

Fossiele Inktvisschen

(Voordracht, gehouden door dr. C. O. van Regteren Altena, op 29 Mei 1948, in het Teylers Museum te Haarlem).

Mijnheer de Voorzitter, Dames en Heeren,

Het plan hedenmiddag voor U een lezing te houden over fossiele inktvisschen komt voort uit de wensch U eens iets te laten zien van de prachtige verzameling fossielen, die het eigendom is van Teyler's Stichting. Liever dan U beneden in ons Palaeontologisch Kabinet rond te leiden, heb ik hier boven een kleine collectie samengebracht, aan de hand waarvan ik U iets kan vertellen van hetgeen er over dit onderwerp tegenwoordig bekend is. Al beperk ik mij tot slechts één klasse der weekdieren, de stof is zoo buitengemeen uitgebreid, dat ik slechts hier en daar een greep zal kunnen doen. Dat ik juist de Cephalopoda heb uitgekozen - een groep waarin ik zelf weinig heb gewerkt - vindt zijn oorzaak in het feit, dat ik onlangs een kleine maar zeer belangwekkende groep van deze dieren voor onze catalogus gerevideerd heb, waardoor ik mij wat meer in deze klasse heb moeten verdiepen.

In de groote meerderheid der gevallen is van uitgestorven inktvisschen hoogstens de schelp - of een afdruk of steenkern ervan - bewaard gebleven. Uitzonderingen op deze regel zijn zeer belangrijk voor ons begrip van deze dieren, en enkele er van zullen straks ter sprake komen. De schelpen der recente Cephalopoda - voor zoover zij ontwikkeld zijn - zijn van zeer uiteenlopenden vorm en bouw, zóó dat men ze niet altijd voor overeenkomende organen zou houden. De palaeontologie heeft nu het verband tusschen deze verschillende vormen van schelpen aan het licht gebracht, doordat uitgestorven vormen de bij de recente vormen gevonden verschillen min of meer bleken te overbruggen. U dit te demonstreeren heb ik mij vanmiddag als voorname taak gesteld.

Nog een tweede kwestie zal ons echter bezig houden. Het is bekend, dat van ieder dier vorm en levenswijze met elkaar in overeenstemming zijn. Als voorbeelden noem ik, dat de in boomen klimmende apen handen en voeten bezitten, geschikt om zich mee aan de takken vast te houden, snelle zwemmers hebben in het algemeen een torpedovormig lichaam, vliegers zijn in het bezit van vleugels, enz. Van vele uitgestorven dieren is de vorm voldoende bekend, om daaruit iets van hun levenswijze te kunnen afleiden. Dat is ook met een aantal fossiele inktvisschen het geval en ik hoop U er een enkel voorbeeld van te geven.

Conscientieuze ouders leeren hun kinderen, dat zij bij het vertellen van een geschiedenis steeds goed zullen doen bij het begin te beginnen, en ik zou, deze regel volgend, dus met een bespreking van de oudste Cephalopoda, die ons bekend zijn geworden, moeten aanvangen. Ik wil hier echter van deze goede regel afwijken, en wel om twee redenen. Ten eerste veronderstel ik, dat U in het algemeen de recente Cephalopoda meer vertrouwd zijn dan de fossiele, zoodat ik in mijn betoog het beste van de recente vormen uit kan gaan, en in de tweede plaats is de wetenschap van de recente Cephalopoda zooveel verder gevorderd dan die van de toch altijd maar op fragmentarische resten gebaseerde palaeontologie, dat het onmogelijk is de fossielen zonder goed begrip van de levende inktvisschen met vrucht te bestudeeren.

