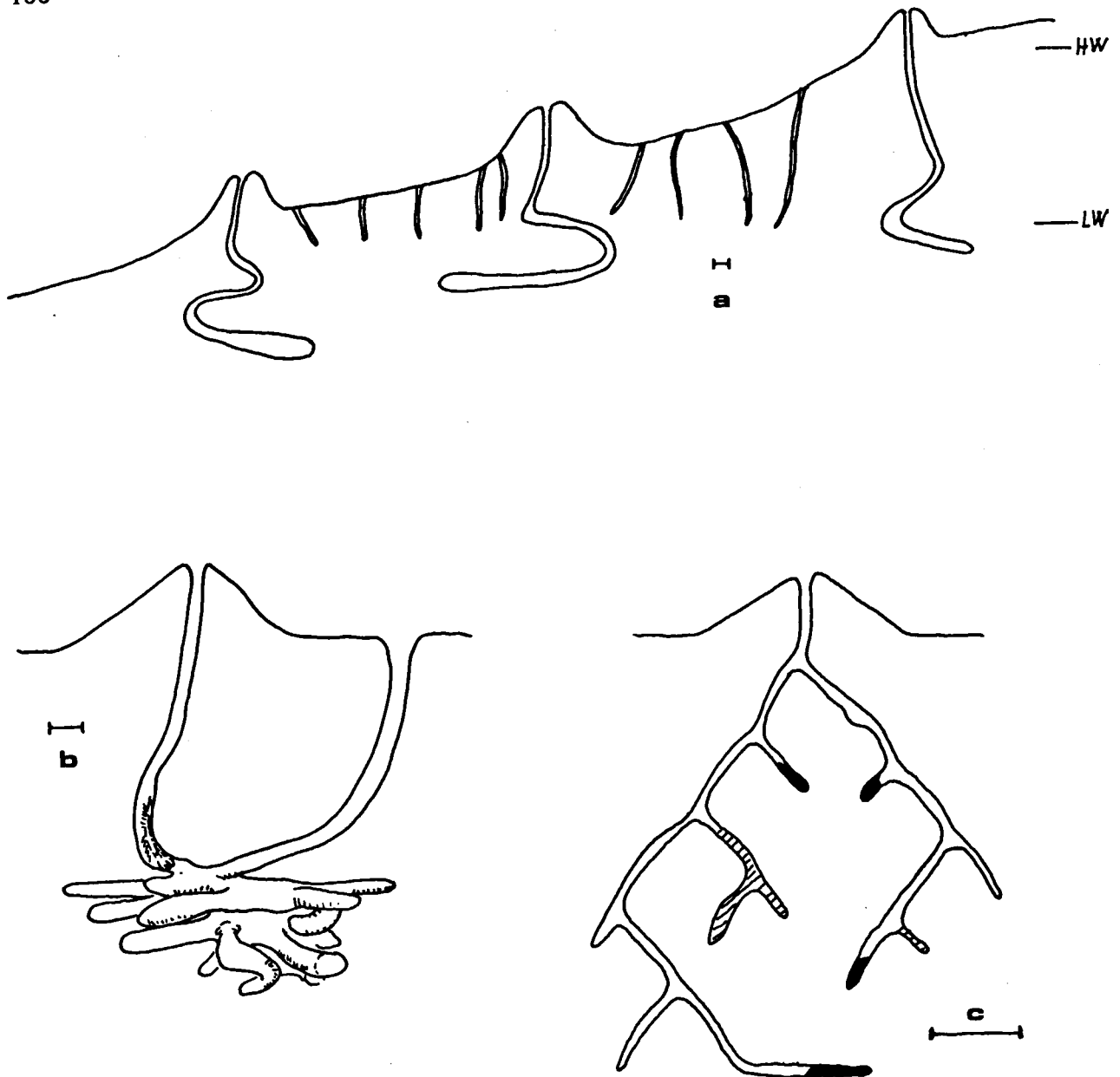


Fig. 5. Graafgangen van kreeftachtigen.

a. Doorsnede door een modderbank van een mangrovekust, Java (naar Verwey, 1930). Graafgangen gaan tot op LW-niveau. Van hoog naar laag *Uca consobrinus* (De Man), *Uca signatus* (Hess) (wenkkrabben), *Metaplex elegans* (De Man) en *Paracleistostoma depressum* De Man. Modderbergen zijn van *Thalassina anomala* Herbst. Niet weergegeven zijn de vele depositfeeders onder de gastropoden (*Assimineae*, *Terebralia*, *Haminea*, *Salinator*, *Telescopium* en *Cerithidea*).

b. *Callianassa* sp., Florida en Bahamas (naar Shinn, 1968). Uitgegraven zand accumuleert op soort 'vulkaan', d.m.v. een waterstroom, waarvoor de tweede opening als inlaat fungeert.

c. *Callianassa islagrande* Schmitt, Padre Island, Texas (naar Hill & Hunter, 1976). Zwart is in de loop van 24 uur nieuw gegraven gang, gearceerd is in dezelfde periode opgevulde gangen (niet alle verwerkte sediment komt dus aan het oppervlak).

Streep is 1 cm.