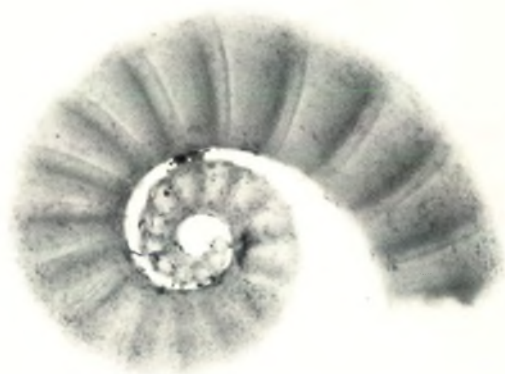


# Spirula spirula, een inktvis uit de diepzee

Jeroen Goud



Afb. 1 *Spirula spirula* wordt in het nederlands wel Posthoreninktvij of kortweg Posthoortje genoemd.

Het fraaie iriserend witte schelpje van het posthoortje *Spirula spirula* L., 1767 zal menigeen wel kennen. Op vele tropische en subtropische stranden spoelen ze vaak massaal aan. Met de warme golfstroom bereiken ze af en toe de westkust van Engeland en komen incidenteel zelfs noordelijk tot de Far Oer eilanden.

Dat het hier om de inwendige schelp van een kleine inktvissoort gaat zal u misschien nog verrassen. Van *Spirula* was lange tijd weinig bekend. Voor 1920 werden door alle expedities tezamen slechts dertien levende exemplaren gevangen, over de gehele wereld verspreid.

Het eerste complete exemplaar dat werd beschreven werd gevonden bij Port Nicholson in Nieuw Zeeland (Gray, 1845). Op dit exemplaar was men echter zo zuinig dat er niet in gesneden mocht worden. Pas na verschillende andere vondsten bij Port Jackson (Angas, 1865), door de 'Challenger' (Huxley & Pelseneer, 1895) en door de 'Blake' (Agassiz, 1879) werd dit eerste exemplaar uiteindelijk opengesneden en bestudeerd (Owen, 1879).

In 1910 waren nog slechts acht exemplaren bekend. *Spirula* genoot vanwege zijn zeldzaamheid een ongekende belangstelling. Lange tijd wisten

we van dit dier meer dan van menig algemeen voorkomende inktvis.

Waarnemingen van de 'Dana' expedities werden dan ook uitvoerig op schrift gesteld. In 1920 werd onder leiding van Johannes Schmidt, een Deens zoöloog, de eerste 'Dana' expeditie georganiseerd. Schmidt's opdracht was voornamelijk uit te vinden waar de Amerikaanse en de Europese paling zijn broedgebied had (Zie VM 1978, vissen 41-44). Men wist dat ze naar open zee trokken, maar verder was het een raadsel. Schmidt vond ze zo'n 400 meter onder de oppervlakte van de Sargassozee. Bij dit onderzoek gebruikte hij speciale trawls geschikt voor het vangen van kleine palinglarven. Deze netten bleken echter ook ideaal voor het vangen van levende *Spirula*. Schmidt doet verslag van zijn eerste vondsten in *Nature* (1922) en beeld daarin voor het eerst een zwemmende *Spirula* af.

Een uitvoerige monografie over de biologie van *Spirula* is van de hand van Anton Fr. Bruun (1943 & 1955). Hij bestudeerde al de gegevens en het verzamelde materiaal van de 'Dana'expedities, waardoor totaal zo'n kleine 200 levende exemplaren werden verzameld.

CLASSIFICATIE DER CEPHALOPODA (KOPPO-  
TIGEN)

De inktvissen zijn te verdelen in twee groepen, te weten: de NAUTILOIDEA (Tetrabranchiata) en de COLEOIDEA (Dibranchiata). De eerste kenmerken zich door het bezit van twee paar kieuwen en een goed ontwikkelde uitwendige schelp. Een belangrijke fossiele voorouder in deze groep is *Orthoceras*. De Nautilidae zijn de enige nog levende vertegenwoordigers. Een uiterst omvangrijke doch uitgestorven groep waren de Ammonieten.

