

Rijksuniversiteit Gent
Faculteit der Wetenschappen
Academiejaar 1988-1989

Revisie van de Monocelididae Hofsten, 1907 (Platyhelminthes)

Deel I, II en III : tekst en tabellen

door
Paul M. Martens

Verhandeling voorgelegd tot het
behalen van de graad van Doctor in
de Wetenschappen groep dierkunde

Promotors : **Prof. Dr. A. Coomans**
Laboratorium voor Morfologie
en Systematiek der Dieren
Rijksuniversiteit Gent

Prof. Dr. E. Schockaert
Onderzoeksgroep Dierkunde
Limburgs Universitair Centrum
Diepenbeek

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

6035

Rijksuniversiteit Gent
Faculteit der Wetenschappen
Academiejaar 1988-1989

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

Revisie van de Monocelididae Hofsten, 1907 (Platyhelminthes)

Deel I, II en III : tekst en tabellen

door
Paul M. Martens

Verhandeling voorgelegd tot het
behalen van de graad van Doctor in
de Wetenschappen groep dierkunde

Promotors : **Prof. Dr. A. Coomans**
Laboratorium voor Morfologie
en Systematiek der Dieren
Rijksuniversiteit Gent

Prof. Dr. E. Schockaert
Onderzoeksgroep Dierkunde
Limburgs Universitair Centrum
Diepenbeek

*We zien de zaken niet zoals ze zijn,
we zien ze zoals we zijn*

(chinese spreuk)

Voorwoord

Bij het voorleggen van dit proefschrift heb ik allereerst de aangename taak om talrijke personen te danken voor de steun die ik gekregen heb bij het tot stand komen van dit werk.

De promotoren Prof. Dr. A. Coomans en in het bijzonder Prof. Dr. E. Schockaert dank ik voor de begeleiding bij dit onderzoek. Hierbij gepaard gingen talrijke verhelderende discussies. Ik dank hen voor het kritisch lezen van het manuscript waarvoor ik tevens Dr. L. Snoeckx en Drs. A. De Vocht wens te bedanken.

Dr. M. Curini-Galletti dank ik van harte voor de stimulerende samenwerking waardoor dit proefschrift een bijkomende komponent kreeg en voor zijn accuraatheid bij het verwerken van onze resultaten.

Dr. P. Van Oostveldt en de medewerkers van het Laboratorium voor Biochemie, Landbouwfaculteit Gent, dank ik voor de hulp tijdens de DNA-metingen.

Ik dank Prof. Dr. P. Ax, Dr. N. Gourbault, Dr. T.G. Karling, Dr. U. Noldt, Dr. B. Sopott en Dr. Tajika voor het toezenden van typemateriaal.

Mijn dank gaat eveneens naar Prof. Dr. M.B.D. Burt, Prof. Dr. V. Gremigni, Dr. M. Curini-Galletti, Dr. K. Reiser, Dr. J. Van der land voor het vriendelijk onthaal tijdens de verschillende verblijven in het buitenland. In het bijzonder dank ik Dr. Bay en Mevr. Bay voor hun uitermate gastvrijheid tijdens de vele verblijven in Calvi.

De medewerkers van de onderzoeksgroep dierkunde dank ik voor de hulp bij talrijke grote en kleine problemen; in het bijzonder Els Martens en Alain De Vocht maar ook Philippe Jouk, Patrick Reygel, Lydie Grosemans en Els Plaum.

Hilde Zurings, Mieke Dylst, Martine Connie Wijnants en Chris Maessen, hartelijk dank voor het omvangrijk secretariaatswerk gedurende het onderzoek en voor het keurig tikken van de tabellen en referenties.

Mijn bijzondere dank gaat ook naar Magda Ieven en Marc Withofs voor het zorgvuldig afwerken van de platen, het tekenen van de idiogrammen en de grafieken en het afdrukken van de foto's.

Naast mijn direkte onderzoeksomgeving waren er talrijke mensen, waaronder collega's uit de diverse scholen waar ik les geef, mijn familie en in het bijzonder mijn ouders, die mij gedurende het onderzoek stimuleerden door hun interesse en bezorgdheid. Hiervoor mijn oprechte dank.

Tenslotte ben ik aan één persoon meer verschuldigd dan dankwoorden. Haar voortdurende praktische steun bij het onderzoek en de publicaties, haar eeuwig geduld bij de talrijke buitenlandse verblijven, het avond-, zaterdag- en zondagwerk bracht dit proefschrift tot stand. Monique, wij hebben dit samen voltooid.

Hasselt, 24 september 1988

Inhoudstafel

Inhoudstafel	1
Samenvatting	5
Inleiding	9
Deel I : Systematisch overzicht	16
Familie Monocelididae Hofsten, 1907	18
Diagnose	18
Determinatiesleutel voor de subfamilies	19
Subfamilie Monocelidinae Midelburg, 1908	20
Diagnose	20
Sleutel voor de genera	21
Genus <i>Monocelis</i> Ehrenberg, 1831	21
Genus <i>Necia</i> Marcus, 1950	28
Genus <i>Sabazius</i> Marcus, 1954	29
Genus <i>Pseudomonocelis</i> Meixner, 1943	29
Bespreking van de subfamilie	35
Subfamilie Minoninae Karling, 1978	36
Diagnose	36
Sleutel voor de genera	37
Genus <i>Minona</i> Marcus, 1946	37
Genus <i>Premionona</i> Karling, 1966	42
Genus <i>Peraclistus</i> Steinböck, 1932	42
Genus <i>Ectocotylo</i> Hyman, 1944	43
Genus <i>Duplominona</i> Karling, 1966	44
Genus <i>Pseudominona</i> Karling, 1978	58
Genus <i>Duploperaclistus</i> Martens, 1983	58
Bespreking van de subfamilie	62

Subfamilie Promonotinae Marcus, 19491	64
Diagnose	64
Sleutel voor de genera	65
Genus <i>Paramonotus</i> Meixner, 1938	65
Genus <i>Promonotus</i> Beklemischev, 1927	66
Subfamilie Archiloinae subfam.n.	79
Diagnose	79
Sleutel voor de genera	80
Genus <i>Mesoda</i> Marcus, 1949	80
Genus <i>Archilina</i> Ax, 1959	82
Genus <i>Inaloa</i> gen.n.	92
Genus <i>Archiloa</i> de Beauchamps, 1910	96
Genus <i>Monocelopsis</i> Ax, 1951	99
Genus <i>Archilopsis</i> Meixner, 1938	101
Bespreking van de Subfamilie	109
Subfamilie Boreocelidinae subfam. n.	110
Diagnose	110
Genus <i>Boreocelis</i> Westblad, 1952	111
Bespreking van het genus en de subfamilie	117
Familie Archimonocelididae Meixner, 1983 grad.n.	120
Diagnose	120
Subfamilie Archimonocelidinae Meixner, 1938	121
Diagnose	121
Sleutel voor de genera	121
Genus <i>Archimonocelis</i> Meixner, 1938	121
Genus <i>Meidiama</i> Marcus, 1946	133
Subfamilie Calviriinae subfam.n.	135
Diagnose	135
Sleutel voor de genera	135
Genus <i>Calvira</i> gen.n.	136
Genus <i>Asilomaria</i> Karling, 1966	140
Bespreking van de familie Archimonocelididae	141
Deel II : Karyologie en DNA-metingen	143
1. Inleiding	143
2. Materiaal en methoden	145
2.1. Het verzamelen van materiaal	145
2.2. Karyotypering	145
2.3. DNA-metingen	147

3. Resultaten en discussie	148
3.1. Karyologie	148
3.1.1. Monocelididae	149
3.1.2. Non-Monocelididae	158
3.2. DNA-metingen	163
3.3. Beschouwingen omtrent polyploidie	165
3.4. Ecologie en karyologie	168
3.4.1. Monocelididae	168
3.4.2. Non-Monocelididae	170
Deel III : Kenmerkenbespreking en fylogenetische conclusies	171
1. Inleiding	171
2. Kenmerkenbespreking	172
2.1. Habitus	172
2.2. Epidermis en geassocieerde structuren	173
2.2.1. Epidermis	173
2.2.2. Ciliatie	174
2.2.3. Klieren verbonden met de epidermis	175
2.2.3.1. Rhabdieten, rhamnieten en rhabdoid-klieren	175
2.2.3.2. Subepidermale vesiculae	178
2.2.3.3. Frontaalklieren	178
2.2.3.4. Kitklieren	178
2.2.3.5. Kleefpapillen	179
2.2.4. Cnidosacs	179
2.3. Lichaamsspieren	180
2.4. Zenuwstelsel en zintuigen	180
2.4.1. Zenuwstelsel	181
2.4.2. Ciliaire receptoren	181
2.4.3. Statocyst	182
2.4.4. Ogen	183
2.5. Protonefridia	184
2.6. Spijsverteringsstelsel	185
2.7. Voortplantingsstelsel	189
2.7.1. Mannelijk voortplantingsstelsel	189
2.7.1.1. Testes en vasa deferentia	189
2.7.1.2. Copulatieorgaan	190
2.7.1.2.1. Monocelididae	190
2.7.1.2.2. Archimonocelididae	193

2.7.1.3. Accessorisch glandulair orgaan of prostatoid	194
2.7.1.4. Harde structuren	194
2.7.2. Vrouwelijk voortplantingsstelsel	196
2.7.2.1. Ovaria en vitellaria	196
2.7.2.2. Vrouwelijk genitaal kanaal en vrouwelijke porus	197
2.7.2.3. Vagina en bursa	199
2.7.2.4. Vrouwelijke klieren en eieren	203
3. Verwantschapscladogrammen	206
3.1. Cladogram voor de belangrijkste Proseriata-taxa	206
3.2. Cladogram voor de Archimonocelididae	207
3.3. Cladogram voor de subfamilies van de Monocelididae	208
3.4. Cladogram voor de Archiloinae	210
3.5. Cladogram voor het genus <i>Archilopsis</i>	212
4. Systematische positie van de niet besproken digono- poride Proseriata	213
4.1. <i>Otomesostoma auditivum</i> (Plessis, 1874)	213
4.2. <i>Digonobotrium inerme</i> Palombi, 1926	214
4.3. <i>Monotoplana</i> Meixner, 1938	214
Summary	216
Appendix 1 : Tabellen bij deel I	220
Appendix 2 : Tabellen bij deel II	231
Literatuur	246

Samenvatting

Deze studie omvat een revisie van de digonoporide lithophore Proseriata wat overeenkomt met de Monocelididae sensu Karling (1966a) en is gebaseerd op morfologisch en karyologisch onderzoek. Het morfologisch onderzoek steunt zowel op levende observaties als op studie van totopreparaten en coupe-materiaal. In totaal werd het voortplantingsstelsel van dertig soorten gereconstrueerd vertrekkende vanuit serie coupes. Het karyologisch onderzoek omvat voornamelijk α en β karyologie. De morfologische en karyologische elementen werden tevens aangewend voor een fylogenetische analyse en het nieuw voorgesteld systeem geeft de genealogische verwantschappen weer.

Sinds de aanvang van onze studie is het aantal soorten toegenomen van 81 tot 133 waarvan 41 door ons werden toegevoegd. In het systematisch deel wordt op gedeeltelijk monografische wijze de groep behandeld. De familie Monocelididae sensu Karling (1966a) wordt gesplitst in de Monocelididae Hofsten, 1907 met vijf subfamilies waarvan twee nieuw en één terug geïntroduceerd en de familie Archimonocelididae Meixner, 1938 grad.n. met twee subfamilies waarvan één nieuw en één terug geïntroduceerd. Drie nieuwe genera worden toegevoegd, het genus *Pistrix* Marcus, 1951 wordt gesynonymiseerd met *Mesoda* Marcus, 1949. Naast de 41 door ons beschreven nieuwe soorten worden 7 soorten herbeschreven en voor 12 soorten worden er aanvullingen verschaft. De meeste van deze soorten waren tot op heden uitsluitend gekend van de oorspronkelijke beschrijving. Voor 12 species is de taxonomische positie gewijzigd (genus niveau) waarbij één soort terug is geïntroduceerd.

Volgend systeem wordt voorgesteld :

- Monocelididae Hofsten, 1907
 - Monocelidinae Midelburg, 1908
 - Monocelis* Ehrenberg, 1831
 - Pseudomonocelis* Meixner, 1943
 - Necia* Marcus, 1950
 - Sabazius* Marcus, 1954
 - Minoninae Karling, 1978
 - Peraclistus* Steinböck, 1932
 - Ectocotylo* Hyman, 1944
 - Minona* Marcus, 1946
 - Duplominona* Karling, 1966
 - Premionona* Karling, 1966
 - Pseudominona* Karling, 1978
 - Duploperaclistus* Martens, 1983
 - Promonotinae Marcus, 1949
 - Promonotus* Beklemishev, 1927
 - Paramonotus* Meixner, 1938
 - Archiloinae subfam.n.
 - Archiloea* de Beauchamp, 1910
 - Archilopsis* Meixner, 1938
 - Mesoda* Marcus, 1949
 - Monocelopsis* Ax, 1951
 - Archilina* Ax, 1959
 - Inaloea* gen.n.
 - Boreocelidinae subfam.n.
 - Boreocelis* Westblad, 1952
 - Archimonocelidinae Meixner, 1938 grad.n.
 - Archimonocelidinae Meixner, 1938
 - Archimonocelis* Meixner, 1938
 - Meidiama* Marcus, 1946
 - Calviriinae subfam.n.
 - Asilomaria* Karling, 1966
 - Calviria* gen.n.

De door ons doorgevoerde wijzigingen en nieuw beschreven soorten tijdens het onderzoek zijn :

- Monocelis longistyla* sp.n. in Martens & Curini-Galletti 1987
- Monocelis pictocephala* sp.n.
- Monocelis dioculata* sp.n.
- Monocelis isabella* sp.n.
- Pseudomonocelis cavernicola* sp.n. in Schockaert & Martens 1987
- Pseudomonocelis pardii* sp.n. in Schockaert & Martens 1987
- Peraclistus stimula* (Ax & Ax, 1977) comb.n. in Martens 1983
 - syn. *Minona stimula* Ax & Ax, 1977
- Minona degadti* sp.n. in Martens, 1983
- Minona hastata* sp.n.
- Minona indonesiana* sp.n.
- Duplominona septentrionalis* sp.n. in Martens 1983
- Duplominona paucispina* sp.n. in Martens 1984a
- Duplominona corsicana* sp.n. in Martens 1984a
- Duplominona longicirrus* sp.n. in Martens 1984a
- Duplominona axi* sp.n.
- Duplominona celtica* sp.n.
- Duplominona ensigera* sp.n.
- Duplominona makassarensis* sp.n.
- Duplominona muslimini* sp.n.
- Duplominona samalonae* sp.n.
- Duplominona sulawesiensis* sp.n.
- Duplominona amnica* (Ball & Hay, 1977) comb.n. in Martens 1983
 - syn. *Minona amnica* Ball & Hay, 1977
- Duploperaclistus circocirrus* sp.n. gen.n. in Martens 1983
- Duploperaclistus garudae* sp.n.
- Duploperaclistus westbladi* (Karling, 1966) comb.n. in Martens 1983
 - syn. *Duplominona westbladi* Karling, 1966

Promonotus wilsoni (Stirewalt, Kepner & Ferguson, 1940) comb.n.
 syn. *Archiloa wilsoni* Stirewalt, Kepner & Ferguson, 1940
Promonotus sphaerobursa sp.n.
Promonotus priapuliformis sp.n.
Mesoda thelura (Marcus, 1951) comb.n.
 syn. *Pistrix thelura* Marcus, 1951
Archilina subtilis (Karling, Mac-Fira & Dörjes, 1972) comb.n.
 syn. *Archiloa subtilis* Karling, Mac-Fira & Dörjes, 1972
Archilina papillosa (Ax & Ax, 1977) comb.n.
 syn. *Archiloa papillosa* Ax & Ax, 1977
Archilina brachycirrus sp.n.
Archilina deceptrix sp.n.
Archilina etrusca sp.n.
Archilina vanderlandi sp.n.
Inaloe anguicirrus sp.n. gen.n.
Inaloe cirrifera (Meixner, 1943) comb.n.
 syn. *Monocelis cirrifera* Meixner, 1943
Inaloe scalopura (Marcus, 1949) comb.n.
 syn. *Archiloa scalopura* Marcus, 1949
Inaloe juliae (Tajika, 1982) comb.n.
 syn. *Archiloa juliae* Tajika, 1982
Monocelopsis septentrionalis (Sopott, 1972) comb.n.
 syn. *Mesoda septentrionalis* Sopott, 1972
Archilopsis spinosa (Jensen, 1878) comb.n. in Martens et al. 1988
 syn. *Monocelis spinosa* Jensen, 1878
Archilopsis arenaria sp.n. in Martens et al. 1988
Archilopsis marifuga sp.n. in Martens et al. 1988
Boreocelis karlingi sp.n.
Boreocelis noldti sp.n.
Boreocelis styliphora sp.n.
Archimonocelis oostendensis sp.n. in Martens & Schockaert, 1981
Archimonocelis exachroma sp.n.
Archimonocelis hasanuddin sp.n.
Archimonocelis keke sp.n.
Archimonocelis staresoi sp.n.
Calviria solaris sp.n. gen.n.
Calviria sublitoralis sp.n. gen.n.

Zowel beide families als alle subfamilies en bijna alle genera zijn monofyletisch. Zelfs indien de genera niet monofyletisch zijn vormen ze homogene taxa die goed te onderscheiden zijn van de andere. Voor de twee subfamilies - Minoninae en Archiloinae - met meer dan twee niet-monotypische genera zijn alleen de fylogenetische relaties uitgewerkt voor de Archiloinae. Binnen de Minoninae wordt dit belemmerd door de homoplasie van de gebruikte kenmerken. Gezien het groot aantal wijzigingen in deze revisie was het noodzakelijk verbeterde of nieuwe diagnoses te geven voor beide families, alle subfamilies en de meeste genera.

