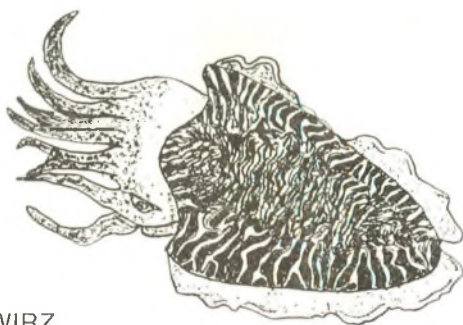


# EIGROOTTE EN POSTEMBRYONALE FASE BIJ INKTVISSEN

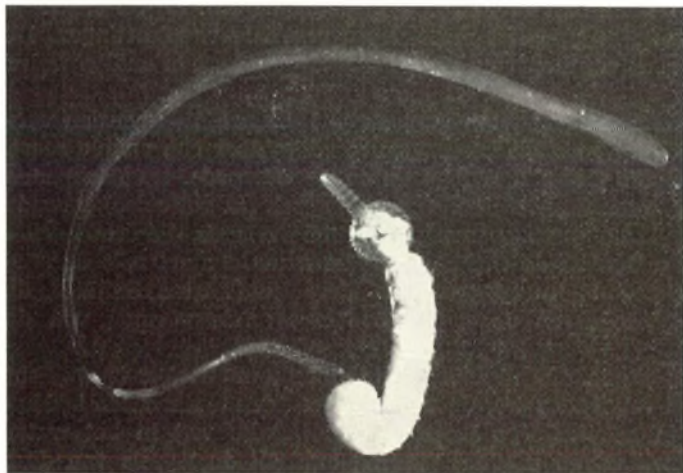


door DR. KATHARINA MANGOLD-WIRZ

Inktvissen of, zoals de zoölogen bij voorkeur en correcter zeggen, koptotigen (Cephalopoda) hebben zover wij weten sinds de oudste tijden der aarde een grote rol in het leven van de zee gespeeld. Geen diergroep komt in bouw van zenuwstelsel en zintuigen meer met gewervelde dieren overeen dan deze zeeroofdieren. De schrijfster van dit artikel heeft jarenlang de levenscyclus van de Cephalopoden in de Middellandse Zee onderzocht.

Onder de vele problemen omtrent de voortplanting van inktvissen lichten we er één uit, dat ons midden in de evolutie van deze diergroep voert: de grootte van de eieren en de daarmee ten nauwste samenhangende postembryonale levensfase.

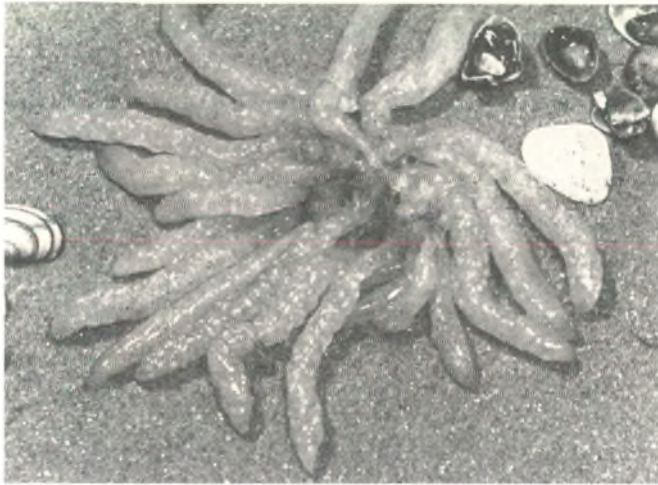
De Cephalopoden, de hoogst ontwikkelde ongewervelde dieren, zijn zonder uitzondering tweeslachtig. De spermatozoën worden in speciale organen, de spermatoforen (afb. 1), bewaard. Met behulp van een speciale arm, de hectocotylus, worden deze spermatoforen door het mannetje op het wijfje overgebracht. Deze overbrenging, de bevruchting, is voor elke soort, in elk geval voor elk geslacht of elke familie typerend. De spermatozoën, die uit de spermatoforen loskomen, of de nog



Afb. 1. Uitgestulpte  
spermatofore van  
*Eledone cirrosa*  
(Lam.).

Lengte 80 mm.