De Cephalopoda dan leven thans in alle Oceananen en zeeën van de wereld, hetzij op den bodem, hetzij vrij zwemmend op al of niet groote diepte. Hoewel zij uiteenlopend van vorm zijn, zijn zij toch steeds gemakkelijk als zoodanig te herkennen. De kop draagt een krans van tentakels om den mond, die van een hoornige snavel, en een radula voorzien kan zijn. Aan de kop vindt men twee, veelal hoogontwikkelde oogen. Het overige lichaam is door een mantel omgeven; in de mantelholte vindt men de kieuwen en monden de darm, de nieren, de geslachtsklieren en eventueele inktklier uit.

Aan de hand van enkele welbekende typen kan ik de groote lijnen

van de systematische indeeling van de recente Cephalopoda met U bespreken

Tetrabranchiata (4 kieuwen)

Nautiloidea

Nautilus leeft op 400-700 meter diepte in de Indische en Pacificische Oceaan. De schelp is een hydrostatisch apparaat: leeg schelpen drijven. Ongeveer 90 tentakels, kaken krachtig, ten deele verkalkt.

Dibranchiata

Decacera

Teuthoidea

Loligo, bijlinktvisch, ook aan onze kust, komt er iederen zomer eieren leggen. De schelp (gladius) bij uitzondering op het strand vaker de eiertrossen.

Sepioidea

Sepia, zee kat, komt ook iederen zomer bij ons. Zeeschuim algemeen op het strand.

Spirula leeft in de diepzee. Inwendige gekamerede schelp, komt boven drijven, algemeen aan tropische en subtropische stranden.

Octopoda

Octopus, geen schelp, inlandsch, maar zeldzaam, niet ieder jaar.

Argonauta, ♂ met gewonden schelp, afgescheiden door een paar armen, dient om eieren in te bewaren; dwerg ♂.

U ziet, de 5 typen van schelpen, die ik U als voorbeelden noemde, zijn zeer uiteenlopend en moeilijk als "variëaties op eenzelfde thema" te verstaan. De beide uitwendige schelpen, van Nautilus en van Argonauta hebben nog eenige onderlinge gelijkenis doordat zij beide spiraalsgewijs zijn gewonden. Toch is hun bouw overigens zeer verschillend en de ontstaanswijze van de schelp van Argonauta, als afscheidingsproduct van twee armen, bewijst dat we hier niet van een echte schelp mogen spreken. Groot is ook het verschil tusschen de inwendige schelpen van Sepia en Loligo, en de inwendige schelp van Spirula doet nog eerder aan Nautilus denken dan aan de naaste, levende verwant Sepia.

Laat ik thans overgaan tot de bespreking van de voornaamste typen van fossiele inktvisschen.

Tetrabranchiata: De oudste Cephalopoda, die wij kennen, zijn van het Orthoceras type. Zij behooren tot het geslacht Orthoceras en verwante genera, en zijn bekend van het Cambrium tot het Trias. De schelp is kegelvormig, op doorsnee ziet men, dat zij gekamerd is en dat de kamers verbonden zijn door een siphon. Dat herinnert aan Nautilus, en algemeen wordt ook aangenomen, dat de Nautilidae uit Orthoceras-achtige voorouders zijn ontstaan, doordat de schelp werd opgevoerd. Hoe de bewoners der Orthoceras-schelpen er uit hebben gezien, weet men niet. De schelp zal waarschijnlijk als bij Nautilus als hydrostatisch apparaat hebben gediend en men kan zich niet anders voorstellen dan dat zij dan met den mond naar beneden in het water moet hebben gezweefd of gedreven.

Nautilidae, met schelpen als Nautilus of zeer daarop gelijkend, leven sinds het Siluur op aarde. De bouw van de schelp heeft zich in dien tijd niet principieel gewijzigd, wel zijn verscheidene geslachten en ettelijke soorten beschreven.