De fylogenetische relatie van de Monocelididae en de Archimonocelididae met de andere Proseriata taxa werd nagegaan. Binnen de Proseriata worden twee zustertaxa onderscheiden nl. de Monocelididae en de Paramonocelida taxon.n. Binnen de Paramonocelida vormen de Archimonocelididae + Unguiphora het zustertaxon van de Otoplanidae + Coelogynoporidae. Deze hypothese is tegenstrijdig met deze van Sopott-Ehlers (1985).

Het karyotype van 71 Proseriata werd onderzocht. Deze gegevens worden onderworpen aan een fylogenetische analyse, hetgeen tot heden nooit is gebeurd voor een hoger taxon bij lagere invertebraten. Door "in- en outgroup comparison" wordt een karyotype gereconstrueerd voor de stamsoort van de Proseriata. Dit karyotype ($n=3$) bestaat uit een groot metacentrisch chromosoom, een metacentrisch chromosoom met gemiddelde lengte en een klein chromosoom waarvan de centromerische indices niet achterhaald kan worden. Vanuit dit basiskaryotype evolueerde (1) een karyotype dat aan de basis ligt van de Monocelididae en weinig of niet verschillend is (het derde chromosoom is acrocentrisch) en (2) een karyotype dat aan de basis ligt van de Paramonocelida en dat door polyploidie zou ontstaan zijn. De hypothese van polyploidisatie als speciatiemechanisme voor de stamsoort van de Paramonocelida werd ondersteund door digitale scanning-cytofotometrische DNA-metingen.

Binnen de Monocelididae leidde de karyologische analyse tot het onderkennen van talrijke speciatiemechanismen. Aan de basis van de subfamilie Monocelidinae ligt een translocatie van het eerste naar het derde chromosoom bij het basiskaryotype. Binnen de andere subfamilies wordt het Monocelididae basiskaryotype teruggevonden. Binnen de verschillende subfamilies kunnen verschillende mechanismen zoals Robertsoniaanse mechanismen, translocaties, pericentrische inversies en genoomgroei of genoomreducties gedetecteerd worden als speciatiemechanismen voor de stamsoorten van genera of voor afzonderlijke species.

Inleiding

Platyhelminthes - een later correct synoniem (Hyman 1951) van : *Platyelmia* Vogt, 1851; *Platyelminthes* Gegenbaur, 1859 en *Plathelminthes* Schneider, 1873 - zijn bilateraal symmetrische acoelomaten, zonder permanente anus, circulatorisch en respiratorisch systeem, met protonefridia en een mesenchym dat de ruimte tussen de organen opvult. Ze zijn doorgaans hermafrodit en bezitten een voortplantingsstelsel dat tot de meest variabele en complexe moet gerekend worden in het dierenrijk. Ze vormen een natuurlijke groep (Ax 1984, 1985; Ehlers 1985a, 1985b, 1986) waarvan de vertegenwoordigers zich aan een groot aantal verschillende habitaten hebben aangepast zowel vrijlevend als parasitair bij zowel invertebraten als vertebraten. De vrijlevende *Platyhelminthes* of "*Turbellaria*" vormen een parafyletisch taxon (Ehlers 1985a) en zijn voornamelijk interstitiële mariene organismen, doch verschillende taxa hebben vertegenwoordigers in het plankton, perifyton, epibenthos en in brak- en zoetwaterhabitaten. Hun ecologische belangrijkheid in het meiobenthos is lange tijd onderschat geweest en is recent in het daglicht gekomen (Martens & Schockaert 1986; Reiser 1988 in press). Dit heeft onder andere te maken met het "soft-bodied" karakter waardoor *Turbellaria* levend moeten bestudeerd worden.

Tijdens een faunistisch en ecologisch onderzoek naar de "*Turbellaria*" van de baai van Calvi (Corsica) van maart 1983 tot april 1984 hebben wij meer dan 300 species aangetroffen in een twintigtal regelmatig bemonsterde localiteiten. Ongeveer 150 species zijn nieuw voor de wetenschap. Binnen de Proseriata, en voornamelijk bij de Monocelididae, waren niet alleen het groot aantal nieuwe soorten, een belemmering voor het ecologisch onderzoek maar ook een aantal taxonomische problemen bij de reeds gekende soorten (zie later). Daarom werd midden 1983 besloten het accent van dit onderzoek

te verschuiven en de systematische component ervan te vergroten. Dankzij verschillende andere wetenschappelijke zendingen in 1984 en 1985 (o.a. Italië, Indonesië, Duitsland en Canada) waren we in de mogelijkheid om nog meer materiaal te verzamelen waardoor het aantal taxonomische problemen eerder groter werd zodat we ons voor dit proefschrift uiteindelijk beperkt hebben tot een revisie van de Monocelididae *sensu* Karling (1966a) : de digonoporidae lithophore (dit is met statocyst) Proseriata. Dit betekent dat voorliggend werk maar een deel van onze onderzoeksactiviteit weergeeft. Voor informatie betreffende de andere onderzoeksthema's zie o.a. Martens 1984a; Martens et al. 1985; Martens & Schockaert 1985, 1986; Jouk et al. 1988; Schockaert & Martens 1985.

Gelijktijdig met het verschuiven van onze interesse naar de systematiek bij de Proseriata ontstond er een intense samenwerking met de "karyologen" van de Universiteit van Pisa (Italië), in het bijzonder met Dr. M. Curini-Galletti. Naast onze morfologische gegevens verwierven we door dit onderzoek een groot aantal karyologische gegevens die van groot belang bleken te zijn bij het opstellen van een fylogenetisch systeem voor de Proseriata en in het bijzonder voor de Monocelididae Hofsten, 1907 en de Archimonocelididae Meixner, 1938 grad.n..

Proseriata en in het bijzonder de Monocelididae zijn belangrijke taxa. Niet alleen omwille van het groot aantal gekende soorten doch ook omdat de familie cosmopolitisch is en vertegenwoordigers heeft in bijna alle mogelijke habitaten : zowel sub-, supra- als litoraal in alle mogelijke sedimenten, epibenthisch of perifytonisch in zout, brak of zoet water, vrijlevend of parasitair. Geen enkele andere familie binnen de Platyhelminthes heeft zulke adaptieve radiatie ondergaan. Voor een aantal Monocelididae-soorten (maar ook nog andere Proseriata) is geweten dat zij de belangrijkste meiofaunacomponent zijn in hun respectievelijke biotopen (zie Martens en Schockaert 1986). Niettegenstaande zijn de Monocelididae weinig bestudeerd mogelijks omdat de organismen eerder een eenvoudige en weinig opvallende organisatie hebben met geen of weinig gedifferentieerde harde structuren. Door gebrek aan duidelijke kenmerken wordt het onderscheiden en beschrijven sterk bemoeilijkt waardoor het aantal taxonomische problemen groot is. Zo zijn vele soorten slechts éénmaal gerapporteerd en aldus uitsluitend gekend van hun - dikwijls summiere - oorspronkelijke beschrijving. Identificatie is in een aantal gevallen slechts mogelijk nadat levend materiaal van de typelocaliteit wordt geobserveerd. Daarom hebben we voor een aantal soorten geprobeerd levend

materiaal te bekomen van de typelocaliteit en worden verschillende soorten herbeschreven of worden er minstens betere diagnostische gegevens toegevoegd aan de oorspronkelijke beschrijving. Dat de studie van de Monocelididae in het verleden gepaard ging met een groot aantal taxonomische problemen blijkt reeds uit de taxonomische evolutie van de groep die hierna in het kort wordt geschetst.

In 1774 beschreef Müller *Fasciola lineata*, in 1776 werd deze soort door hemzelf overgebracht naar het genus *Planaria*. Voor deze soort voegde Ehrenberg (1831) het genus *Monocelis* in. Nadat het duidelijk werd dat het niet een onpaar oog betrof maar een statocyst liet Diesing (1862) de genusnaam *Monocelis* vallen en voerde drie nieuwe genusnamen in nl. *Monops* (familie Otophora), *Monotus* en *Celidotis* (beide in de familie Celidotidae). In het genus *Monops* bracht hij uitsluitend lithophore Proseriata onder, terwijl in de twee andere genera zowel Acoela als lithophore Proseriata werden ondergebracht. In 1882 bracht Graff de lithophore soorten met een farynx van het plicatus type samen in de familie Monotida Graff, 1882. Binnen de familie onderscheidde Graff (op basis van een foutieve interpretatie van de geslachtsopeningen) twee verschillende genera nl. *Monotus* Diesing, 1862 en een nieuw genus *Automolus* Graff, 1882.

In 1905 stelde Graff een nieuw systeem voor doch het manuscript werd pas later gepubliceerd in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs (1904/08). In dit omvangrijke werk dat in verschillende fasen tot stand kwam, heeft hij reeds zijn eigen systeem aangepast. Uiteindelijk beschrijft Graff (1907/1908) in de suborde Alloecoela o.a. de sectie Crossocoela waarin alle lithophora Proseriata werden ondergebracht in twee verschillende families nl. de Monocelididae en de Otoplanidae Hallez, 1892 en de sectie Cyclocoela met één familie nl. de Bothrioplanidae waarin enkele grote zoetwaterbewoners zonder statocyst werden ondergebracht. In de Monocelididae onderscheidde hij slechts één genus nl. *Monocelis* Ehrenberg, 1831 (een ouder synoniem van *Monotus* + *Automolus*). In de Otoplanidae onderscheidde hij de genera *Otoplana* Du Plessis, 1889 en *Otomesostoma* Graff, 1882. Doordat verschillende auteurs op de hoogte waren van het door Graff voorgestelde systeem van 1905 werden een aantal nieuwe namen voor het eerst gepubliceerd door andere auteurs o.a. Monocelididae en Botrioplanidae door Hofsten (1907) waardoor deze de naam toegewezen krijgt. Midelburg 1908 bracht het genus *Otomesostoma* onder in de Monocelididae en diagnostiseerde de Monocelididae als Alloecoela met o.a. twee of meer genitale poriën en één statocyst. Binnen de familie onderscheidde hij

twee subfamilies nl. de Monocelidinae Midelburg, 1908 en de Otomesostominae Midelburg, 1908.

Deze zienswijze werd overgenomen door Graff (1913) waardoor volgend systeem ontstond.

Graff (1913)

- Alloeocoela Spengel, 1884 met o.a.
 - Crossocoela Graff, 1907/08
 - Monocelididae Hofsten, 1907
 - Monocelidinae Midelburg, 1908
 - Monocelis* Ehrenberg, 1831
 - Archiloa* de Beauchamp, 1910
 - Myrmeciplana* Graff, 1911
 - Otomesostominae Midelburg, 1908
 - Otomesostoma* Graff, 1882
 - Cyclocoela Graff, 1907/08
 - Botrioplanidae Hofsten, 1907
 - Botrioplana* Braun, 1881

Steinböck (1925) maakte een onderscheid op basis van de aanwezigheid van de statocyst en voerde twee nieuwe taxa in : de Lithophora Steinböck, 1925 (= Crossocoela Graff 1907/08) en de Alithophora Steinböck, 1925 (= Bothrioplanidae Hofsten, 1907 + Tricladida Lang, 1881).

Bresslau (1933) introduceerde het taxon *Seriata* voor de Crossocoela + Cyclocoela, verhief de subfamilie Otomesostominae tot het status van familie en introduceerde binnen de Monocelididae de subfamilie Coelogynoporinae Bresslau, 1933 (species met slechts één genitale porus) waardoor de familiediagnose ten opzichte van deze van Midelburg (1908) grondig werd gewijzigd. Deze wijzigingen leverde het volgend systeem op.

Bresslau (1933)

- Seriata* Bresslau, 1933 (= Crossocoela + Cyclocoela)
 - Monocelididae Hofsten, 1907
 - Monocelidinae Midelburg, 1908
 - Monocelis* Ehrenberg, 1831
 - Archiloa* de Beauchamp, 1910
 - Myrmeciplana* Graff, 1911
 - Promonotus* Beklemischev, 1927
 - Coleophora* Fügenschuh, 1933
 - Peraclistus* Fügenschuh, 1933
 - Otoplaninae Hallez, 1910
 - Otoplana* Du Plessis, 1889
 - Bothriomolus* Hallez, 1909
 - Digenobothrium* Palombi, 1926
 - Orthoplana* Kohler, 1933
 - Diporoplana* Kohler, 1933
 - Coelogynoporinae Bresslau, 1933
 - Coelogynopora* Steinböck, 1924
 - Otomesostomidae Bresslau, 1933
 - Otomesostoma* Graff, 1882
 - Bothrioplanidae Hofsten, 1907
 - Bothrioplana* Braun, 1881

Meixner (1938a, 1938b) plaatste ook de Tricladida binnen de Seriata en maakte een onderscheid tussen de Proseriata Meixner, 1938 (= Crossocoela + Cyclocoela) en de Tricladida. Binnen de Proseriata onderscheidde hij de Lithophora en de Alithophora en plaatste in de Alithophora de families Nematoplanidae Meixner, 1938 en de Bothrioplanidae Hofsten, 1907. De Lithophora komen overeen met Graffs Crossocoela. Binnen de familie Monocelididae onderscheidde hij de subfamilies Monocelidinae, Coelogynoporinae, Otomesostominae en de Archimonocelidinae. Deze laatste is een nieuwe subfamilie waarin hij naast het genus *Archimonocelis* Meixner, 1938 ook het genus *Monotoplana* Meixner, 1938 plaatste waarvan de vertegenwoordiger gekenmerkt wordt door de multiplicatie van het copulatieorgaan en de aanwezigheid van slechts één paar testes. Volgend systeem ontstond aldus.

Meixner (1938b)

- Seriata Bresslau, 1933
 - Proseriata Meixner, 1938 (= Crossocoela + Cyclocoela)
 - Lithophora Steinböck, 1925
 - Monocelididae Hofsten, 1907
 - Monocelidinae Midelburg, 1908
 - Monocelis* Ehrenberg, 1831
 - Archiloa* de Beauchamp, 1910
 - Promonotus* Beklemischev, 1927
 - Peraclistus* Fügenschuh, 1933
 - Archilopsis* Meixner, 1938
 - Paramonotus* Meixner, 1938
 - Pseudomonocelis* Meixner, 1938
 - Monotocelis* Meixner, 1938
 - Archimonocelidinae Meixner, 1938
 - Archimonocelis* Meixner, 1938
 - Monotoplana* Meixner, 1938
 - Coelogynoporinae Bresslau, 1933
 - Otomesostominae Midelburg, 1908
 - Otoplanidae Hallez, 1892
 - Alithophora Steinböck, 1925
 - Bothrioplanidae Hofsten, 1907
 - Nematoplanidae Meixner, 1938
- Tricladida Lang, 1881

In 1949 voegt Marcus de nieuwe subfamilie Promonotinae Marcus, 1949 toe aan de Monocelididae voor al de soorten zonder vagina. Deze subfamilie bevat o.a. *Digonobotrium* een genus dat oorspronkelijk was ondergebracht binnen de Otoplanidae. Voor het genus *Pseudomonocelis* Meixner, 1938 waar de ovaria achter de farynx gelegen zijn suggereerde Marcus een nieuwe familie. De Monocelididae werden als volgt onderverdeeld :

Marcus (1949)

- Monocelididae Hofsten, 1907
 - Monocelidinae Midelburg, 1908
 - Monocelis* Ehrenberg, 1831
 - Archiloa* de Beauchamp, 1910
 - Coleophora* Fügenschuh, 1933
 - Peraclistus* Fügenschuh, 1933
 - Archilopsis* Meixner, 1938
 - Monotocelis* Meixner, 1938

Minona Marcus, 1946
Meidiama Marcus, 1947
Togarma Marcus, 1949
Mesoda Marcus, 1949
 Promonotinae Marcus, 1949
Digenobothrium Palombi, 1926
Promonotus Beklemischev, 1927
Paramonotus Meixner, 1938
Monotoplana meixner, 1938
Archimonocelis Meixner, 1938
"Archiloa" wilsoni Stirewalt, Kepner & Ferguson, 1940
 Coelogynoporidae Bresslau, 1933
Coelogynopora Steinböck, 1924
Vannuccia Marcus, 1948

In 1952 beschreef Westblad (1952b) een soort erg gelijkend op *Monotoplana*. Deze werd echter ondergebracht in een nieuw genus binnen een nieuwe subfamilie : *Globulophora* Westblad, 1952; subfamilie *Globulophorinae* Westblad, 1952. In 1958 synonymiseerde Ax het genus *Monotoplana* en *Globulophora* en bracht beide species onder in het genus *Monotoplana* Meixner, 1938 in een nieuwe familie : de *Monotoplanidae* Ax, 1958. In dezelfde publicatie beschrijft Ax een soort die erg lijkt op de *Nematoplanidae* maar die gekenmerkt wordt door de multiplicatie van het copulatieorgaan. Hiervoor creëerde hij een nieuw genus binnen een nieuwe familie nl. *Polystyliphora* Ax, 1958 (*Polystyliphoridae* Ax, 1958).