De spermamassa be-  
vindt zich in het  
spermatangium, het  
witte gedeelte op de  
foto.



Afb. 2. Gelatineuze eikapsels van de pijlinktvis -- *Loligo forbesi* Steenstrup, zoals ze af en toe op het strand aanspoelen. In de snoeren zijn de embryonen zichtbaar.

(Foto B. Entrop)

intacte spermatoforen worden in een zak van de membrana buccalis, de mantelholte, in het oviduct of in het ovarium bewaard. De wijfjes kunnen bevrucht worden nog voordat zij volledig geslachtsrijp zijn. De eieren kunnen direct na de copulatie of eerst enkele uren, dagen of weken daarna bevrucht en gelegd worden.

Veel inktvissen planten zich gedurende het grootste deel van het jaar voort — speciaal de soorten in de Middellandse Zee —, maar andere slechts gedurende enkele maanden. Bij alle ligt echter het hoogtepunt van de voortplantingsactiviteit in het voorjaar of in de voorzomer.

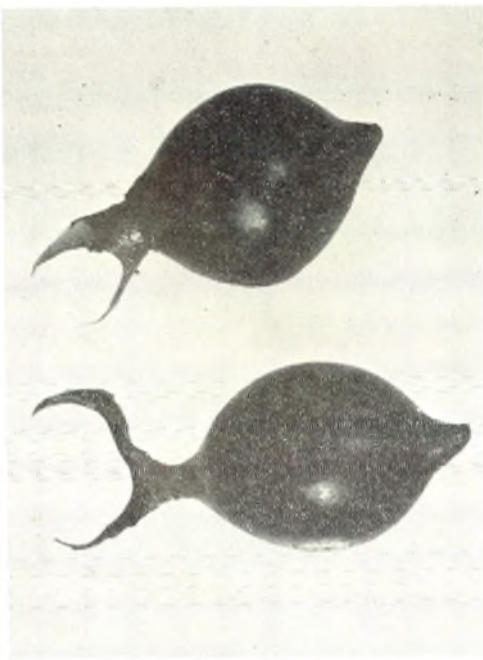
Vele Cephalopoden verlaten tegen deze tijd de zone (meestal op een bepaalde diepte), waarin zij zich buiten de paringstijd ophouden en ondernemen meer of minder lange tochten om in gebieden met andere uiterlijke omstandigheden hun eieren af te zetten. Deze trektochten in verband met de paring hebben de inktvissen gemeen met vele vissen en ook met Crustaceeën (kreeftachtigen). Bij de Cephalopoden in de Middellandse Zee gaat het meestal om verticale verplaatsingen. De dieren komen in het voorjaar uit dieper water om dicht bij de kust in ondiep water kuit te schieten.

De thans nog levende inktvissen met twee kieuwen — Dibranchia — worden verdeeld in drie ordes: de Vampyromorpha, vertegenwoordigd door een enkele soort, de *Vampyroteuthis infernalis* Chun, de Decapoda en de Octopoda. De Decapoden omvatten de volgende groepen: de Architeuthacea, pelagisch (in volle zee) levende vormen in de oceanen; de Loliginacea, eveneens pelagische vormen, die echter vaak dicht bij de bodem voorkomen en de Sepiacea, die in nauw contact met de zeebodem leven. Van de Octopoda interesseren ons hier slechts twee families, de pelagisch levende Argonautidae en de op de bodem levende vormen van de Octopodidae.

*Vampyroteuthis* stoot de eieren afzonderlijk uit in het zeewater. Dit is wellicht de meest primitieve vorm van kuitschieten. De pelagische Architeuthaceeën bedden hun zeer kleine eitjes in gelei-achtige lange banden in, die vrij in het water zweven. In feite weten wij echter nog zeer weinig omtrent de legsels van deze