De Coleoidea hebben één paar kieuwen en een inwendige schelp, die sterk gereduceerd of zelfs geheel afwezig kan zijn. De groep kent vele nog levende vertegenwoordigers, verdeeld over een viertal orden: Sepioidea, Teuthoidea, Octopoda en de Vampyromorpha. Belangrijke fossiele voorouders zijn hier de Belemnieten.

**Sepioidea** (*Sepia*, *Sepiola*): Tienarmige inktvissen met het 4e paar armen verlengd en intrekbaar; ogen voorzien van een hoornvlies; inwendige schelp met min of meer gebogen phragmocon en een bescheiden rostrum; vinnen aan de achterzijde niet vergroeid; kust en bodembewoners.

**Teuthoidea:** Orde onderverdeeld in suborden:  
O e g o p s i d a: Tienarmige inktvissen met een open oogholte; armen meestal gelijk; zuignappen vaak haakvormig vervormd; schelp slechts bestaand uit een proöstracum, gladius ge-

naamd. Goede zwemmers, veelal diepzeevormen, met lichtgevend organen. Reuzenvormen als *Architeuthis* (tot 20 meter lang).

M y o p s i d a: Tienarmige inktvissen met het 4e paar armen verlengd, niet intrekbaar; oog met hoornvlies; schelp slechts een éénvoudige gladius; vinnen aan achterzijde vergroeid. Bewoners van de kustwateren (*Loligo*).

**Octopoda:** Als alle Coleoidea met één paar kieuwen; acht evenlange armen; schelp afwezig; zwemvinnen afwezig; mantel het lichaam nauw omsluitend. (*Octopus*, *Argonauta*, *Opisthoteuthis*).

**Vampyromorpha:** Achtarmige inktvissen; armen met een enkele rij zuignappen; schelp afwezig, rudimentaire vinnen; mantel met een grote opening aan de buikzijde. Diepzeebewoners (*Vampyroteuthis*).

Klasse CEPHALOPODA Cuvier, 1798.

Subklasse NAUTILOIDEA Agassiz, 1847

Subklasse COLEOIDEA Bather, 1825

Orde SEPIOIDEA Naef, 1916

Orde TEUTHOIDEA Naef, 1916

Suborde OEGOPSIDA Orbigny, 1845

Suborde MYOPSIDA Orbigny, 1845

Orde OCTOPODA Leach, 1818

Suborde CIRRRATA Grimpe, 1916

Suborde INCIRRRATA Grimpe, 1916

Orde VAMPYROMORPHA Pickford, 1939

Verkorte classificatie der recente inktvissen. (Naar Voss, 1977)

SPIRULA ZOWEL RECENT ALS FOSSIEL

De Posthoreninktviss is de enige recente vertegenwoordiger van het geslacht Spirula. Vooral het bezit van de gekamerde en gespiraliseerde inwendige schelp is zo'n typisch kenmerk dat reeds Owen in 1836 hierin aanleiding vond om dit geslacht in een eigen familie, de Spirulidae te plaatsen.

De soort is fossiel bekend uit het Mioceen van Italië (zie stratigrafische tabel). Ondanks dat slechts de schelpjes gefossiliseerd zijn wordt vanwege de exacte gelijkenis aangenomen dat het hier dezelfde soort als de recente Spirula betreft.

Een nauwe verwantschap met de Sepiidae, waarvan de Zeekat (*Sepia officinalis* L.) een bekende vertegenwoordiger in onze regio is, wordt



Afb. 2 *Spirula* van de rugzijde bekeken (naar Chun).



Afb. 3 Röntgenopname van een volwassen mannetje (naar Bruun).

momenteel sterk in twijfel getrokken. Het verdwijnen van het proöstracum, zoals we dat bij de Belemnieten kennen, en de toename van de windingskromme zouden nodig zijn geweest om *Spirula* te laten ontstaan uit één der fossiele geslachten van Sepiidae.