Karling 1966a beschouwde de vagina en bursa als weinig bruikbaar voor de systematiek en synonymiseerde de genera *Archilina* Ax, 1959, *Archilopsis* Meixner, 1939, *Mesoda* Marcus, 1949, *Monocelopsis* Ax, 1951 en *Pistrix* Marcus, 1951 met het genus *Archiloa* de Beauchamp, 1910 en onderscheidde geen subfamilies. Deze synonymisatie werd later niet algemeen gevolgd. Karling beschouwde de *Monocelididae* als lithophore digonoporidae *Proseriata* en verhief de subfamilie *Coelogynoporidae* tot de status van familie. In 1978 verenigde Karling al de genera met een accessorisch orgaan tot de subfamilie *Minoninae* Karling, 1978 en groepeerde alle andere genera voorlopig in de *Monocelidinae* Midelburg, 1908 waardoor volgend systeem voor de *Proseriata* onstond:

Karling (1978)

Monocelididae Hofsten, 1907
Monocelidinae Midelburg, 1908
Monocelis Ehrenberg, 1831
Archiloa de Beauchamp, 1910
Digenobothrium Palombi, 1926
Promonotus Beklemischev, 1927
Paramonotus Meixner, 1938
Archimonocelis Meixner, 1938
Pseudomonocelis Meixner, 1938
Meidiama Marcus, 1947
Necia Marcus, 1950
Sabazius Marcus, 1954
Boreocelis Westblad, 1952
Asilomaria Karling, 1966

Minoninae Karling, 1978
Peraclistus Steinböck, 1932
Ectocotyla Hyman, 1944
Minona Marcus, 1946
Premionona Karling, 1966
Duplominona Karling, 1966
Pseudominona Karling, 1978

Otoplanidae Hallez, 1892
Bothrioplanidae Hofsten, 1907
Otomesostomidae Bresslau, 1933
Nematoplanidae Meixner, 1938
Monotoplanidae Ax, 1958
Polystyliphoridae Ax, 1958
Coelogygnoporidae Karling, 1966

Recent heeft Sopott-Ehlers (1985) fylogenetische relaties beschreven tussen de belangrijkste Seriata taxa. Zij beschouwt de Tricladida + Bothrioplanidae als de zustergroep van de Proseriata in welke zij twee zustertaxa beschrijft nl. de Unguiphora (= Nematoplanidae en de Polystyliphoridae) en de Lithophora (bevat alle families met statocyst).

Deel I : Systematisch overzicht

In dit systematisch overzicht zullen we gedeeltelijk op monografische wijze de Monocelididae Hofsten, 1907 en de Archimonocelididae Meixner, 1938 grad.n. behandelen. Niet alle genera zullen in *extenso* behandeld worden. Voor het genus *Monocelis* (Monocelidinae) en de verschillende genera uit de Minoninae worden enkel vermeld de door ons toegevoegde soorten en de soorten waaraan wij nieuwe gegevens kunnen toevoegen.

Bij het typemateriaal wordt uitsluitend vermeld van welke aard het is en waar het gedeponerd is. Voor dit laatste wordt er gebruik gemaakt van afkortingen : ZM-GÖT (II Zoölogisch Instituut en Museum, Göttingen, Duitsland), NHRM-S (Natuurhistorisch Rijksmuseum, Stockholm, Zweden), MNHN-P (Nationaal Natuurhistorisch Museum, Parijs, Frankrijk), AMNH-NY (Amerikaans Natuurhistorisch Museum, New-York, U.S.A.), MZ-B (Zoölogisch Museum, Bergen, Noorwegen), ZI-UH (Zoölogisch Instituut van de Hokkaido Universiteit, Sapporo, Japan) per. col. (persoonlijke collectie van de auteur) en ZC-LUC (Zoölogische collectie van het LUC).

Voor de synoniemen wordt er telkens verwezen naar de eerste publicatie waar een bepaalde naam gebruikt wordt. Aldus wordt er een volledige lijst gegeven van de synoniemen maar niet van alle werken waar deze vermeld worden.

Een volledige literatuurlijst per soort wordt niet gegeven. Wel worden de meeste en zeker de belangrijkste referenties vermeld onder de rubriek andere localiteiten en in de beschrijving en discussies. Er wordt een bespreking gegeven waar nodig per soort en/of per genus en/of per subfamilie.

Om herhalingen te vermijden worden bij de beschrijving een aantal algemene kenmerken niet in detail behandeld. Deze kenmerken worden in detail behandeld in het derde deel.

Tabellen die behoren bij dit systematisch deel zijn gebundeld in appendix 1. Tabel 1 geeft een systematisch overzicht van alle digonoporidae Proseriata. Ze vermeldt welke soorten door ons bestudeerd werden en welke soorten door ons werden toegevoegd of van systematische positie gewijzigd werden.

De bijbehorende figuren en foto's zijn onder de vorm van platen gebundeld in een afzonderlijk volume. Bijna alle figuren zijn origineel. Voor enkele soorten, waarvan we zelf geen levend materiaal ter beschikking hadden, zijn de tekeningen afkomstig van derden zoals vermeld wordt in de tekst. Figuren zonder maatstreep zijn met de vrije hand gemaakt.

Familie Monocelididae Hofsten, 1907

Diagnose

- Proseriata met statocyst
- epidermis meestal met uitgezakte kernen en voorzien van verschillende soorten klieren o.a. rhabdieten, rhabdoidklieren en frontaalklieren
- meestal (tenminste caudaal) voorzien van kleefpapillen van het "duogland" systeem
- epidermis volledig gecilieerd, met uitzondering van het caudale einde
- oogjes kunnen aanwezig zijn, indien pigment aanwezig is, is dit gelegen buiten de mantelcellen
- meestal geen kopdarm
- farynx van het plicatus-type met wisselend oesofagaal deel en voorzien van verschillende soorten klieren
- al of niet met een postfaryngaal septum (diafragma)
- één paar ovaria, al dan niet vóór de farynx gelegen
- ovaria steeds achter de testes gelegen en nooit vóór de vitellaria
- testes folliculair
- genitale poriën gescheiden en ventraal gelegen
- meestal lang gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal met of zonder vagina, deze vagina kan intern of extern uitmonden en kan pre- of postpeniaal gelegen zijn
- bursa (van diverse types) kan aanwezig zijn
- copulatieorgaan sferisch tot ovaal, met relatief dunne spiermantel, van het simplex- of duplex-type en met de vesicula seminalis en vesicula granulorum beide omsloten door de bulbus (Monocelididae-type)

- penis of cirrus al of niet met stilet
- harde structuren worden extracellulair afgezet (basale lamina differentiatie)

Typegenus : *Monocelis* Ehrenberg, 1831

Determinatiesleutel voor de subfamilies

1. - Met accessorisch glandulair orgaan voorzien van een stilet. **Minoninae**
 - Zonder accessorisch glandulair orgaan voorzien van een stilet.....2
2. - Copulatieorgaan van het duplex-type.....3
 - Copulatieorgaan van het simplex-type.....**Monocelidinae**
3. - Met harde accessorische structuren die verbonden zijn met het mannelijk atrium, interne vagina en geen cirrus.....**Boreocelidinae**
 - Zonder harde accessorische structuren en met een cirrus.....4
4. - Zonder vagina.....**Promonotinae**
 - Met interne of externe vagina.....**Archiloinae**

Subfamilie Monocelidinae Midelburg, 1908

Diagnose

- Monocelididae
- epitheel met uitgezakte kernen, soms intra-epitheliaal in beperkte lichaamsgebieden
- farynx in de tweede lichaamshelft, al dan niet met een goed ontwikkeld oesofagaal deel
- ovaria voor of achter de farynx
- aantal testes sterk variabel
- gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal, niet gecilieerd en al dan niet met vagina en bursa, beide kunnen erg variabel zijn kwa vorm en ligging
- postpeniale bursa (genito-intestinaal systeem) meestal afwezig
- copulatieorgaan van het simplex-type al dan niet met stilet
- mannelijk atrium al dan niet gecilieerd
- geen klieren van het type gg₂ achter de vrouwelijke porus
- geen harde accessorische structuren

Typegenus : *Monocelis* Ehrenberg, 1831

Andere genera : *Pseudomonocelis* Meixner, 1943

Necia Marcus, 1950

Sabazius Marcus, 1954

Sleutel voor de genera

1. - Ovaria vóór de farynx.....2
- Ovaria achter de farynx.....*Pseudomonocelis*
2. - Vagina opent postpeniaal in het mannelijk atrium.....*Necia*
- Vagina opent in het copulatieorgaan (?)*Sabazius*
- Vagina opent prepeniaal of is afwezig.....*Monocelis*

Genus *Monocelis* Ehrenberg, 1831

Diagnose : Monocelidinae met ovaria vóór de farynx. Copulatieorgaan van het simplex-type al dan niet met een stilet. Meestal met prepeniale bursa en externe vagina. Epidermis met uitgezakte kernen, soms intra-epitheliaal in beperkte lichaamsgebieden.

Typesoort : *Monocelis lineata* (Müller, 1774) : door oorspronkelijke monotypie.

Andere soorten en hun differentiële kenmerken : zie tabel 2 (app. 1)

Monocelis durhami Hyman, 1964

Pl. 3 fig. E

Synonymie : *Monocelis* spec. in Ax & Armonies 1987

Typemateriaal : Eén reeks sagittale coupes (AMNH-NY).

Typelocaliteit : USA, New Hampshire, Durham, brak water.

Andere localiteiten : Ax & Armonies (1987) vermelden talrijke brakwaterlocaliteiten in de Quoddy baai, New Brunswick, Canada.

Bestudeerd materiaal : Het materiaal verzameld door Prof. Ax (Göttingen) tijdens zijn verblijf in Canada (augustus en september 1984) werd ons voor determinatie toegezonden. Dit materiaal bestaat uit enkele foto's van het vooreinde en vijftien reeksen coupes.

Beschrijving en bespreking

Zie de originele beschrijving van Hyman (1964). In de door ons bestudeerde preparaten is de vorm van het copulatieorgaan, de aanwezigheid van de oogjes, de grote rosetachtige prepeniale bursa van het resorberend type en

de korte en smalle vagina in overeenstemming met de beschrijving van Hyman. Prof. Ax vermeldt in zijn nota's de aanwezigheid van bruin pigment voor de statocyst (zie ook fig. E pl. 4), een kenmerk dat niet vermeld wordt in de beschrijving van Hyman. In een van haar figuren (fig. 3 p. 249) tekent Hyman een aantal lijntjes in het vooreinde hetgeen wijst op een donkere structuur in vergelijking met de rest van het lichaam. De grote morfologische en ecologische gelijkenis tussen de exemplaren beschreven door Hyman en deze verzameld door Ax laat ons vermoeden dat het hier één soort betreft.

***Monocelis longistyla* Martens & Curini-Galletti, 1987**

Pl. 1

Typemateriaal : Drie reeksen coupes, waarvan een aangeduid als holotype, en drie totopreparaten (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, baai van Calvi, gemiddeld zand met schelpengruis, litoraal.

Andere localiteiten : Deze soort werd in twee litorale localiteiten langsheen de Italiaanse kusten aangetroffen nl. in de baai van Portoferraio (Elba) en Punta Marina (Ravenna), telkens in rein zand variërend van fijn tot grof met grind en/of schelpengruis.

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende exemplaren waarvan een aantal geprepareerd als totopreparaat en gefixeerd voor lichtmicroscopische coupes.

Beschrijving

Monocelis longistyla is ongeveer 3 mm lang, niet gepigmenteerd en bezit geen gepigmenteerde oogjes. Het vooreinde is afgerond en voorzien van frontale klieren en een statocyst. Het achtereinde is variabel van vorm en is ventraal en lateraal bezet met talrijke kleefpapillen die een kleefplaat vormen.

De epidermis met uitgezakte kernen is gecilieerd over het hele lichaam met uitzondering van het achtereinde. Dermale banaanvormige rhabdieten zijn verspreid over het hele lichaam. Twee soorten rhabdoidklieren zijn aanwezig : kleine eosinofiele klieren met druppel- tot staafvormig secret (gg₃) en grote rhabdoidklieren die voornamelijk aanwezig zijn in de staart (gg₁). Bij levende exemplaren vertonen deze laatste klieren langwerpige smalle staafvormige secreten (rhabdieten ?). Op coupemateriaal blijken deze kliercellen meestal leeg te zijn of gevuld met een homogeen lichtgeel

tot lichtbruin gekleurd secreet. Rhabdoidklieren van dit type worden in de verdere tekst aangeduid als klieren van het type gg_1 (zie deel III).

De farynx ligt in het laatste derde deel van het lichaam en is voorzien van een weinig ontwikkeld oesofagaal deel.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Ongeveer 30 testes zijn gerangschikt mediaan in twee niet symmetrische rijen vóór de farynx. Het copulatieorgaan bestaat uit een globulaire vesicula seminalis voorzien van een secretorisch epitheel dat zich caudaalwaarts verderzet in het stilet. De bulbus is omgeven door een sterke inwendige laag van circulaire spieren en een uitwendige laag van longitudinale spieren (in feite hebben beide lagen een spiraalig verloop). Deze laatste zet zich caudaalwaarts verder en vormt een gespierde schede rond het stilet. Het achterwaarts gericht stilet is in de drie verschillende onderzochte populaties vrij constant in lengte en varieert van 100 tot 110 μm . Het distaal uiteinde van het stilet is weinig gesclerotiseerd waardoor de tip flexibel is (fig. G pl. 1). Het stilet is gelegen in een gespierd kanaal (stiletschede). Dit kanaal opent in een groot mannelijk atrium voorzien van een gecilieerd epitheel en omgeven door talrijke spieren. Het atrium staat in verbinding met de buitenwereld via een brede porus. Verschillende spieren grijpen aan op de atriale wand en staan in verbinding met de lichaamswand of de stiletschede. De werking van deze spieren maken het atrium, evenals de porus en het hele achtereinde, sterk variabel in vorm.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De parige ovaria liggen vóór de farynx, de vitellaria strekken zich uit vanaf de eerste testes tot juist voor het copulatieorgaan. De oviducten werden niet waargenomen in het coupemateriaal. Bij levende exemplaren waren de caudale delen van de oviducten zichtbaar. Zij versmelten even voor het copulatieorgaan met elkaar en vormen een bursa van het resorberend type. Vanuit deze bursa vertrekt een fijn gespierde vagina die een licht gekronkeld verloop heeft en in verbinding staat met de buitenwereld (vagina externa). Zowel circulaire als longitudinale spieren zijn aanwezig rond de vagina. De afstand tussen de mond en de vaginale porus is veel groter dan deze tussen de vaginale porus en de mannelijke porus. Vanaf de bursa zet het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal zich verder, over de copulatiebulbus en het atrium, tot aan de vrouwelijke porus. Het laatste deel is omgeven door talrijke erythrofiële klieren. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal is niet gecilieerd en wordt omgeven door weinig ontwikkelde spieren.

***Monocelis pictocephala* sp.n.**

Pl.2 fig.A-C

Typemateriaal : Eén totopreparaat (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Indonesië, Zuid-Sulawesi, eiland Kudingareng Keke, koraalstrand, litoraal, 22.10.84.

Andere localiteiten : Deze soort werd ook in een localiteit aangetroffen op het eiland Kajang, koraalstrand, 0.3 m onder de laagwaterlijn.

Bestudeerd materiaal : Twee exemplaren werden levend geobserveerd waarvan er één werd geprepareerd als totopreparaat (holotype).

Etymologie : De naam verwijst naar het gekleurde vooreinde (pictura (L.) : het geschilderde; kephale (G.) : kop).

Beschrijving

Monocelis pictocephala is ongeveer 2 mm lang en 0,2 mm breed. Onder de binoculaire loupe is het dier doorschijnend wit met een gekleurd vooreinde. De voorste tip is wit terwijl de zone onmiddellijk daarachter, nog vóór de statocyst, oranjekleurig is. Dit bijzonder kleurpatroon is niet zichtbaar in het holotype (ontkleurd door fixatie). Gepigmenteerde oogjes zijn niet aanwezig. De epidermis is voorzien van talrijke kleine smalle banaanvormige rhabdieten. Rhabdoidklieren werden niet geobserveerd. Het achtereinde is bij vrijzwemmende dieren afgerond en voorzien van talrijke kleefpapillen. De vorm van het achtereinde kan snel veranderen door het vastkleven van de kleefpapillen aan het substraat. De farynx ligt juist vóór het laatste derde van het lichaam.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Ongeveer 20-25 testes zijn aanwezig vóór de farynx. Het copulatieorgaan, van het simplex-type, bestaat uit een grote sferisch ventraal georiënteerde bulbus met een diameter van ongeveer 55 µm voorzien van een grote vesicula seminalis en een korte gespierde penispapil. Aan de basis van deze papil monden enkele prostaatklieën uit. Bij observatie van het levend materiaal blijkt dat deze klieën geen deel uitmaken van het epitheel van de vesicula seminalis maar rechtstreeks van buiten de bulbus naar binnen treden ter hoogte van de penispapil.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De ovaria liggen vóór de farynx, de vitellaria strekken zich uit vanaf het eerste derde deel van het lichaam tot aan het copulatieorgaan. Beide oviducten versmelten samen achter de

farynx en vormen het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Op de plaats van deze fusie zijn noch vagina noch bursa aanwezig. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal zet zich verder over het copulatieorgaan tot aan de vrouwelijke porus waar deze omgeven is door talrijke vrouwelijke klieren. Postpeniaal verbreedt het vrouwelijk kanaal en vormt een bursa. Deze bursa is van het resorberend type en is te vergelijken met de prepeniale bursa zoals deze wordt gevonden bij o.a. *Monocelis fusca* en *M. lineata*.

***Monocelis dioculata* sp.n.**

Pl. 2 fig. D-H

Pl. 3 fig. A-D

Typemateriaal : Eén reeks semi-dunne coupes, bestaande uit vier preparaten (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Frankrijk, Atlantische kust, Roscoff, l'Aber de Roscoff, met zoet water infiltratie, fijn zand, litoraal, 25.07.86.

Bestudeerd materiaal : Deze soort werd verzameld door Dr. Curini-Galletti die ons de levende exemplaren ter beschikking stelde. Eén exemplaar hebben we gefixeerd voor semi-dunne coupes (holotype).

Etymologie : De naam verwijst naar de twee oogjes (dis (G.) : tweemaal; ocula (G.) : oog).