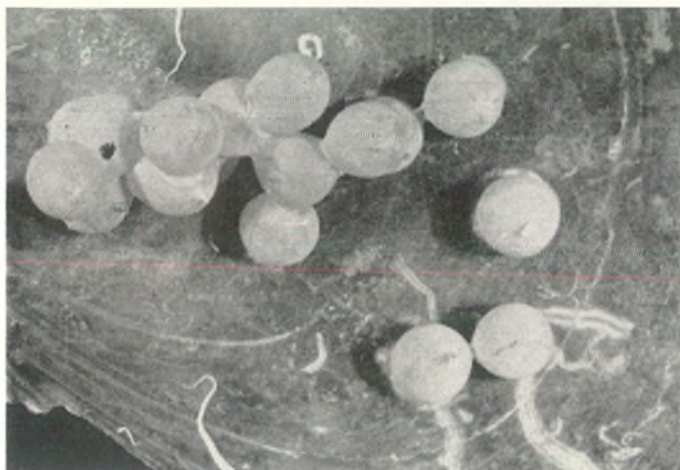
Afb. 3a. Rond de lintvormige bladen van het zeegras — *Zostera nana* Roth, die hier tot een bundel zijn samengevoegd, heeft de tienarmige inktvis — *Sepia officinalis* L. — haar eierkapsels afgezet. Baai van Dinard. Augustus 1966.



Afb. 3b. Twee afzonderlijke eieren van de tienarmige inktvis — *Sepia officinalis* L. 2 x vergroot. Elk ei draagt twee haakvormige uitsteeksels, waarmee het aan het substraat is bevestigd.



Afb. 3c. Honderden zwarte, besvormige eieren heeft het wijfje van de tienarmige inktvis — *Sepia officinalis* L. — afgezet rond de kokers van de slikkokerworm — *Sabella pavonia* Sav. Baai van Dinard. Augustus 1966.

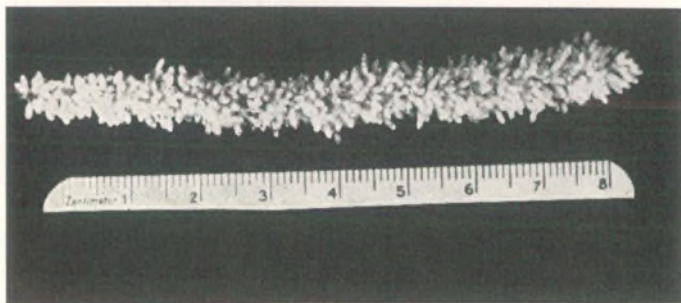


Afb. 4. Legsel van *Rossia macrosoma* (Della Chiaje), behorende tot de familie der Sepiolidae. De eieren, die een diameter hebben van 10 mm, bevinden zich in een mosselschelp.

soorten; vondsten zijn uiterst zeldzaam. Goed bekend zijn echter de legsel van vele Loliginaceeën, die merendeels in ondiep water kuitschieten en hun dril-achtige snoeren met eieren vastmaken aan vaste voorwerpen, zoals rotsen, stenen en vastzittende dieren (afb. 2). De legsel van dit soort kunnen met een sleepnet worden opgehaald. De Sepioiden leggen hun eieren afzonderlijk, eveneens op een vaste onderlaag. De eieren kunnen daarbij tot een trosje worden verenigd («raisins de mer»), zoals bij *Sepia officinalis* L., (afb. 3), of ze worden naast elkaar gelegd (afb. 4). De Octopodiden binden hun eieren, die niet door dril worden omgeven, tot ware ketens samen (afb. 5). De kuit van vele soorten inktvissen is nog onbekend. Die van de veel voorkomende soort in de Middellandse Zee *Eledone cirrosa* (Lam.) (Octopoda) kent men alleen doordat enkele wijfjes deze in het aquarium hebben gelegd; in zee zijn zij nog nimmer gevonden.

De meeste inktvissen bekommeren zich niet om hun nakomelingschap. Dit betreft alle soorten die hun kuitsnoeren vrij afzetten, doch betreft tevens de Loliginaceeën en de Sepioiden, die hun legsel vastmaken. Bij enkele Octopoden daarentegen, speciaal bij het geslacht *Octopus*, wordt het broedsel streng bewaakt. Het wijfje bewaakt en verdedigt haar meestal in een holte gelegde legsel, bespoelt het en reinigt het. Vaak wordt gedurende de gehele «broedtijd», die bij de *Octopus vulgaris*

Afb. 5. Eiersnoer van *Octopus vulgaris* Lam. Zoals op de foto is te zien bedraagt de lengte van het snoer ongeveer 90 mm.