Een parallelle ontwikkeling in de evolutie waaruit *Spirula* zich ontwikkelde, wordt momenteel waarschijnlijker geacht. In vele kenmerken lijkt *Spirula* overeen te komen met de inktvissen uit de Oegopsida (zie intermezzo 1). Een nauwe verwantschap met de Eocene *Spirulirostridae* en misschien de uit het Boven - Krijt bekende *Groenlandibellidae* wordt verondersteld. Met name de moedertoppen (protoconch) van deze groepen vertonen grote overeenkomst.

Voor de taxonomie is het bestaan van een levend fossiel als *Spirula* van groot belang. Dit geeft ons de kans om van de fossiele inktvissen, waarvan doorgaans alleen de schelpen bewaard blijven, toch iets van het levende dier te weten te komen.

ERA	PERIODE	TIJDVAK	milj. jaren	
Kenozoïcum	Kwartair		Pleistoceen	2
	Tertiair	Neogeen	Pliocene	7
			Mioceen	26
		Paleogeen	Oligoceen	37
			Eoceen	53
			Paleoceen	65
Mesozoïcum			Boven-Krijt	100
			Onder-Krijt	136

Stratigrafische tabel. *Spirula* is reeds bekend uit het Mioceen van Italië.

De huidige classificatie van *Spirula* is als volgt:

KLASSE Cephalopoda Cuvier, 1798

SUBKLASSE Coleoidea Bather, 1888

ORDE Sepioidea Naef, 1916

FAMILIE Spirulidae Owen, 1836

GESLACHT *Spirula* Lamarck, 1801

SOORT *S. spirula* L., 1767

De indeling is zoals boven werd uitgelegd waarschijnlijk niet juist. Om echter tot een nieuwe systematische indeling te komen is de huidige kennis, vooral van de verwante fossiele geslachten, te gering, zodat we hier voorlopig mee moeten volstaan.

#### HET LEVENDE DIER

*Spirula* ziet er oppervlakkig gezien uit als een gewoon tienarmig inktvisje, niet veel langer dan 4 cm, gemeten zonder de tentakels. De kop neemt ongeveer een derde deel van het lichaam in en draagt twee relatief grote ogen. Rond de mond staan een achttal armen, met elk tot 6 rijen gesteelde zuignapjes, en twee tentakels die ongeveer even lang zijn als het lichaam.

Het lichtbruin gekleurde lichaam is cilindervormig. Wanneer het dier wordt verstoord kan hij de kop met tentakels en al in de mantelholte terug-

trekken, die dan vrijwel geheel bedekkend is. (zie afb. 4) Tegen kleinere aanvallers zal dit een afdoende bescherming zijn.

De normale positie van *Spirula* is vertikaal, hij staat als het ware op zijn kop. Dit heeft alles te maken met de in het achterlijf gelegen schelp, die door de mantel heen schemerend zichtbaar is en fungeert als drijforgaan.

Hij heeft aan de achterzijde twee kleine vinnetjes die een ondersteunende functie hebben bij de voortbeweging. Voor snellere bewegingen wordt de siphon gebruikt, welke vanuit de mantelholte voor een krachtige waterstroom kan zorgen. Tussen de vinnetjes op het achterlijf (zie afb. 4) ligt een cirkelvormig vlakje met centraal een lichtgevend orgaanje, dat geel-groen licht uitstraalt, vaak uren achteréén. Dit licht kan niet plotseling door het dier worden uitgeschakeld, hetgeen wijst op een bacteriële oorsprong. Dit in tegenstelling tot vele andere diepzeeinktvisen, waar de lichtgevende organen een inwendige chemische werking kennen. De lichtgevende bacteriën leven in symbiose met de *Spirula*.

Doordat de bewegingen van de op hun kop staande *Spirula*'s hoofdzakelijk vertikaal zijn, is het lichtgevende orgaan op de achterkant van boven af voor in de nabijheid zwemmende soortgenoten steeds goed zichtbaar.