Bij de Nautiloidea sluit zich de uitgestorven groep der Ammonoidea aan. Dat zijn de welbekende ammonieten. Zij bezitten eveneens een gekamerede spiraalsgewijs gewonden schelp, terwijl de tusschen-schotten doorboord zijn om de siphon door te laten. Zij leefden van

Devoon tot midden Krijt en zijn vooral in het Mesozoicum door duizenden / vertegenwoordigd, waaronder belangrijke gidsfossielen. Zij verschillen van de Nautiloidea doordat de oppervlakte van de schelp meestal rijker met ribbels en knobbels versierd is, doordat de tusschenschotten volgens een ingewikkeldere, soms zelfs zeer ingewikkelde "sutuurlijn" aan den wand van de schelp grenzen en doordat de siphon niet in het midden, maar meer naar de buitenzijde verloopt.

Sommige soorten waren in het bezit van een parig sluitstuk voor de schelp, de zg. aptychen, die langen tijd een groot probleem in de palaeontologie hebben gevormd. Aptychen en ammonieten vindt men n.l. dikwijls in verschillende afzettingen en daarom is er aan getwijfeld of ze wel bijeen behooren. Daar na het afsterven van het dier de ammoniet met zijn luchtkamers dreef, terwijl de aptychen op den bodem van de zee zonken, laat het zich hooren, dat zij veelal op verschillende plaats fossiliseerden. Tegenwoordig is men dan ook wel overtuigd, dat ze bijeen behooren. In de oude catalogus van Taylor staan de aptychen echter nog als Cirripedia, dus als verwanten van onze eendenmossels (Lepas) geboekt, met de schelpstukken van welke zij inderdaad overeenkomst vertoonen.

Van de bewoners der Ammonieten is wederom niets bekend. Wij rekenen ze wegens de gelijkenis met Nautilus maar tot de Tetrabranchiata maar zijn natuurlijk over het aantal kieuwen en andere belangrijke kenmerken niet ingelicht. Het eenige, dat behalve schelpen en aptychen bekend is geworden, is een spoor in de lithographische kalk van Solenhofen, dat aan een ammoniet is toegeschreven, waarvoor veel argumenten konden worden aangebracht. Ik zal U van dit spoor een plaatje laten zien.

Ik wil bij de Tetrabranchiata niet langer stilstaan, maar overgaan tot de bespreking van de tweekieuwigen, en natuurlijk beginnen met de behandeling der tienarmigen of Decacera. Deze groep is beter bekend onder den naam Decapoda, welke naam daaraan door Leach in 1818 werd gegeven. Daar Latreille echter al eerder de groote groep van schaaldieren, die zich op of althans door middel van 10 pooten voortbewegen, en waartoe o.a. de krabben, kreeften en garnalen gerekend worden, met dezen naam had aangeduid, doen we beter voor deze inktvisschen Blainvillie's lateren naam Decacera te gebruiken. Winkworth heeft in 1932 nog, ter wille van de uniformiteit, de namen Decembranchiata en Octobranchiata voor de tien- en achtarmige inktvisschen voorgesteld, maar naar hij mij onlangs schreef, is hij thans hierop teruggekomen.

De tienarmigen zijn het eerst op aarde verschenen inde gedaante van dieren, waarvan een deel van de schelp algemeen bekend is als belemnieten. Ook aan Nederlanders, die wel fossielen in het Krijt van Zuid-Limburg hebben gezocht, zijn deze niet vreemd. De Belemnoida leefden van Trias tot Eoceen. Zij zijn voor een goed begrip van den samenhang van uiteenlopende schelp-typen bij de Cephalopoda zeer belangrijk, om welke reden ik ze iets nauwkeuriger wil behandelen dan met andere groepen geschied is.

De eigenlijke belemniet vormt maar een deel van de schelp, die slechts zelden volledig wordt aangetroffen, en dan bestaat uit drie deelen: rostrum, phragmocoen en proostracum. Het rostrum is wat wij als belemniet kennen: een massief, cilindervormig, aan één zijde puntig, aan de andere zijde kegelvormig uitgehold lichaam. Deze uit-holling, de alveole, bevat de phragmocoen, die den vorm heeft van een peperhuis en gekamerd is, terwijl de wanden van de tusschenschotten van de kamers doorboord zijn. Aan de rugzijde is de wand van de phragmocoen verlengd in een dunne, lange, iets gewelfde plaat: het proostracum.