Lam. 1—2 maanden kan duren (de lengte is sterk afhankelijk van de temperatuur), elk voedsel geweigerd. De meest gespecialiseerde zorg voor de eieren komt voor bij de Argonautiden, die hun eiersnoeren onder hun mantel bij zich dragen (*Argonauta*), deze aan hun armen vastmaken (*Tremoctopus*) of waarbij de jongen zich ontwikkelen in het oviduct (*Ocythoe*). (Oviduct is eileider)

#### EIGROOTTE

De eieren van de Architeuthaceën (deze groep omvat ca. 70 geslachten) zijn zeer klein; de diameter wisselt bij de soorten in de Middellandse Zee tussen 0,7 en 2,5 mm. De Loliginaceën bevatten geslachten met kleine eieren (b.v. *Loligo*) en met zeer grote eieren (b.v. *Sepioteuthis*). De eieren van de Sepioiden-soorten, ook van de kleinste daaronder, zijn zonder uitzondering van aanzienlijke grootte.

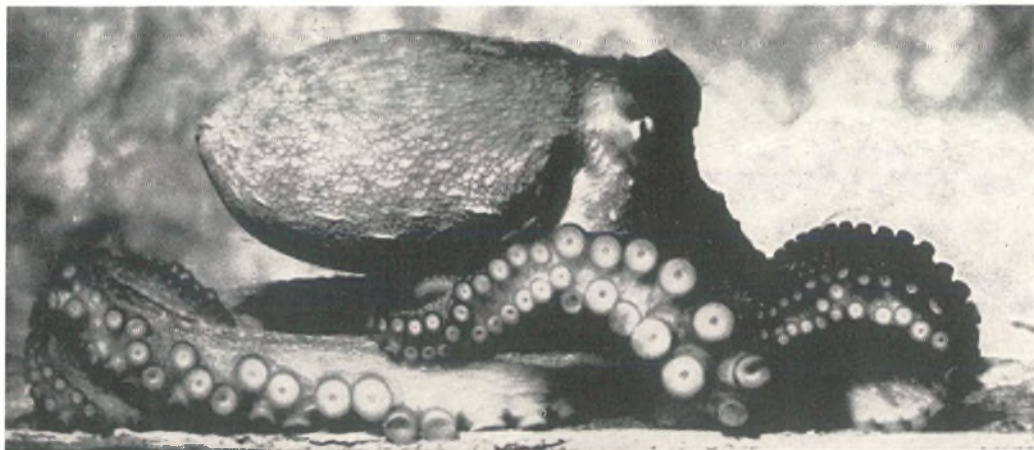
Bij de Decapoda is de eigrootte binnen een hogere systematische eenheid — meestal een familie, zelden een geslacht — weinig verschillend. Geheel anders zijn de verhoudingen bij de Octopoda en speciaal bij de Octopodiden. De pelagisch levende Argonautiden die, zoals wij reeds zagen, hun eieren met zich ronddragen, hebben kleine eieren. Bij de Octopodiden is echter de grootte van de eieren zeer verschillend en typisch voor de soort. Gedurende vele jaren werd gepoogd (Naef, 1923; Robson, 1929; Pickford, 1946) om het soortenrijk geslacht *Octopus* op grond van de grootte van de eieren in twee verschillende geslachten te splitsen. De ontdekking van Pickford en McConnaughey (1949) van twee nauw verwante, in dezelfde streek

Familie	Soort	Lengte rugmantel in mm	Eigrootte in mm	Aantal rijpe eieren	
Octopodidae	<i>Octopus vulgaris</i>	175	2,4	tot 400000	
	<i>Octopus macropus</i>	140	2,0		
	<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	156	8,2		
	<i>Scaeuurgus unicolorrhus</i>	118	2,0		
	<i>Bathypolypus sponsalis</i>	95	15,0		72-135
	<i>Eledone cirrosa</i>	150	7,2		599-1500
	<i>Eledone moschata</i>	140	15,2		399-370
Sepiidae	<i>Sepia officinalis</i>	255	8,0	200-550	
	<i>Sepia orbignyana</i>	120	8,0	100-150	
	<i>Sepia elegans</i>	76	4,0	50-60	
Sepiolidae	<i>Rossia macrosoma</i>	84	7,5	30-50	
	<i>Sepiola rondeleti</i>	35	3,0	40	
Loliginidae	<i>Loligo vulgaris</i>	323	2,0	3000-6000	
	<i>Alloteuthis media</i>	120	1,5	ong. 1400	
Ommatostrephidae (Architeuthaceae)	<i>Illex coindetii</i>	263	1,0	5000-12000	
	<i>Todaropsis eblanae</i>	204	1,2	5000-10000	
	<i>Todarodes sagittatus</i>	370	2,3	12000-15000	