Beschrijving

Deze relatief kleine *Monocelis*-soort, 1-2 mm, heeft twee bruin gepigmenteerde oogjes voor de statocyst. Alleen voor de oogjes is het lichaam voorzien van pigment. De tip van het vooreinde is transparant. Hierachter bevindt er zich een donkerbruine pigmentvlek die geleidelijk lichter wordt in de richting van de oogjes. Verspreid over het hele lichaam, maar voornamelijk in het achtereinde, bevinden zich kleine zakvormige rhabdoidklieren met fijn secreet (klieren van het type gg₃) (fig. F-G pl. 2). Het achtereinde is niet gecilieerd en voorzien van weinig ontwikkelde kleefpapillen (coupemateriaal). De farynx ligt juist vóór het laatste derde van het lichaam.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Tien tot achttien testes liggen alternerend vóór de farynx. Het copulatieorgaan bestaat uit een ventraalwaarts georiënteerd sterk gespierde kleine vesicula seminalis die distaalwaarts geleidelijk vernauwt en een weinig ontwikkelde penispapil vormt. Prostaatklieren werden niet geobserveerd.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Van dit stelsel waren enkel de ovaria en de vrouwelijke porus zichtbaar. Een bursa en vagina werden noch op levende exemplaren noch in het coupemateriaal geobserveerd.

Monocelis isabella sp.n.

Pl. 4

Pl. 5 fig. A-C

Typemateriaal : Geen

Typelocaliteit : Italië, Capraia, brak water (35 ‰), grof zand, litoraal, juni 1986.

Bestudeerd materiaal : Deze soort werd verzameld door Dr. Curini-Galletti. Enkele levende exemplaren werden ons ter beschikking gesteld.

Etymologie : De naam verwijst naar de vuilwitte (gele) kleur van het dier.

Beschrijving

Monocelis isabella is 1.5-2 mm lang, over het hele lichaam lichtgeel gekleurd en voorzien van een paar gepigmenteerde oogjes voor de statocyst. De voorste tip is transparant en wordt gevolgd door een bruine dwarse pigmentgordel die zich voornamelijk mediaan naar achter uitbreidt tot aan de statocyst. Over het hele lichaam verspreid bevinden zich talrijke kleine zakvormige rhabdoidklieren met een fijn secreet (klieren van het type gg₃). Het achtereinde is voorzien van talrijke zeer kleine kleefpapillen. De farynx ligt vooraan in de tweede lichaamshelft

Mannelijk voortplantingsstelsel. Twintig tot dertig testes zijn gelegen vóór de farynx. Het copulatieorgaan, ventraalwaarts georiënteerd, bestaat uit een weinig gespierde sferische vesicula seminalis met kleine penispapil. Samen met deze penispapil monden verschillende prostaatklieren naar buiten uit. Postpeniaal bevindt er zich een gespierd accessorisch glandulair orgaan. Dit glandulair orgaan, ventraalwaarts georiënteerd, is groter dan het copulatieorgaan en bestaat uit een gespierde bulbus waarvan distaalwaarts de spieren sterk ontwikkeld zijn en een soort gespierde papil vormen. De cellichamen van de klieren van dit orgaan liggen ver verspreid rond het orgaan. Het glandulair orgaan opent in een klein atrium dat in verbinding staat met de buitenwereld via een porus omgeven met klieren waarvan het secreet denser is dan dit van het accessorisch orgaan. In fig. B pl. 4 zijn het copulatieorgaan en het accessorisch glandulair orgaan caudaalwaarts georiënteerd (tekening van een sterk samengedrukt preparaat).

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Lateraal vóór de farynx ligt een paar ovaria. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal vertoont geen differentiatie in een bursa noch vagina. Het kanaal opent achter het accessorisch glandulair orgaan en is ter hoogte van de porus omgeven door talrijke vrouwelijke klieren die sterk verspreid liggen in de omgeving.

Bespreking van het genus

Reeds in zijn revisie van het genus *Monocelis* vermeldt Karling (1966a) dat dit taxon één van de moeilijkste is binnen de Proseriata. Door de sterke toename van nieuwe voornamelijk tropische soorten is de onduidelijkheid toegenomen. Hiervoor zijn verscheidene redenen te vermelden zoals o.a. het gebrek aan harde structuren en het vrij uniform zijn van de copulatiebulbus bij verschillende soorten. Daarbij komt nog dat het gering aantal kenmerken die bruikbaar zijn ter onderscheiding van de soorten - zoals ogen, pigment, bursa en vagina - variabel kunnen zijn binnen een soort.

Slechts drie *Monocelis*-soorten zijn gekend met een stilet : *M. fusca* Oersted, 1843, *M. nitida* Riedl, 1959 en *M. longistyla* Martens & Curini-Galletti, 1987. In *M. nitida* is het stilet achterwaarts georiënteerd, zoals bij *M. longistyla*, maar is kort en omsloten aan de basis door een "cuticulaire" schede (Riedl, 1959).

Voor *M. fusca* is een grote variatie in de lengte van het stilet gekend. Graff (1913) vermeldt een lengte van 50 tot 130 μm ; Den Hartog (1964) vermeldt twee verschillende vormen : één met een klein stilet van minder dan 25 μm en een andere vorm met een stilet variërend tussen 70 en 85 μm . *M. longistyla* is duidelijk te onderscheiden van *M. fusca* doordat *M. longistyla* niet gepigmenteerd is, geen oogjes bezit, het aantal testes beperkt is en de vagina lang en gespierd is. Beide soorten hebben naast deze morfologische verschillen ook een verschillend karyotype (zie deel II). Anderzijds kan het niet worden uitgesloten dat in het verleden *M. longistyla* werd verward met *M. fusca* wat mogelijks de grote verscheidenheid in gegevens voor *M. fusca* zou kunnen verklaren. De mogelijkheid dat *M. fusca* een soortencomplex is, zoals gesuggereerd door Den Hartog (1964) kan niet worden uitgesloten. In alle specimens van *M. fusca* door ons bestudeerd (afkomstig van Noord-Frankrijk, Wimereux; Duitsland, Sylt; Canada, Passamaquoddy bay) was het copulatieorgaan steeds cefaalwaarts georiënteerd, voorzien van een stilet niet langer dan 40 μm en

was het karyotype indien dit werd onderzocht steeds van hetzelfde type (zie deel II).

Binnen de *Monocelis*-soorten zonder stilet en zonder oogjes (zie tabel 2 app. 1) ontbreekt een vagina alleen bij *M. galapagoensis* en *M. pictocephala* sp.n.. De nieuwe soort verschilt van *M. galapagoensis* door de aanwezigheid van een gepigmenteerde gordel voor de statocyst, de afwezigheid van een prepeniale bursa en het bezit van een verbreed postpeniaal vrouwelijk kanaal.

Geen enkele soort met oogjes en een pigmentgordel voor de statocyst was voordien gekend. Vandaar het invoeren van twee nieuwe taxa : *M. isabella* en *M. dioculata*. De habitus van beide taxa is sterk op elkaar gelijkend. *M. isabella* verschilt van *M. dioculata* door de aanwezigheid van een postpeniaal accessorisch glandulair orgaan (een kenmerk dat bij geen enkele andere *Monocelis* soort aanwezig is) en door het karyotype (zie deel II). Beide soorten hebben noch bursa noch vagina. De habitus van de door Ax verzamelde specimens in Canada (hier beschreven als *M. durhami*) lijkt sterk op dit van beide nieuwe bovenvermelde soorten (oogjes en een pigmentgordel voor de statocyst). *M. durhami* vertoont een rosetachtige prepeniale bursa met zeer korte vagina (Hyman 1964 fig. 5 p. 249) en is daardoor te onderscheiden van *M. dioculata* en *M. isabella*.

Gebruikmakend van de kenmerken die binnen het genus belangrijke zijn bij het beschrijven van de soorten, zoals oogjes, pigment, stilet en de afwezigheid of reductie en verplaatsing van bursa en vagina, is het moeilijk om een verwantschapssysteem op te stellen ("conflicting characteristics"). Verschillende van deze kenmerken zijn op zijn minst homoplastisch wat bevestigd wordt door de aanwezigheid van deze kenmerken in verschillende andere genera van de Monocelididae.

Genus *Necia* Marcus, 1950

Diagnose : Monocelidinae met ovaria vóór de farynx. Copulatieorgaan van het simplex-type en zonder stilet. Interne vagina postpeniaal gelegen.

Typesoort : *Necia sophia* Marcus, 1950 : door monotypie.

Bespreking van het genus

Necia sophia werd door Marcus (1950) op basis van de postpeniale vagina ondergebracht in een apart genus. Voor de andere kenmerken beantwoordt deze soort aan de genusdiagnose van het genus *Monocelis*. De postpeniale vagina is een apomorfie (zie deel III). Deze apomorfie voor de soort kan mogelijk secundair in het genus *Monocelis* ontstaan zijn. Indien zo moet deze soort onder gebracht worden in het genus *Monocelis*. Omdat we het typemateriaal van deze soort niet hebben bestudeerd wensen we voorlopig de systematische positie niet te wijzigen.

Genus *Sabazius* Marcus, 1954

Diagnose : Monocelidinae met ovaria vóór de farynx. Copulatieorgaan van het simplex-type en zonder stilet. Interne vagina die opent in het copulatieorgaan.

Typesoort : *Sabazius brattströmi* : door monotypie

Bespreking van het genus

Sabazius brattströmi werd op basis van de ligging van de vagina ondergebracht in een nieuw genus (Marcus 1954b). Ook hier beantwoordt deze soort voor de andere kenmerken volledig aan de genusdiagnose van *Monocelis* en kan de ligging van de vagina gezien worden als een apomorfie voor de soort die secundair binnen het genus *Monocelis* ontstaan is. Aangezien we het typemateriaal van deze soort niet bestudeerd hebben zullen we de systematische positie van deze soort niet wijzigen.

Genus *Pseudomonocelis* Meixner, 1943

Diagnose : Monocelidinae met de ovaria achter de farynx en voorzien van een of twee oogjes. Copulatieorgaan van het simplex-type en zonder een stilet. Prepeniale bursa van het resorberend type al dan niet met vagina. Farynx met een goed ontwikkeld oesofagaal deel.

Typesoort : *Pseudomonocelis agilis* (Schultze, 1851) : eerst genoemde soort (als *Pseudomonocelis cetinae*) in Meixner 1943.

Determinatiesleutel voor de soorten

1. - Met pigment voor de oogjes.....2
- Geen pigment voor de oogjes.....3
2. - Met een rode pigmentgordel voor de statocyst en zonder vagina.....
.....*P. agilis*
- Vooreinde donkerbruin tot zwart, met sterk gespierde vagina.....
..... *P. pardii*
3. - Met parige vagina.....*P. ophiocephala*
- Met onpare vagina en een postpeniaal gespierd orgaan.*P. cavernicola*

***Pseudomonocelis agilis* (Schultze, 1851)**

Pl.5 fig. D

Synonymie : *Monocelis agilis* Schultze, 1851
Monocelis lineata in Graff 1913 (partim)
Pseudomonocelis cetinae Meixner, 1943

Typemateriaal : Onbestaand

Typelocaliteit : Oost-Duitsland, Oostzee, Greifswald, op algen

Verspreiding : Naast de typelocaliteit is deze soort aangetroffen in Duitsland : Kieler Bucht, Schlei (Remane 1937); Noord-Oostzee kanaal (Ax 1952, Schütz & Kinne 1955, Schütz 1963, 1966) en verschillende keren in het Middellandse-Zeegebied : Dalmatische kust, in de monding van de Cetina (Meixner 1943); Frankrijk, Canet (brakwatermeer) (Ax 1956a); verschillende localiteiten in de Bosporus (Ax 1959a); Italië, Giglio (Curini-Galletti pers. com.). Deze soort werd steeds in brak water aangetroffen op algen of in sediment variërend van slib tot grof zand.

Bestudeerd materiaal : Enkele levende exemplaren afkomstig van het eiland Giglio (Italië) werden ons ter beschikking gesteld door Dr. Curini-Galletti.

Beschrijving

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Schultze (1851) en de beschrijving van Meixner (1943).

***Pseudomonocelis ophiocephala* (Schmidt, 1861)**

Pl. 6 fig. A-B

Pl. 7 fig. A

Synoniemie : *Monocelis ophiocephala* Schmidt, 1861

Typemateriaal : Onbestaand

Typelocaliteit : Griekenland, Korfoe (Ionische Zee)

Verspreiding : Deze soort is gekend van verschillende localiteiten uit het Middellandse-Zeegebied en de Zwarte Zee (zie Schmidt 1861, Meixner 1943, Ax 1959a, Murina 1981 en Schockaert & Martens 1987). *P. ophiocephala* is meestal aanwezig in zuiver grof zand van geïsoleerde strandjes en kan daar de dominerende metazoa-soort zijn (Martens & Schockaert 1986).

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende exemplaren en verschillende reeksen coupes afkomstig van Napels, S.Rossoro (Italië) en de baai van Calvi (Corsica).

Beschrijving

Deze *Pseudomonocelis*-soort kan sterk variëren in lengte : van ongeveer 1 mm (Meixner 1943; ons materiaal van Napels) tot 7 mm (Murina 1981). De meeste exemplaren door ons gevonden in Corsica varieerden tussen 3-4 mm. Voor de statocyst ligt een paar onduidelijk afgelijnde oogjes. De dieren zijn niet gepigmenteerd. De epidermis met uitgezakte kernen is met uitzondering van het achtereinde gecilieerd over heel het lichaam; ciliën zijn 7-8 µm lang. Het achtereinde bevat naast verschillende kleefpapillen grote ovale rhabdoidklieren van het type gg₁. Verspreid over het hele lichaam zijn kleine zakvormige rhabdoidklieren met fijn secret aanwezig (gg₃). De farynx is lang en tubiform en ligt in de achterste lichaamshelft. De longitudinale spieren zijn gelegen aan de epitheliale zijde, de circulaire aan de parenchymale zijde. Het epitheel, met uitgezakte kernen, is gecilieerd met uitzondering van het meest distaal uiteinde waar de faryngale klieren uitmonden. Het epitheel van het proximaal derde deel van het farynxlumen is niet gecilieerd. Hier is het epitheel hoog, met intra-epitheliale kernen en voorzien van de celnekken van verschillende soorten klieren die gelegen zijn aan de basis van de farynx. Dit deel van de farynx wordt als oesofagus beschouwd (Karling 1966a).

Mannelijk voortplantingsstelsel. De testes, gelegen voor de farynx, kunnen sterk variëren in aantal (meestal tussen 50 en 80). Het copulatieorgaan bestaat uit een gespierde vesicula seminalis en een uitstulpbare penis. De vesicula seminalis is voorzien van een epitheel met intra-epitheliale kernen. Prostaatklieren werden niet geobserveerd. De penis is zeer kort

en in alle preparaten steeds uitgestulpt, mogelijks een permanente structuur.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De ovaria liggen ventro-lateraal achter de farynx. De eicellen zijn gerangschikt in één rij, de oudste het meest naar achter. De ovaria zijn omgeven door een dunne cellulaire tunica propria waaruit de oviducten vertrekken. Deze verlopen mediaan naar achter, versmelten en vormen het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. De vrouwelijke porus is ver naar achter, dicht in de omgeving van het achtereinde gelegen en is omgeven door talrijke klieren (vrouwelijke klieren). Oviducten en gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal hebben een afgeplat niet gecilieerd epitheel met niet-uitgezakte kernen en zijn omgeven door een dunne spierlaag. De vitellaria zijn dorso-lateraal gelegen en strekken vanaf het vooreinde van de darm tot even voor het einde van de darm. Zeer dunwandige vitellooducten treden de oviducten dorsaal binnen. Halfweg tussen de vrouwelijke porus en het versmelten van beide oviducten is de prepeniale bursa gelegen. De bursa is van het resorberend type : het ligt deels dorsaal en lateraal van het vrouwelijk kanaal en is hiervan duidelijk te onderscheiden en staat er niet rechtstreeks mee in verbinding. Vanuit de bursa vertrekt een vagina. Deze verloopt horizontaal naar achter (60-80 μm) en splitst zich in twee fijne kanalen boven het vrouwelijk kanaal. Beide kanalen verlopen ventro-lateraalwaarts en openen via twee vaginale poriën in de buitenwereld. De vagina's zijn voorzien van een epitheel met uitgezakte kernen. Het onparig horizontaal deel is sterk gespierd (voornamelijk circulaire spieren) terwijl de beide parige kanalen minder sterk gespierd zijn.

***Pseudomonocelis cavernicola* Schockaert & Martens, 1987**

Pl. 6 fig. C

Pl. 7 fig. B

Typelocaliteit : Somalië, Hawadli (ten noorden van Mogadiscio), in een grot van de falaise kust, brak water.

Typemateriaal : Vijf reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype (ZC-LUC).

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal en nota's van Prof. Schockaert.

Beschrijving

Een kleine *Pseudomonocelis* soort, ong. 1 mm lang, zonder pigment en met een paar oogjes voor de statocyst. Het achtereinde is afgerond en niet

voorzien van kleefpapillen. Dermale rhabdieten noch rhabdoidklieren werden waargenomen.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Het aantal testes is ongeveer 24. Het copulatieorgaan bestaat uit een eenvoudige gespierde vesicula seminalis, voorzien van een uitstulpbare penis. Prostaatklieren monden zowel aan de basis van de penis uit (prostaatblaas) als in het mannelijk genitaal atrium. Het atrium is omgeven door inwendige circulaire en uitwendige longitudinale spieren.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De vaginale porus ligt halfweg de mond en de mannelijke porus. De vagina, omgeven door circulaire en longitudinale spieren, is verbonden met een bursa van het resorberend type die gelegen is tussen beide ovaria en ingebed ligt in de gastrodermis. De bursa is wel duidelijk te onderscheiden van de gastrodermis. Een deel van de bursa ligt caudaal boven de overgang oviducten en het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal en blijkt hiermee in verbinding te staan (pl. 7 fig. B).