Uit diepgaand onderzoek van de schelp der Belemnoida is gebleken, hoe zij door het dier is opgebouwd. Men kan aan de volledige schelp drie groepen van lagen onderscheiden, die architheca, endotheca en amphitheca zijn genoemd. Ik kan U hun ligging het beste door een teekening van de doorsnee laten zien. Tot de architheca behoort o.a.

de eerste aanleg van de schelp. Zij is bij de volgroeide schelp kegelvormig, met aan de rugzijde een verlenging overeenkomend met het proostracum. De endotheca is door den mantel van het dier hier binnentegenaan afgezet tot haar behooren de kamers en de buizen voor de siphe. De architheca is gegroeid door afzetting van nieuwe schelpsubstantie aan den rand van de bestaande schelp. De groei van archi- en endotheca samen komt overeen met de groei van de uitwendige schelp van Nautilus. De amphitheca echter, die praktisch overeenkomt met het rostrum, is aan de buitenzijde tegen de architheca afgezet. Hieruit blijkt, dat de Belemnoidea een inwendige schelp bezaten. Aan een schelp, die in principe met de uitwendige schelp van Nautilus, of liever nog van Orthoceras overeenkomt, is nu het rostrum als nieuw deel toegevoegd.

Soms vindt men bij proostracum en phragmocoön nog resten van het belemnietendier, waarin dan meestal de inktzak te herkennen is, en soms dubbele rijen van kleine haken de laatste overblijfselen van de armen vertegenwoordigen. Deze waren n.l., zooals ook bij enkele recente soorten voorkomt, niet met zuignappen, doch met haakjes van een hoornigen stof bezet.

Lang heeft men gedacht, dat de belemnieten slechts 8 armen bezaten, maar er zijn enkele exemplaren bekend, waarbij duidelijk 10 dubbele haakjesrijen te tellen zijn, en dus ligt het voor de hand te veronderstellen, dat, waar men minder van zulke rijen telt, niet alle armen bewaard zijn gebleven. Dikwijls worden de armen alleen gevonden, zonder dat verder veel van het dier en zijn schelp bewaard is gebleven. Het rostrum, zoo belangrijk voor de soortonderscheiding, is bij deze resten steeds afwezig. Toch blijken zulke exemplaren uit den vorm van de haakjes op de armen tot verschillende soorten te behoren. Men heeft deze beschreven als verschillende soorten van het geslacht Acanthoteuthis. De bijbehorende rostra zijn waarschijnlijk ook wel bekend en benoemd, doch men weet niet, welk rostrum bij welke armen hoort en werkt hier dus met een dubbele systematiek. Slechts voor één soort, de bekende Acanthoteuthis speciosa M u n s t e r, is het vrij zeker, dat zij dezelfde is als waarvan het rostrum als Hibolites semisulcatus M u n s t e r is beschreven. Voor de andere soorten van Acanthoteuthis moet men het vinden van beter bewaarde exemplaren afwachten om te kunnen zeggen bij welke rostra zij hooren.

Veel is gestreden over de levenswijze der Belemnoidea. J a e c k e l heeft geopperd, dat het vastzittende dieren waren, die met hun zware rostrum in den zandigen of slikkigen bodem van de zee verankerd waren. Tegen deze opvatting zijn vele bedenkingen gerezen, en zij is tegenwoordig geheel verlaten, zonder ooit veel aanhangers geteld te hebben. Men kan trouwens berekenen, dat, wanneer de kamers van de phragmocoön met lucht gevuld waren, dit zeker voldoende was om de zwaarte van het rostrum te compenseeren.