voorkomende en in een ongeveer gelijk biotoop levende soorten Octopussen, die slechts of vrijwel slechts naar de grootte van de eieren konden worden onderscheiden — de ene had kleine de andere zeer grote eieren —, toonde echter duidelijk aan dat de eigrootte in geen geval een geslachtskenmerk zou kunnen vormen.

In vorenstaande tabel hebben wij de grootte van rijpe ovariumeieren, hun aantal en de door ons gevonden maximale lichaamsgrootte van enkele inktvissen uit de Middellandse Zee bijeengebracht (Mangold-Wirz, 1963). Wij zien hieruit dat 1. de grootte van de eieren slechts zeer betrekkelijk afhankelijk is van de lichaamsgrootte, 2. deze bij de Decapoden gelijkvormig is en bij de Octopoden zeer variabel en dat 3. het aantal eieren bij soorten met kleine eieren groter is dan bij die met grote eieren.

De variabiliteit in de grootte van de eieren bij Octopodiden blijkt een evolutiekenmerk te zijn. Zonder twijfel is dit niet het enige — de differentiëring van de verschillende voortplantingsorganen en van de voortplanting zelf zijn een teken van de evolutie, waarin de Octopoden zich in tegenstelling tot de Decapoden bevinden —, maar het vormt een bijzonder duidelijk voorbeeld van de feitelijke toestand.



Afb. 6a. Volwassen *Octopus vulgaris* Lam. in rust. De lengte van de rugmantel is ongeveer 130 mm.



Afb. 6b. Pas uit het ei gekomen *Octopus vulgaris* Lam. De lengte van dit diertje is slechts 2½ mm. Vooral binnen de mantelholte is het patroon van de chromatoforen (pigmentcellen) duidelijk te zien.

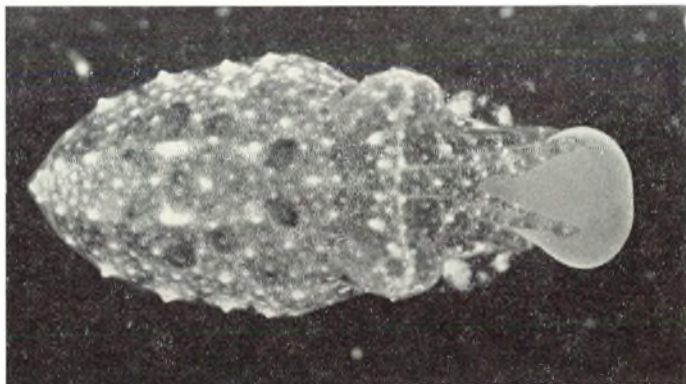
## POSTEMBRYONALE FASE

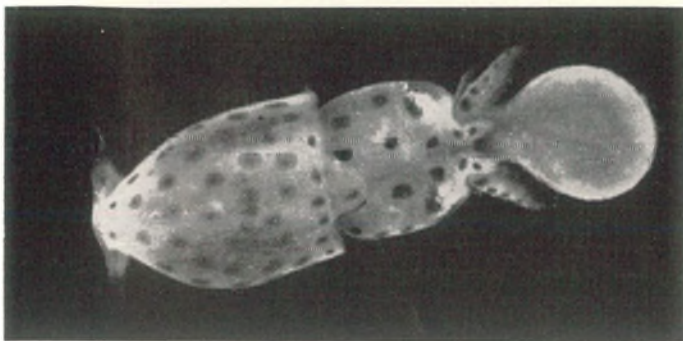
Uit de kleine dooierarme eieren kruipen dieren, die grotendeels als larven moeten worden beschouwd. Deze bezitten tijdelijke organen, die zij bij de metamorfose aan het einde van het larvale stadium verliezen. Deze larven zijn soms zo verschillend van de volwassen dieren, dat zij vaak als afzonderlijke soorten zijn beschreven. De dieren die uit de grote dooierrijke eieren komen, zijn het evenbeeld van de volwassen dieren. Op de afbeeldingen 6 en 7 hebben wij naast een volwassen en een pas uitgekomen *Octopus vulgaris* Lam. een volwassen en pas uitgekomen *Sepia officinalis* L. geplaatst. De klein *Sepia*, die uit een groot ei is gekomen, lijkt op de volwassene; de kleine *Octopus* uit een klein eitje moet als larve worden beschouwd, die nog ver van het eindstadium is verwijderd. Ook de pasgeboren *Loligo* (afb. 8) vertoont slechts zeer weinig gelijkenis met het volwassen dier. De uit kleine eieren afkomstige larven voeren een min of meer langdurig planktonachtig leven. Zij bevinden zich vrij in het water, waarbij zij door de stromingen worden meegevoerd. Wanneer de volwassen vorm pelagisch leeft, vindt eenvoudig een overgang plaats van het passieve planktonleven naar het actieve. Van dan af beweegt het dier zich op eigen kracht. Wanneer echter het volwassen dier op en in nauw contact met de zeebodem (benthonisch) leeft, zinkt de larve na de metamorfose vanuit het plankton naar de zeebodem en wordt daar als volwassen dier sessiel.