Afb. 4 Links.: de kopzijde van *Spirula* waarbij het dier na een schrikreactie kop en armen in de mantelholte heeft teruggetrokken. Rechts: aan de staartzijde is centraal het lichtgevende orgaan gelegen, met aan weerszijden de staartvinnetjes. (naar Bruun)

## EVOLUTIE VAN DE INKTVISSCHELP

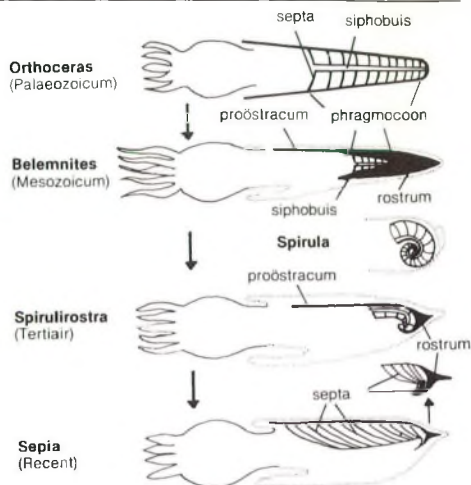
De meest primitieve schelp vinden we bij *Orthoceras*, een nautiloïde uit het Palaeozoïcum. Het is een langgerekte, trechtervormige, grotendeels gesegmenteerde schelp. De segmenten worden gescheiden door septa, centraal gelegen is een siphobuis die alle septa doorboort. Het gesegmenteerde deel van de schelp wordt **phragmocoön** genoemd.

De schelp van *Nautilus* is uit *Orthoceras* af te leiden door hem naar de rugzijde toe op te rollen.

Uit het Mesozoïcum kennen we de omvangrijke groep der Belemnieten. Hun schelp bevat een veel kleinere phragmocoön met aan de rugzijde naar voren toe het **proöstracum** en omgeven door een verdikte wand die naar achteren toe in een punt uitloopt, het **rostrum** genaamd. Het is zeer aannemelijk dat *Belemnites* zich ontwikkelde uit een nautiloïde vorm als *Orthoceras*.

Ook bij *Spirula* treffen we een gereduceerde phragmocoön. Het gesegmenteerde deel is in tegenstelling tot bij *Nautilus* naar de ventrale- of buikzijde toe opgerold. Bij de Tertiaire *Spirulirostra* zien we dit in mindere mate. Ook heeft *Spirulirostra* nog een proöstracum en een rostrum, zij het kleiner dan bij *Belemnites*.

Bij *Sepia* uiteindelijk is nog een klein rostrum over



Afb. 5 Een reeks schematische dwarsdoorsneden van inktvissen om de evolutie van de inwendige schelp te demonstreren. (naar Naef).

en is de dorsale- of rugzijde van de phragmocoön uitgebreid langs het proöstracum, terwijl de onderzijde een klein lipje vormt met de segmenten dicht op één gepakt. In *Loligo* is er alleen nog een proöstracum als hoornachtige gladius aanwezig. Bij de Octopoda treffen we geen schelp meer aan.

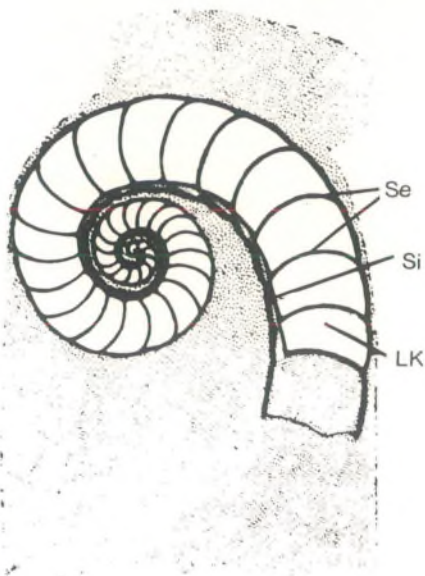
## DE SCHELP ALS DRIJFORGAAN

Het feit dat de posthoornschelpjes aan de tropische en subtropische stranden aanspoelen, terwijl deze inktvisjes toch diepe wateren bewonen wordt veroorzaakt doordat de schelpjes met gas gevuld zijn en zodoende lichter zijn dan water. Na het overlijden, wanneer het schelpje uit het dier losraakt, begint het met zijn tocht naar de oppervlakte.