De terpedoachtige vorm der Belemnoidea, zooals die uit enkele beter bewaarde exemplaren blijkt, wijst er wel op, dat het snelle zwemmers waren. Men moet daarbij in gedachte houden, dat de normale bewegingsrichting van inktvisschen achteruit is: zij zwemmen door met kracht water door den trechter uit de mantelholte te stooten. Het rostrum was daarbij een steun in de puntige staart, die bij het zwemmen naar voren stak, daarbij tevens een bescherming voor de kwetsbare dunwandige luchtkamers en een compensatie voor de eenzijdige opwaartsche druk, die deze op het dier moeten hebben uitgeoefend.

Van Acanthoteuthis, dus van een belemniet, is ook een spoor uit de lithographische kalk van Solenhofen bekend. Er is niets naders over de levenswijze van het dier uit af te leiden. Het bestaat uit de symmetrische afdruk van twee armen met hun kenmerkende haakjes.

Inktvisschen, waarmede de thans levende tienarmigen nauwer verwant zijn, kent men eerst in het Mesozoicum. Zij leefden dus al tegelijk met de thans ausgestorven ammonieten en belemnieten. Het zijn fossiele verwanten -- of zoo U wilt: voorvaderen -- van onze pijl-inktvisschen. Hun schelp of gladius bestond uit een hoornachtige substan-

tie. Alleen onder zeer gunstige voorwaarden zijn zij bewaard gebleven. Men kent ze namelijk uit de Lias van Württemberg en Engeland en uit de lithographische kalk van Solenhofen, die tot het Malm wordt gerekend. Deze gladius komt overeen met het proostracum der Belemnoidea, zooals blijkt uit een rudiment van de phragmocoön, dat hij bij sommige soorten aan het achterende draagt.

Ik kan U enkele gladii uit de Lias laten zien. Bij één er van is de inktzak nog duidelijk bewaard. De gewoonste inktvisch van de lithographische steen is Plesiot euthis prisca. Teyler bezit er een fraaie serie van, waarbij exemplaren, waaraan de vorm van het dier met armen, kop en mantel, duidelijk te zien is. De structuur van den stevig gespierden mantel is nog goed bewaard en ook vindt men een inktzak. De heele haibitus van het dier duidt weer den goeden zwemmer aan - te vergelijken met de tegenwoordige Loligo -; de gladius is zeer smal, aan dit feit kan het een belangrijke gewichtsvermindering danken. Andere soorten uit de lithographische kalk zijn bijv. de zeer groote Leptoteuthis gigas, die ik met zijn breede gladius eerder voor een bodembewoner aanzie, en de merkwaardige Kelaeno scutellaris, waarvan hier een uitstekend gewonserveerd exemplaar is tentoongesteld.

Al geven deze resten eenige aanwijzingen, ze zijn natuurlijk nog veel te spaarzaam om daarmee de gehele evolutie der pijlinktvisschen te kunnen reconstrueeren, een groep, die thans in een groot aantal soorten voorkomt. Uit het Krijt zijn slechts enkele Teuthoidea bekend, uit het heele tertiair nog geen enkele!

Wel zijn er uit het tertiair verscheidene vormen, die met Sepia en Spirula verwant zijn, bekend geworden. Zij hebben het verband tusschen deze vormen onderling en met de belemnieten duidelijk gemaakt. Tot mijn spijt kan ik U van deze tusschenvormen slechts één, weinig betekenende soort toonen. Ik wil daarom deze groep niet uitvoerig behandelen, maar volstaan met een paar plaatjes te laten zien: 1) Spirulirostra uit het mioceen van Westfalen. Hier is het verband met de belemnieten in een oogopslag duidelijk. De phragmocoön vertoont een begin van oprolling en men kan zich voorstellen, dat een voortzetting van deze oprolling, gepaard aan reductie van phragmocoön en proostracum tot een type als Spirula heeft geleid; 2) Spirulirostrina uit het mioceen van Italië heeft een schelp, die uit dezelfde deelen bestaat als die van Spirulirostra, maar in andere verhoudingen. Zij is belangrijk voor de interpretatie van Sepia, die men van Spirulirostrina af kan leiden door te denken, dat de schelp aan de buikzijde gereduceerd is (cf. 3) Sepia).