Tussen de vrouwelijke en mannelijke porus bevindt er zich een ovoid gespierd orgaan (accessorisch orgaan). Een dunne uitwendige en dikke inwendige spierlaag omgeeft een lumen dat afgeijnd is met een niet gecilieerd epitheel dat niet voorzien is van kernen of enig secreet. Er is geen verbinding van dit orgaan met elementen van het voortplantingsstelsel.

Pseudomonocelis pardii Schockaert & Martens, 1987

Pl. 8-10

Typelocaliteit : Somalië, Djezira, in de monding van een lagune, fijn zand rijk aan detritus.

Typemateriaal : Twintig reeksen serie coupes waarvan één aangeduid als holotype (ZC-LUC).

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal en nota's van Prof. Schockaert.

Beschrijving

De habitus van *Pseudomonocelis pardii* komt sterk overeen met dit van *P. ophiocephala*. Het opmerkelijkste verschil is het donkerbruin tot bijna zwart pigment voor de statocyst en het gering aantal testes bij *P. pardii*.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Een dertigtal testes liggen alternerend in twee lateraal gelegen rijen voor de farynx. Het copulatieorgaan is, in vergelijking met de andere soorten uit het genus, ver voor de vrouwelijke porus gelegen. De bulbus is groot en sterk gespierd. De vesicula seminalis is voorzien van een epitheel met intra-epitheliale kernen. In het distaal deel wordt dit epitheel hoog en bevat de celnekken van een twaalfstal groepjes prostaatklieeren. Het prostaatsecrēt vult ongeveer de helft van de vesicula seminalis. De penispapil is sterk gespierd met circulaire en longitudinale spieren.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Bursa en vagina zijn sterk ontwikkeld. De vaginale porus is gelegen halfweg de mond en de mannelijke porus. De naar vóór gerichte vagina is sterk gespierd en eindigt in een horizontaal kanaal. Cefaalwaarts eindigt dit kanaal in een grote bursa die mediaan gelegen is tussen beide ovaria. Achteraan in het horizontaal kanaal monden de beide oviducten. Caudaal van deze uitmonding vernauwt het kanaal zich en vormt hier het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. De bursa is van het resorberend type en is gelegen in de gastrodermis. De "vacuolaire" holten staan in verbinding met het darmlumen.

Bespreking van het genus

Het genus *Pseudomonocelis* wordt beschouwd als monofyletisch op basis van de aanwezigheid van de postfaryngale ovaria (zie deel III). Binnen het genus staat *P. agilis* alleen omwille van de aanwezigheid van het onpare oog en de afwezigheid van bursa en vagina. Onder de drie andere soorten, met parige oogjes, bursa en vagina (plesiomorfieën) zijn de twee Somalische soorten het meest verwant. De achterwaartse verschuiving van de ovaria is hier meer uitgesproken dan bij de andere vertegenwoordigers van het genus en de bursa ligt volledig voor het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal, een kenmerk dat niet aanwezig is bij de andere Monocelididae.

Op basis van de ligging zou enig verwantschap kunnen verondersteld worden tussen het postpeniaal ovaal gespierde orgaan bij *P. cavernicola*, het accessorisch glandulair orgaan bij *Monocelis isabella* en het accessoirisch glandulair orgaan bij de Minoninae. In de drie gevallen gaat het om een structuur met duidelijk sterke morfologische verschillen, waarvan ontogenetisch niets geweten is, zodat deze structuren niet als homoloog kunnen beschouwd worden.

De vier gekende *Pseudomonocelis*-soorten worden alle aangetroffen in wat kan genoemd worden perifere en/of geïsoleerde, vaak hypo- of hypersaline, litorale habitaten. Zij kunnen aanwezig zijn in zeer hoge densiteiten en hebben mogelijk een zeer grote invloed op het bentisch ecosysteem (zie Murina 1981 en Martens & Schockaert 1986).

Bespreking van de subfamilie

Ten opzichte van Karling (1966a) is deze subfamilie grondig gewijzigd. Zij bevat nu uitsluitend genera met een copulatieorgaan van het simplex-type en zonder accessorisch glandulair orgaan voorzien van een hard stilet (cfr. met de subfamilie Minoninae). Het copulatieorgaan van het simplex-type zou parallel ontstaan zijn in de Monocelidinae en de Minoninae (zie deel III) en is voor de Monocelidinae een apomorfie. Dit is congruent met de karyologische evolutie. Karyologische analyse leverde eveneens argumenten voor de monofylie van de Monocelidinae (zie deel II).

Zoals eerder vermeld behoren de twee soorten uit de monotypische genera *Necia* en *Sabazius* mogelijk tot het genus *Monocelis*. Voor de fylogenetische analyse van deze subfamilie beperken we ons tot de twee overblijvende genera (zuster-taxa). Morfologisch wordt het genus *Monocelis* niet gekenmerkt door een apomorfie zodat we op basis van deze gegevens niet kunnen besluiten of het hier een monofyletisch taxon betreft. Het genus *Pseudomonocelis* wordt gekenmerkt door de postfaryngale ovaria : een apomorfie voor het genus. De karyologische gegevens, echter voor te weinig soorten gekend, leveren mogelijk wel bruikbare informatie voor de fylogenetische analyse (zie deel II).

Subfamilie Minoninae Karling, 1978

Diagnose :

- Monocelididae
- epidermis met uitgezakte kernen
- dermale rhabdieten en rhabdoidklieren van verschillende types aanwezig
- farynx zowel in de eerste als in de tweede lichaamshelft
- ovaria vóór of achter de farynx
- gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal al dan niet gecilieerd
- met of zonder bursa en vagina, beide kunnen zowel pre- als postpeniaal zijn
- postpeniaal genito-intestinaal systeem meestal afwezig
- copulatieorgaan van het simplex- of duplex-type, cirrus al dan niet met stilet
- mannelijk atrium niet gecilieerd
- doorgaans met klieren van het type gg₂ achter de vrouwelijke porus
- steeds met accessoirisch glandulair orgaan met stilet
- aantal genitale poriën variërend van 2 tot 4
- vrijlevend of ectoparasitair

Typegenus : *Minona* Marcus, 1946

Andere genera : *Peraclistus* Steinböck, 1932
Ectocotyla Hyman, 1944
Duplominona Karling, 1966
Preminona Karling, 1966
Pseudominona Karling, 1978
Duploperaclistus Martens, 1983

Sleutel voor de genera

- 1 - Copulatieorgaan van het simplex-type.....2
- Copulatieorgaan van het duplex-type.....5
- 2 - Ovaria vóór de farynx.....3
- Ovaria achter de farynx.....*Ectocotyla*
- 3 - Accessorisch orgaan postpeniaal.....4
- Accessorisch orgaan prepeniaal.....*Preminona*
- 4 - Vagina prepeniaal.....*Minona*
- Vagina postpeniaal.....*Peraclistus*
- 5 - Ovaria vóór de farynx.....6
- Ovaria achter de farynx.....*Pseudominona*
- 6 - Vagina prepeniaal.....*Duplominona*
- Vagina postpeniaal.....*Duploperaclistus*

Genus *Minona* Marcus, 1946

Diagnose : Minoninae met farynx in de tweede lichaamshelft, ovaria vóór de farynx, copulatieorgaan van het simplex-type, accessorisch orgaan postpeniaal en vagina indien aanwezig prepeniaal.

Typesoort : *Minona evelinae* Marcus, 1946 : door oorspronkelijke monotypie.

Andere soorten en hun differentiële kenmerken : zie tabel 3 (app. 1)

Minona degadti Martens, 1983

Pl. 11

Typemateriaal : Eén reeks coupes; het vooreinde van het dier is beschadigd (holotype) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Zuidelijke Bocht van de Noordzee, 51°12'32"NB en 2°39'48"OL, fijn zand, 15 m.

Andere localiteiten : Deze soort werd op een tweede plaats in de Zuidelijke Bocht van de Noordzee aangetroffen : 51°15'25"NL en 2°53'24"OL, in slib met klei, 6 m.

Bestudeerd materiaal : Tekeningen gemaakt door Daniël Degadt, die in kader van een licentiaatsverhandeling deze soort heeft verzameld en bestudeerd, evenals het door hem aangelegd materiaal nl. één totoppreparaat en een reeks coupes (holotype).

Beschrijving

Minona degadti is ongeveer 2,5 mm lang, 0,2 mm breed niet gepigmenteerd en zonder oogvlekken. Het vooreinde is afgerond en voorzien van lange tastharen. Het achtereinde, waarschijnlijk niet voorzien van kleefpapillen, is afgerond en draagt eveneens enkele lange tastharen en grote rhabdoidklieren (van het type gg₁). De epidermis met uitgezakte kernen is gecilieerd, de ciliën zijn 1,5 tot 2 µm lang. De farynx bevindt zich in de tweede helft van het lichaam en is ongeveer 150 µm lang en 75 µm breed.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Testes werden niet geobserveerd. In levend materiaal zijn de beide vasa deferentia zichtbaar (door aanwezigheid van spermatozoiden), ze versmelten en vormen de vesicula seminalis die deel uitmaakt van een copulatieorgaan met uitgestulpte penispapil. In coupemateriaal is deze structuur duidelijk te herkennen. Het copulatieorgaan is van het simplex-type en niet voorzien van harde structuren. Het bestaat uit een sferische bulbus (vesicula seminalis) die omgeven is door goed ontwikkelde inwendige circulaire en uitwendige longitudinale spieren. Deze spieren vormen ventraalwaarts de penispapil. Het epitheel met niet-uitgezakte kernen is dik en secretorisch ter hoogte van de penispapil en bevat eosinofiel secreet (prostaatklieren). Een accessorisch glandulair orgaan is aanwezig achter het copulatieorgaan. De bulbus van het accessorisch orgaan is gevuld met eosinofiel secreet en omgeven door een dubbele spierlaag. De spieren van beide lagen verlopen loodrecht op elkaar. Het accessorisch orgaan is voorzien van een licht gebogen stilet : 26 µm lang. Dit stilet draagt een vrij grote laterale

tand (zie fig. C pl. 11). De porus van het accessorisch orgaan bevindt zich in het midden tussen de vrouwelijke en de mannelijke porus.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De oviducten evenals het eerste deel van het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal werd niet geobserveerd. Even voor het copulatieorgaan is het vrouwelijk kanaal verbreed en vormt een bursa met goed ontwikkeld epitheel met intra-epitheliale kernen. Dit epitheel is niet van het resorberend type noch secretorisch. De bursa opent via een korte weinig ontwikkelde vagina naar buiten. Vanaf de bursa verloopt het gespierd vrouwelijk kanaal lateraal, langs de linkerzijde, van het copulatieorgaan en het accessorisch orgaan en mondt uit in de vrouwelijke porus, die omgeven is door talrijke vrouwelijke klieren.

***Minona hastata* sp.n.**

Pl. 11
Pl. 14 fig. A

Typemateriaal : Eén totopreparaat, geprepareerd met lactofenol (holotype) (ZC-LUC)

Typelocaliteit : Indonesië, Zuid-Sulawesi, eiland Kajangan, litoraal, koraalzand, 22.10.84.

Bestudeerd materiaal : Eén levend dier dat geprepareerd werd als totopreparaat (holotype).

Etymologie : De naam verwijst naar de vorm van het accessorisch stilet (hasta (L.) : speer).

Beschrijving

Deze kleine soort is ongeveer 1 mm lang, niet gepigmenteerd en zonder gepigmenteerde oogjes. De epidermis is voorzien van kleine smalle rhabdieten die alleen of maximum in groepjes van vier aanwezig zijn. Het vooreinde is afgerond en voorzien van enkele olieachtige druppels. Het achtereinde, variabel in vorm, is bezet met talrijke kleefpapillen. De farynx ligt in de tweede lichaamshelft en is aan de basis voorzien van talrijke klieren. Alleen elementen van het mannelijk voortplantingsstelsel werden geobserveerd. Acht testes liggen in één rij mediane voor de farynx. De copulatiebulbus is van het simplex-type en is ventraal georiënteerd. Het bestaat uit een vesicula seminalis, met een diameter van 40 µm, enkele prostaatklieren en een kleine penisapil. Achter de copulatiebulbus is een accessorisch glandulair orgaan aanwezig. Dit orgaan draagt een extreem lang stilet (70 µm) dat naar voor is georiënteerd. Het accessorisch orgaan

is omgeven door een dikke gespierde wand. Of dit accessorisch orgaan zijn eigen porus bezit kon niet geobserveerd worden. Achter het accessorisch orgaan bevindt zich de vrouwelijke porus omgeven door talrijke klieren.

Minona indonesiana sp.n.

Pl. 13

Typemateriaal : Eén totopreparaat (holotype) (ZC-LUC)

Typelocaliteit : Indonesië, Zuid-Sulawesi, eiland Bone Tambung, koraalzand, juist onder de laagwaterlijn, 04.10.84.

Andere localiteiten : Deze soort werd nog op twee andere localiteiten aangetroffen in dezelfde archipel : Galesong, koraalzand, litoraal; Kajungan, koraalzand, juist onder de laagwaterlijn.

Bestudeerd materiaal : In elke localiteit werd er telkens slechts één exemplaar gevonden. Zij werden levend bestudeerd en geprepareerd met lactofenol als totopreparaat.

Beschrijving

Minona indonesiana is 1-1,5 mm lang, niet gepigmenteerd en zonder oogjes. De gecilieerde epidermis is voorzien van banaanvormige rhabdieten. Deze zijn zeer talrijk aanwezig ter hoogte van beide lichaamsuiteinden. De farynx ligt in de tweede helft van het lichaam. Even achter de farynx vertoont het lichaam een kleine insnoering : postfaryngaal septum of diafragma (zie deel III). Vitellaria werden niet geobserveerd. De ovaria liggen juist vóór de farynx. Beide oviducten versmelten achter de farynx en vormen het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Dit kanaal werd geobserveerd tot aan het copulatieorgaan. Prepeniaal is er geen specialisatie in bursa noch vagina. Ongeveer negen paar testes, zijn aanwezig voor de farynx en gerangschikt in twee latero-mediane rijen. Het copulatieorgaan is van het simplex-type en bestaat uit een grote vesicula seminalis. Prostaatklieren en penispapil werden niet geobserveerd. Het postpeniaal accessorisch orgaan is voorzien van een stilet dat ongeveer 30-32 μ m lang is en waarvan de proximale opening in hetzelfde vlak ligt als de lengterichting van het stilet. Het accessorisch orgaan is naar vóór georiënteerd en opent in een breed atrium waarvan de porus omgeven is door talrijke klieren. Of dit atrium ook als mannelijk atrium fungeert kon niet worden uitgemaakt. Er werd evenmin een verbinding van het vrouwelijk kanaal met dit atrium geobserveerd.

Bespreking van het genus

De opmerking van Karling (1966a) dat het genus *Monocelis* één van de moeilijkste is binnen de Proseriata geldt eveneens voor het genus *Minona*. Sedert Karlings revisie (1966a) is het aantal soorten binnen het genus gestegen van 6 tot 17, hiervan werden er drie door ons toegevoegd. Het identificeren van de verschillende soorten gebeurt bij voorkeur aan de hand van de soortbeschrijvingen. De belangrijkste diagnostische kenmerken werden gebundeld in tabel 3 (app. 1). De door ons beschreven soorten zijn op volgende wijze te onderscheiden van de andere soorten. *M. hastata* en *M. degadti* zijn te herkennen aan de vorm van het accessorisch stilet. In *M. hastata* is dit extreem lang (ong. 70 μm) en bijna naaldvormig, terwijl in *M. degadti* het stilet een grote laterale tand draagt en een sterk ontwikkelde basale plaat heeft (groter dan het eigenlijke stilet). *M. indonesiana* is te herkennen door de afwezigheid van zowel bursa als vagina en door de aanwezigheid van een groot atrium tussen het copulatieorgaan en het accessorisch orgaan.

Het is zeer moeilijk om binnen het genus fylogenetische verwantschappen te achterhalen gezien de mogelijke homoplasie van de kenmerken die een belangrijke rol spelen bij het onderscheiden van soorten. Het is zelfs niet zeker dat het genus een monofyletisch taxon is aangezien door "outgroup comparison" blijkt dat alle genuskenmerken plesiomorf kunnen zijn. Ax & Sopott (1985) beschouwen de afwezigheid van de vagina als een synapomorfie voor alle soorten in het genus zonder vagina (zie tab. 3 app. 2). De reductie van de vagina is een apomorfie (zie deel III) maar of ze een synapomorfie is laten wij voorlopig in het midden.

M. bistylifera is de enige soort met een stilet in het copulatieorgaan. Karling et al. (1972) hebben deze soort waarschijnlijk als een *Minona* beschouwd op basis van de afwezigheid van cirrusstekels en de aanwezigheid van het stilet hetgeen in eerste instantie een copulatieorgaan van het simplex-type impliceert. Dit is niet noodzakelijk, zie o.a. *Duplominona sieversi* en *D. axi*. De tekeningen van *M. bistylifera* laten eveneens vermoeden dat het copulatieorgaan mogelijks niet van het simplex-type is (Karling et al. 1972 fig. 13). Een studie van het typemateriaal dient eerst uitgevoerd te worden vooralleer de positie van deze soort bepaald kan worden.

Genus *Preminona* Karling, 1966

Diagnose : Minoninae met de farynx in de tweede lichaamshelft, ovaria vóór de farynx, copulatieorgaan van het simplex-type, accessorisch orgaan prepeniaal en de vagina prepeniaal vóór het accessorisch orgaan.