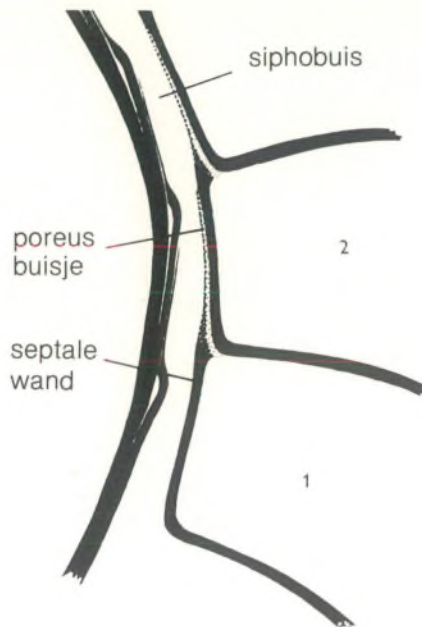
We moeten ons bedenken dat er op bijvoorbeeld 600 meter diepte een druk heerst van 60 atmosferen. Wanneer we er van uit gaan dat er in het schelpje een normale luchtdruk van 1 atm.

heerst, dan betekent dit dat de constructie dusdanig moet zijn dat de 60 atm. overdruk door de wanden van het schelpje gedragen moet kunnen worden. Metingen door Bruun (1943) gaven waarden van gemiddeld 40 atm. tot maximaal 65 atm. die door de schelpjes werden verdragen. Denton, Gilpin-Brown & Howarth kwamen in 1967 tot hogere resultaten. Met een andere methode om de siphobuis - die als een spiraal door alle kamers heen loopt - af te sluiten, wisten zij de uitwendige druk tot rond 150 atm. op te voeren. Dit komt overeen met 1500 meter diepte in de oceaan.

We kunnen nu begrijpen dat de dode schelpjes



Afb. 6 Dwarsdoorsnede van de inwendige schelp in zijn natuurlijke positie. Si = Siphobuis, Se = Septa, LK = laatste complete kamer. Omliggende weefsels zijn gestippeld aangegeven. (ca. 5x vergroot; naar Denton e.a., 1967).



Afb. 7 Schematische dwarsdoorsnede van de siphobuis met delen van de laatste drie kamers. Door de septa wordt steeds een stukje siphobuis gevormd. Daar waar dit stukje buis op het voorgaande septum aansluit bevindt zich bij de laatste kamers een poreus buisje.

heel aan de oppervlakte arriveren. Ook is bekend dat de schelpjes in de levende dieren die met behulp van trawls vaak met grote snelheid naar boven worden gehaald, altijd in takt zijn.

Een volwassen Spirula heeft een schelp van  $2\frac{1}{2}$  winding met rond de 35 kamers. Deze kamers worden met elkaar verbonden door de siphobuis. Slechts de laatste twee of drie kamers staan ook werkelijk met behulp van een minuscuul buisje in verbinding met de siphobuis.

Een levend gevangen Spirula heeft een dusdanig drijfvermogen dat hij juist in water zwevende is. Dit is gunstig, want zo kost het hem heel weinig energie om zich te verplaatsen.

De gasdruk in de kamers kon worden gemeten en bleek altijd beneden de normale luchtdruk

van 1 atm. te liggen, variërend van ver daar beneden in de nieuwste kamer tot net beneden 1 atm. in de oudste kamers.

Het dier kent een mechanisme om zijn eigen drijfvermogen te reguleren. Dit komt sterk overeen met het mechanisme zoals we dat kennen bij *Nautilus* en *Sepia* (Denton & Gilpin-Brown, 1966).