Afb. 7a. Volwassen tienarmige inktvis — *Sepia officinalis* L. De lengte van de rugmantel is bij dit dier circa 145 mm.

Afb. 7b. Pas uit het ei gekomen tienarmige inktvis — *Sepia officinalis* L. De totale lengte is slechts 14 mm. Duidelijk zichtbaar is het restant van de dooierzak.





Afb. 8. Pasgeboren *Loligo vulgaris* Lam. met een totale lengte van 2,2 mm. Ook bij dit exemplaar is de uitwendige dooierzak zichtbaar.

De uit grote eieren gekomen inktvissen nemen direct of althans zeer spoedig na de geboorte het benthonische leven van de volwassen dieren aan. Zij doorlopen geen of slechts een zeer korte pelagische fase.

Het probleem van de groot- en kleineiige vormen moet ook oecologisch worden beschouwd. Thorson (1948, 1950) stelde vast dat er bij de ongewervelde sessiele zeedieren verband bestond tussen de grootte van de eieren en de hiervan afhankelijke postembryonale fase met de plaatselijke omstandigheden in de verschillende zeeën. De belangrijkste factor van alle is de temperatuur. De vormen met grote eieren en een niet-bestaande of zeer kort durende planktonfase komen voornamelijk voor in de poolzee en op grote diepten (bij lage temperaturen), terwijl de vormen met kleine eieren en langdurig planktonleven de voorkeur geven aan de warme tropische en subtropische wateren.

Voor de inktvissen en speciaal voor de sessiele Octopodiden gaat deze regel maar ten dele op. Ongetwijfeld hebben de noordelijke vormen van de familie en die welke in diepe zee leven (b.v. *Bathypolypus sponsalis*) grote eieren. Het geslacht „*Octopus met grote eieren*” leeft echter bijna uitsluitend in de warmere zeeën.

Bij de Decapoden konden wij een nauw verband vaststellen tussen de levenswijze van de volwassen dieren en de grootte van de eieren. De soorten en families die benthonisch leven, zoals de Sepiiden en de Sepioliden, hebben grote eieren; de jonge dieren nemen direct na de geboorte de levenswijze van de volwassen dieren aan. De pelagische Decapoden-soorten en -families, die zich vrij in het water bewegen, hebben kleine eieren. De pas uit het ei gekomen dieren nemen eveneens direct de levenswijze van de volwassenen aan; zij doorlopen een planktonfase alvorens zelf actieve zwemmers te worden. De soorten met grote zowel als met kleine eieren komen zowel in de noordelijke als in de warmere zeeën voor en zij komen bovendien zowel in de diepte als aan de kust voor. Geheel anders is dit bij de Octopoden. Hun wijze van leven is zeer uniform, bijna allemaal zijn het benthonische of sessiele vormen. De grootte van hun eieren is echter zeer verschillend. De uit grote eieren komende jongen gaan direct over tot de benthonische leefwijze; de jongen die uit kleine eieren komen, doorlopen eerst een planktonfase, waarna zij de volwassen leefwijze eerst na enkele weken of maanden aannemen.