Typesoort : *Preminona insularis* (Meixner, 1928) : door monotypie

Bespreking van het genus

Preminona insularis werd oorspronkelijk beschreven als *Monocelis insularis* Meixner, 1928 en werd later door Marcus (1946) ondergebracht in het genus *Minona* Marcus, 1946. Op basis van de ligging van het accessorisch orgaan (prepeniaal) brengt Karling (1966a) deze soort over naar een nieuw genus. Deze soort is uitsluitend gekend van de typelocaliteit : Adriatische kust, Lussine, in slib tussen de klippen. Voor meer informatie zie Meixner (1928).

De tekeningen en beschrijving van Meixner laten toe dit prepeniaal accessorisch orgaan te vergelijken met het accessorisch orgaan bij de andere Minoninae. Morfologisch is dit orgaan identiek (criterium voor homologie). De prepeniale ligging van het accessorisch orgaan bij *Preminona insularis* is een apomorfie (voor de soort). Er zijn op dit ogenblik geen fylogenetische argumenten om deze soort onder te brengen in een apart genus. Ook hier wensen we geen wijzigingen door te voeren vooralleer deze soort grondig wordt herbestudeerd.

Genus *Peraclistus* Steinböck, 1932

Diagnose : Minoninae met de farynx in de tweede lichaamshelft, ovaria vóór de farynx, copulatieorgaan van het simplex-type, accessorisch orgaan postpeniaal achter de eveneens postpeniale vagina.

Typesoort : *Peraclistus oofagus* (Friedman, 1924) : door oorspronkelijke monotypie.

Andere soorten : *Peraclistus itaipus* (Marcus, 1950)

Peraclistus stimula (Ax & Ax, 1977) comb.n.

Bespreking van het genus

De status van dit genus werd uitvoerig bediscussieerd door Karling (1966a), Ball & Hay (1977) en in de revisie van het genus door Fleming & Burt (1978a). Voor meer informatie wordt verwezen naar deze laatste evenals naar E. Martens (1985) voor de bouw van het copulatieorgaan op E.M.-niveau bij *Peraclistus oofagus*.

Het genus *Peraclistus* omvat nu alle soorten met een copulatieorgaan van het simplex-type en met een postpeniale vagina. Op basis van deze twee kenmerken hebben we *Minona stimulata* Ax & Ax, 1977 ondergebracht in dit genus.

Peraclistus westbladi (Karling, 1966) werd op basis van het copulatieorgaan dat van het duplex-type is door ons ondergebracht in een door ons nieuw beschreven genus : *Duploperaclistus* Martens, 1983 (zie aldaar en de subfamilie bespreking).

Genus *Ectocotyla* Hyman, 1944

Diagnose : Minoninae met de farynx in de eerste lichaamshelft, ovaria achter de farynx, copulatieorgaan van het simplex-type, accessorisch orgaan postpeniaal achter de eveneens postpeniale vagina .

Typesoort : *Ectocotyla hirudo* (Levinsen, 1879) door oorspronkelijke monotypie.

Bespreking van het genus

Voor een historisch en morfologisch overzicht van dit monospecifiek genus wordt verwezen naar de revisie van Fleming & Burt (1978b).

Genus *Duplominona* Karling, 1966

Diagnose : Minoninae met de farynx in de tweede lichaamshelft, ovaria vóór de farynx, copulatieorgaan van het duplex-type, accessorisch orgaan postpeniaal, vagina indien aanwezig prepeniaal, eventueel gepaard.

Typesoort : *Duplominona mica* (Marcus, 1951) : door oorspronkelijke aanduiding.

Andere soorten en hun differentiële kenmerken : zie tabel 4 (app. 1).

Duplominona septentrionalis Martens, 1983

Pl. 15
Pl. 25 fig. A-C

Typemateriaal : Eén reeks serie coupes (holotype) en twee totopreparaten (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Zuidelijke Bocht van de Noordzee, 52°36'30" NB en 4°33'00" OL, zand, 30 m.

Andere localiteiten : Deze soort werd in verschillende zanderige sublitorale stations van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee aangetroffen (Martens 1983). Prof. Schockaert verzamelde enkele exemplaren van deze soort in het sublitoraal te Kristineberg (Zweden) en Dr. Curini-Galletti in het litoraal van een beschermde baai te Roscoff (Frankrijk).

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende dieren afkomstig van verschillende localiteiten uit het sublitoraal van de Noordzee (Martens 1983). Typemateriaal en enkele totopreparaten van het materiaal verzameld door Prof. Schockaert en Dr. Curini-Galletti.

Beschrijving

Duplominona septentrionalis is ongeveer 1.6 tot 1.8 mm lang en 0.2 mm breed. De dieren zijn niet gekleurd en gepigmenteerde oogjes zijn afwezig. Het vooreinde is afgerond en bevat enkele olieachtige druppels. Het achtereinde is breed, afgerond en bezet met talrijke kleefpapillen. De epidermis is voorzien van eosinofiele rhabdieten, 1-1,5 µm lang. De farynx ligt juist vóór het laatste derde deel van het lichaam.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Ongeveer 14-18 testes zijn gerangschikt in twee niet symmetrische rijen mediaan vóór de farynx. Het copulatieorgaan is een sferisch gespierde bulbus bestaande uit een vesicula seminalis, een vesicula granulorum en een cirrus met centraal stilet. De cirrustekels zijn ongeveer alle gelijk in vorm, 6-8 µm lang en 2 µm breed

aan hun basis. Het stilet is 25 μm lang en 11 μm breed. De cirrus opent via een langwerpige atrium dat omgeven is door talrijke circulaire spieren.

Postpeniaal is een accessorisch glandulair orgaan aanwezig. Het is omgeven door een weinig gespierde wand en draagt een licht gebogen stilet van 20 μm . Uit coupemateriaal is niet met zekerheid af te leiden of dit orgaan een eigen porus bezit. Daarentegen is op het levend materiaal een afzonderlijke porus waargenomen.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De twee ovaria liggen lateraal vóór de farynx. De vitellaria strekken zich uit vanaf het midden van de rij testes tot ver in het achtereinde. De oviducten versmelten achter de farynx en vormen het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal dat bekleed is met een niet gecilieerd epitheel voorzien van intra-epitheliale kernen. Prepeniaal is dit vrouwelijk kanaal een weinig verbreed en verbonden met de buitenwereld via een korte licht gespierde vagina. Deze verbreding (bursa) is niet voorzien van een secretorisch epitheel. Vanuit deze bursa verloopt het vrouwelijk kanaal achterwaarts over de copulatiebulbus naar de vrouwelijke porus die omgeven is van talrijke erythrofile klieren.

Duplominona paucispina Martens, 1984

Pl. 16

Typemateriaal : Twee reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype en twee totopreparaten (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, baai van Calvi, Oscelluccia, fijn tot gemiddeld zand, 10-12 m.

Andere localiteiten : Deze soort werd op een vijftal verschillende localiteiten aangetroffen in het sublitoraal van de baai van Calvi, steeds in fijn tot gemiddeld zand, op een diepte van 8-30 m.

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende individuen waarvan enkele werden gefixeerd (typemateriaal).

Beschrijving

Duplominona paucispina is 1.4-1.6 mm lang en 0.1 mm breed en niet voorzien van pigment of oogjes. Het afgerond achtereinde is bezet met talrijke kleefpapillen. Het vooreinde is transparant, afgerond en voorzien van olieachtige druppels. De epidermis is 2 tot 2.5 μm hoog, is gecilieerd (met uitzondering van het achtereinde) en bevat talrijke kleine eosinofiele rhabdieten (1 μm lang). De farynx ligt in de tweede lichaamshelft.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Acht testes liggen mediaan in één rij vóór de farynx. Het copulatieorgaan is een globulair gespierde bulbus met een diameter van ongeveer 26 μm en bestaat uit een vesicula seminalis, enkele prostaatklieren en een korte cirrus met 9 stekels. Deze stekels zijn uniform en zijn 5-5.5 μm lang en 5 μm breed aan de basis. Zij liggen alle in hetzelfde plan en vormen zo een cirrus bestaande uit één gordel van 9 stekels. In weinig platgedrukte specimens is de copulatiebulbus ventraal georiënteerd en zijn de prostaatklieren niet zichtbaar. Bij sterk geplette individuen en op coupemateriaal zijn prostaatklieren aan weerszijden van de copulatiebulbus waarneembaar. Zij monden uit in het distale deel van de vesicula seminalis.

Het accessorisch glandulair orgaan ligt postpeniaal en heeft zijn eigen opening. Twee soorten secret zijn aanwezig in de bulbus : een grof korrelig basofiel secret in het proximaal deel van de bulbus en een fijn korrelig eosinofiel secret in het distaal deel van de bulbus. Bij levende dieren leek het proximaal deel van de bulbus op een grote lege holte. Het accessorisch stilet is licht gekromd en 19 μm lang.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Beide oviducten versmelten achter de farynx en vormen het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Dit kanaal is weinig gespierd, niet gecilieerd en voorzien van intra-epitheliale kernen. Prepeniaal is dit kanaal licht verbreed en vormt een bursa met een epitheel van het resorberend type. Caudaal staat deze bursa in verbinding met de buitenwereld via een weinig gespierde vagina. Vanuit de bursa zet het vrouwelijk kanaal zich achterwaarts verder over de bulbus en het accessorisch orgaan en eindigt in de vrouwelijke porus die omgeven is door talrijke klieren.

Duplominona corsicana Martens, 1984

Pl. 17

Typemateriaal : Vijf reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype en drie totopreparaten (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, baai van Calvi, Pointe de la Revellata, gemiddeld tot grof zand, 30-40 m.

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende dieren waarvan enkele gefixeerd (typemateriaal).

Beschrijving

Levende dieren zijn 2-3 mm lang en 0.2 mm breed, zonder pigment noch oogjes. Het vooreinde is licht verbreed, afgerond en bevat talrijke olieachtige druppels voor de statocyst. Het achtereinde is driehoekig en is bezet met talrijke kleefpapillen. De farynx ligt vóór het laatste derde deel van het lichaam en is aan de basis voorzien van talrijke klieren.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Tien testes liggen mediaan vóór de farynx. Het copulatieorgaan is een globulair gespierde bulbus, ongeveer 80-90 μm lang en omsluit de vesicula seminalis, de vesicula granulorum en een cirrus. De vesicula granulorum blijft beperkt tot het distaal epitheel van de vesicula seminalis. De cirrus is cilindrisch, 20 μm lang en 9 μm breed. De stekels zijn uniform en ongeveer 1-1.5 μm lang.

Het accessorisch glandulair orgaan bevindt zich achter het copulatieorgaan, is omgeven door een dikke spierwand en draagt een stilet van 20 μm lang. Het heeft zijn eigen opening naar de buitenwereld.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De ovaria zijn gelegen vóór de farynx. De vitellaria strekken zich uit vanaf de voorste testes tot aan de vagina. Beide oviducten versmelten achter de farynx en vormen het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Dit kanaal is weinig gespierd en voorzien van een niet gecilieerd epitheel met intra-epitheliale kernen. Het eerste deel van dit kanaal vormt een bursa van het resorberend type. Caudaal staat deze bursa via een zwak gespierde vagina in verbinding met de buitenwereld. Het vrouwelijk kanaal zet zich verder over het copulatieorgaan en het accessorisch orgaan naar de vrouwelijke porus die omgeven is door talrijke erythrofiële klieren.

Duplominona longicirrus Martens, 1984

Pl. 18

Typemateriaal : Twee totopreparaten waarvan één aangeduid als holotype (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, baai van Calvi, Pointe de la Revellata, gemiddeld tot grof zand, 18-30 m.

Bestudeerd materiaal : Twee levende exemplaren die geprepareerd werden als totopreparaat (typemateriaal).

Beschrijving

Levende dieren zijn 2.7-3 mm lang en 0.3 mm breed, zonder pigment en zonder oogjes. Het voor- en achtereinde zijn beide afgerond. Het achtereinde is voorzien van talrijke kleefpapillen. Over het hele lichaam verspreid, maar voornamelijk in het voor- en achtereinde, bevinden er zich grote rhabdoidklieren van het type gg_1 . De farynx ligt juist achter het midden van het lichaam en is aan de basis voorzien van talrijke klieren.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Ongeveer 7-8 paar testes zijn gerangschikt in twee medio-laterale rijen voor de farynx. Het copulatieorgaan is extreem lang, ongeveer 250 μm , en bezit een cirrus met een lengte van 65-90 μm bij levende dieren. De cirrus is bezet met talrijke zeer fijne stekels, ongeveer 0.5 μm lang, die bij levende dieren slechts als puntjes worden waargenomen. Aan de basis van de cirrus zijn enkele prostaatklieren aanwezig (vesicula granulorum). Bij de observaties van levende dieren was zowel de inwendige als de uitwendige spierwand zichtbaar. Zij waren duidelijk van elkaar gescheiden, waarschijnlijk door een losmazig parenchym en/of een hydrostatische vloeistof.

Het accessorisch glandulair orgaan is gelegen achter het copulatieorgaan. Het is omgeven door een dikke spierwand en draagt een licht gebogen stilet met een lengte van 22 μm . Het orgaan is ventraal georiënteerd en mondt uit in de buitenwereld door een eigen porus.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Beide oviducten versmelten even vóór het copulatieorgaan en vormen een bursa. Caudaalwaarts is deze bursa sterk gespierd en zet zich geleidelijk verder in het zwak gespierd vrouwelijk kanaal. Aan de voorkant, ter hoogte van de overgang oviducten en bursa lijken talrijke klieren aanwezig te zijn; of dit echte klieren zijn of een weefsel van het resorberend type kan niet met zekerheid uitgemaakt worden. De bursa staat via een weinig gespierde vagina in verbinding met de buitenwereld. Het vrouwelijk kanaal verloopt over de copulatiebulbus naar de vrouwelijke porus die omgeven is door talrijke klieren.

***Duplominona ensigera* sp.n.**

Pl. 19 fig A-D
Pl. 38 fig. B-C

Typemateriaal : Eén totopreparaat (holotype) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, baai van Calvi, voor de haven van het station STARESO, grof zand tussen *Posidonia*, 12 m, 27.03.85.

Bestudeerd materiaal : Eén exemplaar dat na observatie werd geprepareerd als totopreparaat (holotype).

Etymologie : De naam verwijst naar de vorm van het accessorisch stilet (ensis (L) : recht tweesnijdend zwaard).

Beschrijving

Deze relatief grote sublitorale *Duplominona*-soort is ongeveer 3mm lang, niet gepigmenteerd, bezit geen oogjes en is voorzien van talrijke testes. Het vooreinde is licht afgezet en voorzien van olieachtige druppels. Het achtereinde is rond tot driehoekig en is bezet met talrijke kleefpapillen. Dermale rhabdieten noch rhabdoidklieren werden waargenomen.

Het mannelijk voortplantingsstelsel. Een 40- tot 50-tal testes zijn in min of meer twee alternerende rijen gerangschikt vóór de farynx. Het copulatieorgaan is achterwaarts georiënteerd en is sferisch met een diameter van ongeveer 50 μm . De bulbus is bijna volledig gevuld door de vesicula seminalis die de kleine cirrus volledig omsluit. Prostaatklieën werden niet waargenomen. De cirrus is klein ongeveer 20 μm lang en bestaat uit een twaalfstal rijen kleine stekels (ongeveer 2.5 μm). Postpeniaal ligt het accessorisch orgaan. Het is voorwaarts gericht en draagt een vrij robuust stilet, ongeveer 55 μm lang. Het copulatieorgaan en het accessorisch orgaan openen beide in een ruim gemeenschappelijk atrium dat voorzien is van talrijke klieren.

Het vrouwelijk voortplantingsstelsel. Ovaria vóór de farynx. Vitellaria vanaf het derde paar testes tot voor het copulatieorgaan. Postpeniaal is er een bursa met zeer kleine porus (vagina). De bursa is volledig voorzien van een secretorisch epitheel. Of deze bursa nog verder in verbinding staat met een bursa van het resorberend type kon niet geobserveerd worden. Het vrouwelijk kanaal is weinig gespierd en moeilijk te volgen en eindigt achter het accessorisch orgaan in een ruim atrium alvorens het naar buiten opent via de vrouwelijke porus die omgeven is door klieren.

Duplominona muslimini sp.n.

Pl. 20

Typemateriaal : Eén totopreparaat (holotype) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Indonesië, Zuid-Sulawesi, eiland Bone Tambung, koraalstrand, sublitoraal, 20 m, 04.10.84.

Bestudeerd materiaal : Eén levend exemplaar dat na observatie werd geprepareerd als totopreparaat.

Etymologie : De naam verwijst naar Dr. M. Muslimin, hoofd van het "Environmental Study Center" van de Hasanuddin Universiteit te Ujung Pandang.

Beschrijving

Niet gepigmenteerde *Duplominona*-soort zonder oogjes en met 10 testes gerangschikt in één mediane rij voor de farynx. Vier gescheiden genitale porie zijn aanwezig, elk omgeven door klieren. Binnen de prepeniale bursa werd een granulaire structuur waargenomen. Of dit de plaats is waar de oviducten de bursa binnentreden of waar het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal de bursa verlaat kan niet bevestigd worden. Het copulatieorgaan is voorzien van een kleine cirrus met 12 stekels die in één enkele gordel gelegen zijn. De cirrusstekels zijn 2-3 µm lang. In vergelijking met het copulatieorgaan is het postpeniaal accessorisch orgaan vrij groot. Het accessorisch stilet is ongeveer 20 µm lang.

Duplominona samaloniae sp.n.

Pl. 21

Pl. 25 fig. F

Typemateriaal : Eén totopreparaat (holotype) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Indonesië, Zuid-Sulawesi, eiland Samalona, koraalstrand, 12 m, 30.09.84.

Bestudeerd materiaal : Eén levend exemplaar dat na observatie werd geprepareerd als totopreparaat.

Etymologie : De naam verwijst naar een onbewoond eiland waar de soort werd gevonden.