Een nieuw gevormde kamer is altijd volledig met vloeistof gevuld. Tijdens de vorming biedt deze vulling steun aan de nog zwakke schelpwand. In de normale zwemhouding is juist die hoek van de nieuwe kamer die bij de voorgaande kamer tegen de siphobuis aanligt aan de bovenzijde gelegen (zie afb. 7). In deze hoek bevindt zich een poreus buisje waardoor vrije diffusie van gas en



Afb. 8 Embryo van *Spirula*, ca. 4 mm lang. Duidelijk zichtbaar zijn de bolvormige eerste en tweede kamer en de aanteg van de siphonbuis.

vloeistof mogelijk is. Zodra nu een klein deel van de vloeistof uit de nieuwe kamer is afgevoerd, is het buisje niet meer in contact met de resterende vloeistof. De doorvoer van vloeistof is nu alleen nog mogelijk via het levende weefsel dat de binnenzijde van de kamer en van het poreuze buisje bekleedt. Door een osmotisch proces (actieve uitwisseling van deeltjes tussen vloeistoffen van verschillende concentraties) is het dier in staat de hoeveelheid vloeistof in de laatste kamer te regelen. Omdat een luchtgevulde kamer in water een opwaartse druk veroorzaakt en een vloeistofgevulde kamer uiteraard niet, is het dier zodoende in staat zijn drijfvermogen te regelen. Aan dit proces nemen doorgaans alleen de laatste twee of drie kamers deel.

## VERSPREIDING

*Spirula* is een cosmopoliet. De verspreiding van het levende dier is bekend uit de resultaten van verschillende expedities. Van de 'Dana'-expedities weten we dat in de Atlantische Oceaan *Spirula* hoofdzakelijk voorkomt tussen 25°NB en 10°NB. (zie afb. 9) Van eerdere expedities weten we dat *Spirula* niet in de Middellandse Zee leeft. In de Atlantische Oceaan wordt hij vooral in het gebied voor West Afrika veel gevonden. In het Caraïbisch gebied en in de Sargassozee wordt hij ook regelmatig zij het in mindere mate aangetroffen.

In de Indische en Grote Oceaan komt *Spirula* voor tussen 10°NB en 35°ZB. Het hoofdverspreidingsgebied is Indonesië en de Molukken en het gebied ten noorden van Nieuw-Zeeland.

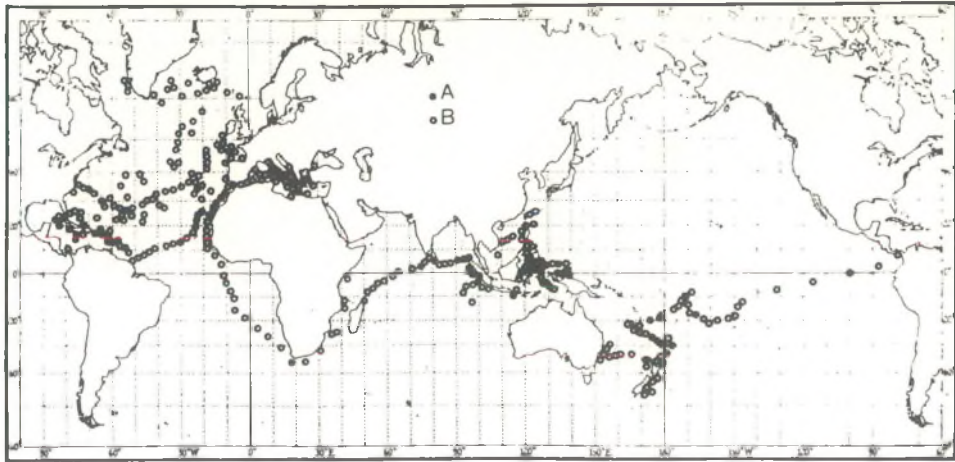
Het valt op dat *Spirula* met name in de eilandrijke gebieden algemeen is. Dit hangt waarschijnlijk samen met het migratie gedrag zoals dat door Clarke (1969) bij de Canarische eilanden werd waargenomen. Zij verplaatsen zich dagelijks van diepten groter dan 600 meter, midden op de dag, tot op diepten van 250 meter of minder, midden in de nacht. Echter incidenteel werden ze tot op een diepte van 3500 meter waargenomen.