Een exemplaar van Beloptera belemnoidea B l a i n v. uit het Mioceen van Parijs toon ik U hier. Zij is ouder dan de juist besproken fossielen en staat dan ook dicht bij de belemnieten: op doorsnee zou blijken, dat de phragmocoön pas een eerste begin van oprolling vertoont.

Van de fossiele verwanten der achtarmigen tennslotte is nog zoo goed als niets bekend. Wij kennen slechts één, vrijwel volledige, fossiele octopode - uit het Krijt van de Libanon - waarvan zich het eenige exemplaar in het Britsche Museum te Londen bevindt. Daarnaast zijn uit het tertiair enkele zg. schelpen van Argonauta en verwante genera beschreven, o.a. een uit het Mioceen van Sumatra. U zult begrijpen, dat dit te weinig is om veel houvast te geven bij het onderzoek van de geschiedenis van deze groep en haar samenhang met de overige Cephalopoda.

Ik ben hiermede aan het einde van mijn overzicht gekomen, waarbij ik uiteraard alleen kon trachten, U enkele groote lijnen te demonstreeren. Daarbij heb ik er de aandacht op willen vestigen, dat men, uitgaande van de oudst bekende vorm van schelp - het Orthoceras type - alle moderne schelpen hiervan met wat goede wil af kan leiden. Immers eenerzijds kan men zich denken, dat door oprolling uit

Orthoceras het Nautilus-type is ontstaan. De overeenkomsten tusschen Nautilus en de ammonieten zijn zoo talrijk, dat men zijn fantasie niet al te veel geweld behoeft aan te doen om te veronderstellen, dat enkele veranderingen in bouw uit een Nautilide de ammonieten hebben doen ontstaan.

Veronderstelt men anderzijds, dat er Orthoceras achtigen zijn geweest, waarbij de schelp inwendig is geworden, dan zouden uit zulke voorouders de Belemnieten kunnen zijn voortgekomen. Uit Belemnietachtige schelpen zouden door sterke reductie de gladii der Teuthoidea ontstaan kunnen zijn, door oprolling van de phragmocoön, gepaard aan reductie: Spirula, en door reductie in weer een andere richting Sepia.

Daarmee is de gang van de evolutie dan vastgesteld, behalve wat de Octopoda betreft, waarvan te weinig resten gevonden zijn om zulke perspectieven te openen.

Wij moeten bij zulke speculaties echter wel in het oog houden, hoe wij hier alleen maar schelpen van schelpen laten "afstammen", terwijl in werkelijkheid natuurlijk Cephalopoda van Cephalopoda zijn afge-stand. Leerzaam is het geval van Argonauta. Stel eens, dat deze vorm alleen fossiel bekend was. Hoe onwaarschijnlijk is het, dat wij dan zouden weten, of zelfs, dat ooit één scherzinnig onderzoeker tot de veronderstelling zou zijn gekomen, dat wij hier met een afscheidingsproduct van een paar armen van een Octopode te maken hebben, dat dient om de eieren te beschermen! Waarschijnlijk zou Argonauta niet tot de Cephalopoda worden gerekend. Uit de zeer dunne schelp zou men kunnen omaken, dat het een vrijzwemmend organisme was geweest, en misschien zou men het in de handboeken wel met een vraagteken bij de Heteropoda, een groep vrijzwemmende zeeslakken, kunnen vinden.

Zulk een voorbeeld maant tot voorzichtigheid met interpretaties. Zoolang echter geen feiten zijn bekend geworden, die in strijd zijn met de veronderstelling, dat de gang van de evolutie geweest is, zooals ik U uiteen heb gezet, lijkt dit de minst gewrongen synthese van de gevonden feiten. Men houde daarbij echter in het oog, dat nieuwe vondsten ons wellicht in de toekomst zullen dwingen onze opvattingen te herzien.