Beschrijving

Lange smalle *Duplominona*-soort, ongeveer 3 mm lang, zonder oogjes en epidermaal pigment. De darm is lichtroze tot groen gekleurd naargelang de

inhoud. Enkele olieachtige druppels zijn aanwezig vóór de statocyst. Het achtereinde vernauwt spits en is voorzien van talrijke kleefpapillen. Bij observatie op levende dieren werden kleine platte rhabdieten waargenomen in de epidermis. De farynx ligt in de tweede lichaamshelft. Vier paar testes zijn gelegen voor de vitellaria. De vitellaria strekken zich uit tot aan het copulatieorgaan. De ovaria liggen juist vóór de farynx. Prepeniaal is een bursa aanwezig; een vagina werd niet waargenomen. Vanuit de bursa zet het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal zich verder tot aan de vrouwelijke porus die omgeven is door talrijke klieren. Het copulatieorgaan bestaat uit een vesicula seminalis, een vesicula granulorum en een cirrus met centraal stilet. Wanneer de cirrus niet uitgestulpt is reikt deze van het distaal tot het proximaal einde van het copulatieorgaan en bevindt de vesicula granulorum zich caudaal in de bulbus. Het 100 μm lange stilet is over de gehele lengte omgeven door de cirrus. Cirrusstekels variëren van 1 μm (proximaal) tot 3 μm (distaal). Het postpeniaal accessorisch orgaan is vrij klein en heeft zijn eigen porus. Het accessorisch stilet is 10-12 μm lang.

Duplominona axi sp.n.

Pl. 22

Typemateriaal : Drie totopreparaten waarvan één aangeduid als holotype, twee reeksen serie coupes en een reeks semi-dunne coupes (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Indonesië, Zuid-Sulawesi, ten noorden van Ujung Pandang, fijn vulkanisch zand, juist onder de laagwaterlijn, 12.10.84.

Bestudeerd materiaal : Zes levende dieren die na observatie werden gefixeerd (typemateriaal).

Etymologie : De soortnaam verwijst naar Prof. Dr. Ax (Göttingen) die een belangrijke bijdrage heeft geleverd in de kennis van het genus *Duplominona*.

Beschrijving

Deze kleine *Duplominona*-soort is ongeveer 1-1.2 mm lang, niet gepigmenteerd en zonder oogjes. De epidermis is voorzien van talrijke smalle rhabdieten die extreem abundant zijn in het caudale einde. Dit einde is ook bezet met kleefpapillen. De farynx ligt in het laatste derde deel van het lichaam. Ongeveer 14 testes liggen alternerend vóór de farynx. De vitellaria strekken zich vanaf de voorste testis tot achter het copulatieorgaan. De ovaria liggen voor de farynx. Zowel op levende dieren als op

coupermateriaal werden noch vagina noch bursa waargenomen. Slechts 2 genitale poriën zijn aanwezig. De mannelijke porus fungeert hier tevens als porus voor het accessorisch orgaan. Het copulatieorgaan bestaat uit een grote vesicula seminalis die rostraalwaarts overgaat in een vrij uitgebreide vesicula granulorum. Deze vesicula granulorum is caudaalwaarts gebogen en gaat over in een cirrus zonder stekels maar met stilet. Het stilet is 26-27 μm lang. Niettegenstaande de cirrus niet voorzien is van stekels is het copulatieorgaan duidelijk van het duplex-type en voorzien van een uitstulpbare ductus ejaculatorius (cfr. fig. E' pl. 80). Het postpeniaal accessorisch orgaan is voorzien van een stilet, met een lengte van ongeveer 20 μm .

***Duplominona makassarensis* sp.n.**

Pl. 23

Pl. 25 fig. D-E

Typemateriaal : Twee totopreparaten waarvan één aangeduid als holotype en één reeks coupes (slechte kwaliteit) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Indonesië, Zuid-Sulawesi, eiland Kudingareng Lompo (niet ver van de haven van Ujung Pandang), koraalstrand, juist onder de laagwaterlijn, 24.10.84.

Bestudeerd materiaal : Drie levende exemplaren die na observatie gefixeerd werden (typemateriaal).

Etymologie : De soortnaam verwijst naar de oude naam (Makassar) voor de hoofdstad Ujung Pandang (Sulawesi).

Beschrijving

Levende dieren zijn ongeveer 1.5 mm lang en 0.1 mm breed, niet gepigmenteerd en zonder oogjes. Olieachtige druppels zijn aanwezig vóór de statocyst. Het achtereinde, bezet met grote kleefpapillen, is voorzien van enkele grote rhabdoidklieren van het type gg_1 . De farynx ligt juist achter het midden van het lichaam. Een postfaryngaal diafragma is aanwezig.

Het mannelijk voortplantingsstelsel. Zeven testes liggen mediaan in één rij vóór de farynx. Het mannelijk copulatieorgaan is ovaal en heeft een totale lengte van 75-80 μm . Het bestaat uit een grote vesicula seminalis, twee groepen van prostaatklieën die de bulbus dorso-lateraal binnentreden en een cirrus met een lengte van 58-60 μm . De proximale stekels zijn langer (4-5 μm) dan de distale (3-4 μm). De cirrusstekels zijn netjes gerangschikt in regelmatige longitudinale rijen. Achter het copulatie-

orgaan bevindt zich het accessorisch orgaan. Het stilet is ongeveer 12 μm lang. Het copulatieorgaan en het accessorisch orgaan hebben beide hun eigen porus.

Het vrouwelijk voortplantingsstelsel. Ovaria liggen juist vóór de farynx. Beide oviducten versmelten achter de farynx en vormen het gemeenschappelijke vrouwelijk kanaal. Dit kanaal is vóór het copulatieorgaan verbreed en vormt een sferische bursa met een goed gespierde wand. Deze bursa staat via een gespierde vagina in verbinding met de buitenwereld. De vaginale porus is omgeven door talrijke klieren. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal zet zich achterwaarts verder over het copulatieorgaan en het accessorisch orgaan en opent in de buitenwereld via de vrouwelijke porus die omgeven is door talrijke klieren. Achter deze vrouwelijke klieren bevinden zich de klieren van het type gg_2 .

Duplominona sulawesiensis sp.n.

Pl. 14 fig. D
Pl. 24

Typemateriaal : Vier totopreparaten waarvan één is aangeduid als holotype (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Indonesië, Zuid-Sulawesi, eiland Samalona, koraalstrand, 6-12 m, 30.09.84.

Andere localiteiten : Naast de typelocaliteit werd deze soort eveneens aangetroffen voor het eiland Kudingareng Keke, in koraalstrand op een diepte van 20 m.

Bestudeerd materiaal : Vier levende exemplaren waarvan één gefixeerd als totopreparaat (holotype).

Etymologie : De naam verwijst naar het eiland Sulawesi.

Beschrijving

Levende dieren ongeveer 2 mm lang en 0.1 mm breed, zonder pigment en oogjes. Het vooreinde, voorzien van olieachtige druppels, is licht afgezet van de rest van het lichaam door een kleine insnoering vóór de statocyst. Verspreid over het hele lichaam bevat de epidermis kleine rhabdieten. Het achtereinde is voorzien van verschillende grote rhabdoidklieren; ongeveer 10 μm lang. Het is niet duidelijk of deze van het type gg_1 of gg_3 zijn. Talrijke grote kleefpapillen zijn ook aanwezig op het achtereinde. De farynx ligt in de tweede lichaamshelft en is sterk variabel van vorm. Vijf tot zes testes liggen in één rij voor de farynx. De ovaria liggen

voor de farynx. De copulatiebulbus is ongeveer 65 μm lang en voorwaarts georiënteerd. De cirrus, ongeveer 35 μm lang, is voorzien van stekels met een lengte van 4 μm die mooi gerangschikt zijn in kransen. Het accessorisch orgaan, postpeniaal gelegen, heeft zijn eigen porus en draagt een klein stilet. Dit stilet is ongeveer 12 tot 15 μm lang en draagt een kleine scherpe tand. Het vrouwelijk kanaal is verbreed vóór het copulatieorgaan en vormt een bursa. Deze bursa staat in verbinding met de buitenwereld via een vagina. Het laatste deel van het vrouwelijk kanaal is sterk gespierd en verbreed waardoor het zeer opvallend is bij levende dieren. Het opent naar buiten via de vrouwelijke porus die omgeven is door talrijke klieren.

Duplominona celtica sp.n.

Pl. 14 fig. E-F

Typemateriaal : Geen

Typelocaliteit : Frankrijk, Roscoff, in een beschermde baai, fijn zand, litoraal, 24.07.86.

Bestudeerd materiaal : Drie (niet permanente) preparaten die gebruikt werden voor karyologische studie (materiaal van Dr. Curini-Galletti).

Etymologie : De naam verwijst naar het gebied waar de soort gevonden is (Celticum (L.) : het rijk der Kelten).

Beschrijving en bespreking

Enkele exemplaren van deze soort werden verzameld door Dr. Curini-Galletti. Volgens Dr. Curini-Galletti vertoont deze soort al de *Duplominona* kenmerken. Er is echter geen informatie van levende exemplaren noch van coupemateriaal beschikbaar. De enige morfologische informatie is afkomstig van de preparaten die gebruikt werden voor karyologisch onderzoek.

Hieruit blijkt dat de cirrus zwaar gebouwd is (60-70 μm lang) en bezet met sterk "gesclerotiseerde" soms haakvormige stekels van 5 tot 6.5 μm . Het accessorisch stilet is ong. 20 μm lang en niet gebogen.

Aangezien geen enkele van de gekende soorten beantwoordt aan deze observaties (zie foto's E en F pl. 14) laat deze beperkte informatie toch toe deze soort ondubbelzinnig te herkennen en een nieuw taxon in te voeren

voor deze specimens. In de bespreking van het genus zal deze soort echter niet meer vermeld worden.

Bespreking van het genus

De belangrijkste differentiële kenmerken die de respectievelijke soorten onderscheiden zijn samengevat in tabel 4 (app. 1).

Twee van de nieuwe soorten bezitten een centraal stilet in de cirrus : *D. samalonae* (cirrus met stekels) en *D. axi* (cirrus zonder stekels). Tot nu toe is alleen *D. sieversi* gekend met een cirrus zonder stekels en met stilet. *D. axi* verschilt van deze soort doordat de mannelijke porus versmolten is met de accessorische porus en doordat het stilet 26 tot 27 μm lang is en achterwaarts georiënteerd. Bij *D. sieversi* is de vaginale porus versmolten met de mannelijke porus en de accessorische porus met de vrouwelijke porus, het stilet is voorwaarts georiënteerd en ongeveer 32 tot 36 μm . *D. samalonae* verschilt sterk van de andere soorten met een stilet in de bestekelde cirrus doordat het stilet 100 μm lang is en over de gehele lengte van het copulatieorgaan verloopt. De lengte van het stilet bij de gekende soorten van de Galapagos-groep (*D. galapagoensis*, *D. karlingi*, *D. krameri*) varieert tussen 22 en 45 μm , in *D. septentrionalis* is het stilet ongeveer 25 μm en in *D. stilifera* ongeveer 62 μm .

Drie van de nieuwe soorten hebben de vier genitale poriën gescheiden en hebben een cirrus met stekels maar zonder stilet (plesiomorfe kenmerken) : *D. muslimini*, *D. sulawesiensis* en *D. makassarensis*. De gekende soorten met deze kenmerken zijn : *D. istanbulensis*, *D. paucispina*, *D. corsicana*, *D. longicirrus*, *D. amnica* en *D. mica*. Door zijn korte cirrus met slechts twaalf stekels (2 tot 3 μm lang) gerangschikt in één gordel (dwarse rij) lijkt *D. muslimini* sterk op *D. paucispina*. Deze laatste heeft een cirrus met slechts negen stekels van 5 tot 5.5 μm . De twee andere soorten *D. makassarensis* en *D. sulawesiensis* verschillen beide van elkaar door de vorm van het copulatieorgaan, de grootte van de cirrus, de grootte van de cirrusstekels en de vorm van de bursa en het vrouwelijke kanaal. In *D. sulawesiensis* is de cirrus duidelijk gescheiden van de andere delen van het copulatieorgaan, is slechts 35 μm lang en bezet met stekels van 4 μm . De sferische bursa is weinig gespierd terwijl het achterste deel van het vrouwelijk kanaal wel sterk gespierd is en goed zichtbaar is bij levende dieren. In *D. makassarensis* is de cirrus 58 tot 60 μm lang, bezet met

stekels van 4 tot 5 μm en gedeeltelijk omgeven door de vesicula seminalis. De bursa heeft een dikke gespierde wand terwijl het achterste deel van het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal niet meer gespierd is dan de andere delen. Beide soorten kunnen onderscheiden worden van *D. longicirrus* en *D. corsicana* doordat deze laatste zeer kleine stekels hebben in hun cirrus (van 0.5 tot 1.5 μm) en van *D. amnica* en *D. mica* doordat deze grotere stekels bezitten (ong. 6 tot 7 μm).

De enige nog niet besproken soort met vier poriën is *D. istanbulensis*. De exacte lengte van de stekels en cirrus is niet vermeld in de oorspronkelijke beschrijving, maar de cirrus is afgebeeld met zeer veel kleine stekeltjes. Wij hebben deze soort levend bestudeerd. Het materiaal was afkomstig van de Adriatische kust, Ravenna, brak water, zie pl. 19 fig. E-G). De cirrus is ongeveer 50 μm lang en distaalwaarts zijn de stekels het kleinst ongeveer 2 μm en proximaalwaarts ongeveer 5 μm . Het accessorisch stilet is ongeveer 10 μm (Ax 1959a vermeldt 12 tot 17 μm). Deze lengten liggen in de buurt van deze van *D. makassarensis* en *D. sulawesiensis*, toch zijn er verschillende argumenten om geen van beide te synonymiseren met *D. istanbulensis*. *D. istanbulensis* bezit niet de gespierde bursa zoals bij *D. makassarensis* en het distaal deel van het vrouwelijk kanaal is niet zo sterk gespierd als bij *D. sulawesiensis*. Zoögeografische en ecologische elementen kunnen hier ook in overweging genomen worden. *D. istanbulensis* is een brak water soort terwijl beide Indonesische soorten zuiver marien zijn.

D. ensigera is goed te onderscheiden van de andere soorten door het groot en zwaar gebouwde accessorisch stilet (ongeveer 55 μm lang). Anderzijds is ook de versmelting van de mannelijke porus met deze van het accessorisch orgaan een opvallend kenmerk dat naast deze soort enkel aanwezig is bij *D. axi*.

Uit bovenstaande discussie blijkt duidelijk dat determinatie van de *Duplominona*-soorten problematisch kan zijn en dat de afmetingen van de cirrus, de stekels en het accessorisch stilet (liefst afkomstig van levend materiaal of totopreparaten) noodzakelijk zijn. In verschillende oorspronkelijke beschrijvingen ontbreekt deze informatie. Indien mogelijk hebben we geprobeerd deze afmetingen te berekenen uit de tekeningen bij de originele beschrijvingen. Deze afmetingen worden in tabel 4 (app. 1) in cursief schrift vermeld.

Het trekken van fylogenetische besluiten voor het genus *Duplominona* is o.a. moeilijk omdat de determinerende genuskenmerken alle plesiomorfe kenmerken zijn (copulatieorgaan van het duplex-type, ovaria voor de farynx, accessorisch orgaan postpeniaal, vagina en bursa prepeniaal; zie deel III) waardoor de monofylie van het genus onzeker is. Hierbij komt dat voor de soortkenmerken o.a. de bouw van het copulatieorgaan, het aantal poriën en de aanwezigheid van een stilet, 10 van de 21 soorten de plesiomorfe situatie vertonen (vier gescheiden poriën, cirrus met stekels en geen stilet). Reductie van het aantal genitale poriën, aanwezigheid van een stilet en reductie van de cirrustekels zijn apomorfieën (zie ook het derde deel) en werden door Ax (1977), Ax (1984), Ax & Ax (1977) en Ax & Sopott-Ehlers (1985) gebruikt voor het opstellen van verwantschapsdiagrammen. Reeds eerder hebben we benadrukt dat het gaat om "conflicting characteristics" (Martens 1983). Ax & Sopott-Ehlers (1985) komen eveneens tot dit besluit doch postuleren slechts twee verschillende evolutielijnen waarbij telkens één kenmerk nl. reductie van het aantal poriën of de aanwezigheid van het stilet als een synapomorfie wordt beschouwd voor alle soorten die dat kenmerk bezitten (zie de mogelijkheden aldaar). Naar onze mening zijn beide kenmerken homoplastisch en zijn het resultaat van parallelle evolutie of convergenties, zowel in verschillende als in éénzelfde geografisch gebied. Vandaar dat we ons wensen te beperken tot "hoogstens" fylogenetische conclusies binnen zoögeografische gebieden en dit nog onder voorbehoud (andere dan de tot nu toe gebruikte morfologische kenmerken zullen moeten aantonen of het werkelijk monofyletische taxa zijn). In dit opzicht kan de Galapagoensis-groep (*D. galapagoensis*, *D. karlingi*, *D. krameri* en *D. sieversi*) voorlopig beschouwd worden als monofyletisch op basis van (1) het versmelten van de vagina met de mannelijke porus en de porus van het accessorisch orgaan met de vrouwelijke porus en (2) door de aanwezigheid van een stilet in de cirrus. Voor fylogenetische relaties binnen deze groep zie Ax (1977). Dezelfde toestand van de genitale poriën in *D. kaneohei* is mogelijks een synapomorfie met de Galapagoensis-groep. Verdere relaties van deze groep met de Indonesische, Atlantische of Mediterrane soorten zijn voorlopig onzeker.

Genus *Pseudominona* Karling, 1978

Diagnose : Minoninae met de farynx in de tweede lichaamshelft, ovaria achter de farynx, copulatieorgaan van het duplex-type, accessorisch orgaan postpeniaal achter de parige postpeniale vagina.

Typesoort : *Pseudominona dactylifera* Karling, 1978 : door monotypie.