*Spirula* wordt beschouwd als een mesopellagisch voorkomende soort. Hetgeen betekent dat hij vrij zwevend (pellagisch) leeft tot maximaal 2000 meter diep. Rond de eilanden in de oceanen rijst de bodem van het continentale plat vrij stijl omhoog, hetgeen voor *Spirula* met zijn verticale verplaatsingen juist gunstig is. Een minder stijle helling zou te grote horizontale bewegingen met zich meebrengen.

De optimale watertemperatuur schijnt tussen de 10° en de 20°C te liggen. Ook dit is uiteraard een beperkende factor voor het verspreidingsgebied.

Door nieuwe vismethoden met afsluitbare netten weten we tegenwoordig ook dat *Spirula* in groepen leeft.

Van de Nederlandse kust is slechts één vondst bekend (Van Regteren Altena, 1965).



Afb. 9 De volledige verspreiding van *Spirula* zoals die door de 'Dana'-expedities is opgetekend. A zijn de positieve stations, B de negatieve stations: de plaatsen waar wel gedregd maar niets gevonden is.

#### LITERATUUR

- AGASSIZ, A., 1879. On the dredging operation carried on from December, 1878 to March 10, 1879 by 'Blake'. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., Vol. 5.
- BORRADAILE, L.A. c.s., 1963. The Invertebrata, pp 636-51. Cambridge.
- BRUUN, A.F., 1943. The biology of *Spirula spirula* (L.). Dana Rep., Vol.4 No. 24, pp 1-46.
- BRUUN, A.F., 1955. New light on the biology of *Spirula*, a mesopelagic cephalopod. Essays on the Nat. Sci. in Honor of Capt. A. Hancock, pp 61-72. Los Angeles.
- DENTON, E.J. & J.B. GILPIN-BROWN, 1966. On the buoyancy of the pearly *Nautilus*. J.mar.biol.Ass. U.K., Vol. 46, pp 723-59.
- DENTON, E.J., J.B. GILPIN-BROWN & J.V. HOWARTH, 1967. On the buoyancy of *Spirula spirula*. J.mar.biol.Ass.U.K. Vol. 47, pp 181-191.
- DONOVAN, D.T., 1977. Evolution of the Dibranchiate Cephalopoda. Symp.zool.Soc.London. 38:15-48.
- GRAY, J.E., 1845. On the animal of *Spirula*. Ann.Mag. nat.Hist.,Vol.15, pp. 257-60.
- HUXLEY, T.H. & P. PELSENEER, 1895. Report on the specimen of the genus *Spirula* collected by H.M.S. 'Challenger'. Challenger Rep.,Vol.2, App.(Zool.83), 32 pp.
- KERR, J.G., 1932. Notes upon the Dana specimens of *Spirula* and upon certain problems of Cephalopod morphology. Dana Rep no. 8. Copenhagen.
- KNOL, E. 1985. Vaatindrukken op donderkeilen. Grondboor en Hamer.no.2,pp 34-47.
- LANE, F.W., 1974. Kingdom of the Octopus, pp 14-17. New York.
- NAEF, A., 1922. Die fossilen Tintenfische, pp. 68-75.
- NIXON, M. & P.N. DILLY, 1977. Sucker surfaces and prey capture. Symp.zool.Soc.London. pp 458-61.
- OWEN, R., 1879. Supplementary observations on the anatomy of *Spirula australis*, Lamarck. Ann.Mag.nat.Hist.,Ser.5, Vol. 3, pp 1-16.
- REGTEREN ALTENA, C.O. VAN, 1965. *Spirula* aangeespoeld op het Nederlandse strand. Corr. Blad N.M.V. 115-1209.
- SCHMIDT, J., 1922. Live specimens of *Spirula*. Nature, Lond.,Vol. 110, pp 788-90.