Het is zonder meer duidelijk, dat de levenswijze van de pasgeborenen van groot belang is voor de verbreiding van de soort. Wanneer het jonge dier direct na de



geboorte overgaat tot de levenswijze van de volwassenen, kan het weinig bijdragen tot de verbreiding van de soort. Daarentegen bezitten de larven met een planktonfase, zij het dan ook passief, een mogelijkheid tot verbreiding. Dit vermogen tot verbreiding tijdens de planktonfase is bijzonder belangrijk voor soorten waarvan de volwassen dieren een sessiele levenswijze voeren, zoals de Octopoden. De larven van de Decapoden met een planktonfase bezitten pelagische volwassen vormen, zodat de mogelijkheid tot verbreiding niet tot het larvestadium beperkt blijft.

Men mag aannemen dat de Octopoden met kleine eieren algemeen verbreid zijn, terwijl die met grote eieren in beperkte gebieden voorkomen, een feit dat voor de Octopoden in de Middellandse Zee absoluut geldt. Verder kan hieraan worden toegevoegd, dat de kleineiigen, ofschoon zij in de meeste zeeën voorkomen, geen geografische rassen vormen, omdat hier geen isolatiemogelijkheden bestaan. Dit wordt duidelijk gedemonstreerd door *Scaevargus unicolorrhus* (d'Orbigny) een cosmopolitische vorm. Deze bezit een echte larve met tijdelijke organen, die pas kort geleden kon worden geïdentificeerd (Rees, 1954). Deze larve bezit het vermogen de planktonfase zolang te rekken, totdat zij de diepte en het substraat heeft gevonden dat zij nodig heeft voor haar later uitsluitend sessiele leven. De langdurige planktonfase vormt een beveiliging voor het behouden van de soorteenheden. De verbreidingsmogelijkheden voor de grootteelige Octopoden zijn beperkt tot de post-embryonale en de volwassen fasen. Daaronder komen geen cosmopolitische vormen voor. Grootteelige vormen met relatief ruime verbreiding (b.v. voorkomend aan beide zijden van de Atlantische Oceaan) hebben de neiging door hun isolement geografische rassen te vormen en daarmee nieuwe soorten.

De grootte van de eieren en de hiermee ten nauwste in verband staande post-embryonale levensfase vormen bij de Octopoden een belangrijk gegeven, dat zowel aanleiding kan geven tot het ontstaan van nieuwe soorten, alsook bijdraagt tot het behouden van de uniformiteit van de soort.

#### LITERATUUR

- MANGOLD-WIRZ, K. 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer catalane. Vie et Milieu, suppl. 13: 1—285.
- NAEF, A. Die Cephalopoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 35, deel 1, I. Systematick.
- PICKFORD, G. E. 1964. A review of the littoral Octopoda from central and western Atlantic stations in the collection of the British Museum. Annual Mag. Nat. Hist. (11) 13: 412—429.
- PICKFORD, G. E. en McCONNAUGHEY, B. H. 1949. The Octopus bimaculatus problem: a study in sibling species. Bull. Bingham. Oceanogr. Coll., 12 (4): 1—66.
- REES, W. J. 1954. The Macrotritopus problem. Bull. Brit. Museum Nat. Hist. Zool., 2 (4): 67—100.
- ROBSON, G. C. 1929. A. Monograph of recent Cephalopoda. Part I. Octopodinae. Londen, pag. 236 e.v.
- THORSON, G. 1948. Le rapport entre la reproduction et le développement larvaire et la distribution géographique chez les Invertébrés marins. XIII. Congrès Intern. Zool. Parijs, Rapp. Sect. 4.
- THORSON, G. 1950. Reproductive and larval ecology of Invertebrates. Biol. Rev., 25 (1): 1—45.

#### NASCHRIFT

Tenslotte wil de redactie gaarne dank zeggen aan de schrijfster voor haar toestemming om het artikel over te nemen, aan dr. H. R. Haefliger te Bazel voor het beschikbaar stellen van zijn foto's (afbeeldingen 4, 5, 6, 7 en 8), aan dr. M. von Orelli voor het toezenden van de foto voor afbeelding 1 en aan Propharma N.V. te Haarlem en J. R. Geigy A.G. te Bazel voor hun bemiddeling. De afbeeldingen 2 en 3 zijn vervaardigd door Bob Entrop.