Voor meer informatie betreffende dit monospecifiek genus wordt verwezen naar Karling (1978).

Genus *Duploperaclistus* Martens, 1983

Diagnose : Minoninae met de farynx in de tweede lichaamshelft, ovaria voor de farynx, copulatieorgaan van het duplex-type, accessorisch orgaan postpeniaal achter de gespierde postpeniale bursa met vagina.

Typesoort : *Duploperaclistus circocirrus* Martens, 1983

Determinatiesleutel voor de soorten

- 1 - Cirrus zonder centraal stilet.....2
 - Cirrus met centraal stilet met een lengte van 17-20 μm*D. garudae*
- 2 - Cirrus lang en met talrijke kleine stekels.....*D. westbladi*
 - Cirrus met distaal lange stekels, 7-9 μm , en met proximaal twee velden van kleine stekels, 0.5 μm*D. circocirrus*

Duploperaclistus circocirrus Martens, 1983

Pl. 26

Pl. 27

Typemateriaal : Verschillende reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype en twee totopreparaten (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Zuidelijke Bocht van de Noordzee, 52°30'00"NB en 4°15'00" OL, 23 m, fijn zand.

Andere localiteiten : Voor de Noordzee werd deze soort naast de typelocaliteit nog in vier andere sublitorale stations teruggevonden, telkens in fijn zand en in het litoraal van het strand voor de Veerse dam in Zeeland (Nederland) en van het klein strand te Oostende. Prof. Schockaert vond deze soort in het sublitoraal voor Kristineberg. Deze soort werd steeds aangetroffen in fijn tot gemiddeld zand

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende dieren afkomstig van bovenvermelde localiteiten (o.a. het typemateriaal) en tekeningen van Prof. Schockaert.

Beschrijving

Witte slanke dieren zonder oogjes, met een lengte van 1-1.7 mm en een breedte van 0.2 mm. Het vooreinde is afgerond en voorzien van lange tastharen en olieachtige druppels voor de statocyst. Het achtereinde is afgerond, bezet met talrijke tastharen, kleefpapillen en grote klieren van het type gg₁. Enkele van deze klieren zijn ook aanwezig in het vooreinde. De farynx ligt in het laatste derde deel van het lichaam. De gecilieerde epidermis is voorzien van zeer fijne rhabdieten die zeer dicht gepakt zijn in het achtereinde.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Twaalf testes liggen mediaan in één rij vóór de farynx. Het copulatieorgaan is peervormig en bestaat uit een sferische vesicula seminalis, een goed ontwikkelde vesicula granulorum en een cirrus met stekels. Het hele orgaan is omgeven door een dikke gespierde wand bestaande uit tenminste twee spierlagen die loodrecht op elkaar gelegen zijn. Prostaatklieën en hun kernen worden zowel in als buiten de bulbus teruggevonden. Twee groepen stekels zijn aanwezig in de cirrus. Distaal bevindt zich de eigenlijke cirrus met stekels van 7-9 µm lang en aan de basis 3-6 µm breed. Proximaal van deze stekels zijn er twee zones met zeer kleine stekels van ongeveer 0.5 µm. Deze stekels zijn alleen te observeren in zeer sterk platgedrukte preparaten. Achter het copulatieorgaan bevindt zich het accessorisch orgaan. Het is omgeven door een dikke spierwand bestaande uit twee spierlagen loodrecht ten opzichte van elkaar gelegen. Het accessorisch stilet is 20 µm lang. De porus van het accessorisch orgaan is duidelijk gescheiden van de vrouwelijke porus.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Eén paar ovaria is gelegen vóór de farynx. De vitellaria strekken zich uit vanaf de tweede testis tot vóór het copulatieorgaan. Beide oviducten versmelten achter de farynx en vormen het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Dit kanaal verbreedt zich achter het copulatieorgaan tot een grote bursa met een sterk gespierde wand. Zowel het vrouwelijk kanaal als de bursa zijn bekleed met een gecilieerd epitheel met uitgezakte kernen. Het vrouwelijk kanaal zet zich verder over het accessorisch orgaan en mondt in de buitenwereld uit via de vrouwelijke porus die omgeven is door talrijke klieren. Achter de porus zijn klieren van het type gg₂ aanwezig.

Duploperaclistus garudae sp.n.

Pl. 28

Typemateriaal : Eén totaalpreparaat (holotype) en één reeks coupes (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Indonesië, Zuid-Sulawesi, Ujung Pandang, fijn vulkanisch zand, 0.25-0.50 m onder de laagwaterlijn, 12.10.84.

Bestudeerd materiaal : Vier exemplaren werden levend geobserveerd, waarvan één werd geprepareerd als totoppreparaat en één voor serie coupes.

Etymologie : De Garuda is een vogel uit de Hindoeïstische mythologie en tevens symbool van de Indonesische onafhankelijkheid.

Beschrijving

Levende dieren zijn ongeveer 2 mm lang en 0.1 mm breed, zonder pigment en zonder oogjes. Het vooreinde is eerder spits en voorzien van talrijke olieachtige druppels. Kleine rhabdieten zijn aanwezig in de epidermis. Het achtereinde is eveneens spits en voorzien van talrijke kleefpapillen, lange tastharen en grote rhabdoidklieren van het type gg₁.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Acht testes liggen in een mediane rij voor de farynx. Het copulatieorgaan is naar voor georiënteerd en ongeveer 70 µm lang. De cirrus, 23-25 µm lang, is voorzien van relatief weinig stekels. De stekels variëren van 2-3 µm. De ventrale zijde van de cirrus is bezet met meer stekels dan de dorsale zijde. Talrijke prostaatklieren zijn aanwezig tussen de cirrus en de vesicula seminalis. In de cirrus is een stilet aanwezig dat 17-20 µm lang is. In levende dieren is dit stilet uitsluitend te zien bij sterk platgedrukte totoppreparaten en is flexibel (zwakke sclerotisatie). Het postpeniaal accessorisch orgaan is naar achter georiënteerd en is voorzien van een stilet met een lengte van 12 µm. De porus van dit orgaan ligt zeer dicht bij - bijna versmolten met - de vrouwelijke porus.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De ovaria liggen juist voor de farynx. De vitellaria strekken zich uit vanaf de eerste testes tot aan het copulatieorgaan. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal verbreedt zich tussen het copulatieorgaan en het accessorisch orgaan tot een bursa met vagina. Vagina en bursa zijn gespierd en zo te zien niet van het resorberend type. Het vrouwelijk kanaal zet zich achterwaarts verder en opent in de vrouwelijke porus die omgeven is door talrijke klieren.

Duploperaclistus westbladi (Karling, 1966)

Synonymie : *Peraclistus itaipus* in Westblad 1952a (partim)
Duplominona westbladi Karling, 1966
Peraclistus westbladi in Ball & Hay 1977
Duploperaclistus westbladi in Martens 1983

Typelocaliteit : Zuid-Argentinië, Tierra del Fuego, Ushuaia, zoet water invloed.

Typemateriaal : Eén reeks serie coupes (NHRM-S)

Bestudeerd materiaal : Geen

Beschrijving en opmerkingen

Het materiaal van deze soort is afkomstig van de "Swedish South Polar Expedition 1901-1903". Na de expeditie werd dit materiaal in eerste instantie verwerkt door Bock. Na zijn dood werd het verder verwerkt door Westblad. Het materiaal bestond op dat ogenblik uit een reeks bruikbare coupes en enkele tekeningen. In zijn publicatie van 1952(a) beschrijft Westblad dit materiaal als *Peraclistus itaipus* Marcus, 1950. Omdat het copulatieorgaan van het duplex-type is brengt Karling (1966a) deze soort onder in het genus *Duplominona*. Ball & Hay (1977) en later ook Fleming & Burt (1978a) brengen deze soort op basis van de postpeniale vagina in het genus *Peraclistus*. Omwille van de aanwezigheid van een copulatieorgaan van het duplex-type en een postpeniale bursa en vagina hebben wij deze soort ondergebracht in het genus *Duploperaclistus* (Martens 1983).

Bespreking van het genus

D. circocirrus en *D. garudae* vertonen naast de aanwezigheid van de gespierde postpeniale bursa en vagina (genusdiagnose) nog andere opvallende gelijkenissen : onder andere de aanwezigheid van lange tastharen op het achtereinde van het dier, het gering aantal testes, het naar achter gericht zijn van het accessorisch orgaan en de vrij kleine afstand tussen de vrouwelijke porus en de porus van het accessorisch orgaan (deze twee laatste kenmerken zijn ook aanwezig bij *D. westbladi*). De drie soorten zijn door de vorm van de cirrus, de grootte en het aantal van de cirrustekels, de lengte van het accessorisch orgaan en door de aan- of afwezigheid van een stilet goed van elkaar te onderscheiden.

Bespreking van de subfamilie Minoninae

Deze subfamilie, door Karling ingevoerd in 1978, vormt op basis van de aanwezigheid van een accessorisch glandulair orgaan met stilet een monofyletisch taxon (zie deel III). Karling (1966a) onderscheidt binnen deze groep met een accessorisch glandulair orgaan vijf genera : *Ectocotyla*, *Peraclistus*, *Minona*, *Premimona* en *Duplominona*. Dit laatste genus werd door hem ingevoerd om een duidelijk onderscheid te maken tussen soorten met een copulatieorgaan van het duplex-type en het simplex-type. Anderzijds gaf hij minder taxonomische waarde aan de aan- en afwezigheid en de ligging van bursa en vagina. Ball & Hay (1977) en ook Fleming & Burt (1978a) gaven op hun beurt meer aandacht aan de ligging van de bursa dan aan het type van copulatieorgaan. Ball & Hay (1977) synonymiseerden daarom *Duplominona* met *Minona* en brachten de soorten met postpeniale vagina samen in het genus *Peraclistus*.

In elk vooropgesteld fylogenetisch systeem voor de Minoninae zullen we voor het type van copulatieorgaan, bursa- en vaginapositie steeds te doen hebben met "conflicting characteristics". Deze kenmerken moeten als homoplastisch beschouwd worden. Bij gebrek aan goede fylogenetisch bruikbare kenmerken wordt het aldus onmogelijk om uit te maken wanneer deze kenmerken binnen een bepaalde groep synapomorf zijn of ontstaan zijn door parallelle evolutie.

Vandaar dat wij er in eerste instantie naar gestreefd hebben om morfologisch zo goed mogelijk afgelijnde groepen te bekomen (Martens 1983). We hebben dezelfde taxonomische waarde gegeven aan het type van copulatieorgaan, de ligging van ovaria, de ligging van het accessorisch orgaan en de ligging van bursa en vagina.

Hierdoor wordt "*Peraclistus westbladi*" een soort met een postpeniale bursa gescheiden van de andere soorten met dit kenmerk op basis van het copulatieorgaan en wordt samen met twee door ons als nieuw beschreven soorten in het genus *Duploperaclistus* ondergebracht.

Binnen de groep met het simplex copulatieorgaan kan voor de twee genera met postpeniale vagina (nl. *Ectocotyla* en *Peraclistus*) een zusterrelatie gepostuleerd worden. Soorten van beide genera bezitten zeer lange gescheiden oviducten die lopen tot aan of achter het copulatieorgaan, een kenmerk dat niet aanwezig is bij de andere Monocelididae (en ook niet bij *Duploperaclistus westbladi* zoals foutief is weergegeven in de tekening van

Fleming & Burt 1978a, p. 83 cfr. met de tekening van Westblad 1952a p. 36).
Andere fylogenetische relaties binnen de subfamilie worden voorlopig niet
met enige zekerheid herkend.

Subfamilie Promonotinae Marcus, 1949

Diagnose :

- Monocelididae
- epitheel met uitgezakte kernen
- rhabdieten en rhabdoidklieren van verschillende types kunnen aanwezig zijn
- farynx in de tweede lichaamshelft met al dan niet sterk ontwikkeld oesofagaal deel
- ovaria vóór de farynx
- aantal testes sterk variabel
- vrouwelijk kanaal al dan niet gecilieerd, epitheel met intra-epitheliale of uitgezakte kernen
- met of zonder prepeniale bursa van het resorberend type
- geen vagina
- al dan niet met postpeniaal genito-intestinaal systeem
- doorgaans met klieren van het type gg₂ achter de vrouwelijke porus
- copulatieorgaan van het duplex-type met cirrus
- cirrus steeds zonder stilet
- geen accessorisch glandulair orgaan met stilet

Typegenus : *Promonotus* Beklemischev, 1927

Andere genera : *Paramonotus* Meixner, 1938

Sleutel voor de genera

- Prefaryngale darm met divertikels, copulatieorgaan caudaal georiënteerd.....*Paramonotus*
- Prefaryngale darm zonder divertikels, copulatieorgaan cefaal georiënteerd.....*Promonotus*

Genus *Paramonotus* Meixner, 1938

Diagnose : Promonotinae met prefaryngale darm met zijdelingse divertikels gelegen tussen de testes. Overgang parige oviducten en gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal met uitgebreid kliercomplex. Oviducten en vrouwelijk kanaal gecilieerd en met uitgezakte kernen. Mannelijk atrium niet gecilieerd. Copulatieorgaan sterk gespierd en caudaal georiënteerd. Cirrus voorzien van zwak ontwikkelde stekels; ligt deels in het niet gecilieerd atrium en is geplooid waardoor de distale tip cefaal is georiënteerd. Met een genito-intestinaal kanaal.

Typesoort : *Paramonotus hamatus* (Jensen, 1878) : door monotypie

Paramonotus hamatus (Jensen, 1878)

Pl. 29 fig. A-D
Pl. 77 fig. E

Synonymie : *Monocelis hamata* Jensen, 1878
Automolus hamatus in Graff 1882
Automolus horridus Gamble, 1893
Automolus hamatus in Maristo 1938.
Paramonotus hamatus in Meixner 1938a

Typelocaliteit : Westkust van Noorwegen, Bergen, Fjaeren, op *Ulva*, brak water.

Typemateriaal : Geen

Andere localiteiten : Deze soort kent voornamelijk een noordelijke verspreiding o.a. IJsland (Karling pers. med.), Noorwegen (Jensen 1878), Zweden (Karling & Kinnander 1953), Finland (Maristo 1938; Luther 1960), Duitsland (Ax 1951) en Engeland (Gamble 1893). *Paramonotus hamatus* is een typische brakwatersoort (Ax 1951) met een zeer wijde verspreiding in het litoraal en in het sublitoraal waar zij zowel wordt aangetroffen in het perifyton als in het benthos. Benthonisch is ze bewoner van diverse soorten sediment variërend van slib tot grof zand al dan niet met detritus. Perifytonisch is zij aangetroffen op *Zostera*, *Ulva*, *Myriophyllum*, en *Potamogeton*. Zij is steeds afwezig in de omgeving van *Fucus* (Luther 1960)

Bestudeerd materiaal : Twee reeksen sagittale coupes (RNHM-S) gemaakt door Westblad, materiaal afkomstig van IJsland (Eyjafjord, zandstrand).

Beschrijving en bespreking

De oorspronkelijke beschrijving van Jensen (1878) is verricht aan de hand van levend materiaal en werd vervolledigd door Maristo (1938) aan de hand van coupes.

Luther (1960) geeft een korte herbeschrijving. Deze soort, oorspronkelijk beschreven onder de naam *Monocelis hamata*, werd later door Graff (1882) getransferreerd naar een nieuw genus : *Automolus*. Aangezien deze genusnaam gepreoccupeerd was heeft Meixner in 1938 de nieuwe genusnaam *Paramonotus* ingevoerd.

Niettegenstaande *P. hamatus* op het eerste zicht een meer aberrante Monocelididae-soort is (darm met laterale divertikels en sterk gespierde caudaal georiënteerde copulatiebulbus), zijn alle familie- en subfamiliekenmerken aanwezig. In de beide onderzochte preparaten was het mogelijk stekels terug te vinden in de cirrus. De stekels zijn ongeveer 5 μm lang en bestaan uit basale lamina differentiaties. Ze werden nooit eerder beschreven waarschijnlijk omdat ze bij levend materiaal niet zichtbaar zijn doorheen de dikke spierwand van het vrij grote copulatieorgaan.

De afwezigheid van een vagina was voor Marcus (1949) een criterium om deze soort onder te brengen in de subfamilie Promonotinae Marcus, 1949. Deze subfamilie werd door Karling (1966a) niet erkend. Het is moeilijk te achterhalen of de afwezigheid van een vagina in *Promonotus* en *Paramonotus* een synapomorfie is. Omdat er geen tegen argumenten zijn hebben we beide genera op basis van de afwezigheid van de vagina terug ondergebracht in de subfamilie Promonotinae Marcus, 1949.

Genus *Promonotus* Beklemischev, 1927

Diagnose : Promonotinae met rechtlijnige darm zonder zijdelingse divertikels. Overgang parige oviducten en gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal zonder uitgesproken kliercomplex. Vrouwelijk kanaal niet gecilieerd, kernen intra-epitheliaal en al dan niet met een prepeniale bursa van het resorberend type. Zonder genito-intestinaal systeem. Mannelijk atrium is doorgaans gecilieerd.

Typesoort : *Promonotus orientalis* Beklemischev, 1927 : door oorspronkelijke aanduiding.

Andere soorten en identificatie

Een overzicht van de verschillende soorten volgt; voor identificatie wordt verwezen naar de beschrijvingen.

***Promonotus orientalis* Beklemischev, 1927**

Typemateriaal : Onbestaand.

Typelocaliteit : Aralzee, Ssary-Tscheganak, 5-8 m, zandbodem, saliniteit 10 ‰.

Bestudeerd materiaal : Geen.

Beschrijving en bespreking

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Beklemischev (1927). Als differentiële kenmerken kunnen vermeld worden : ongeveer 3 mm lange oranjekleurige wormen, geen kleefpapillen, geen prepeniale bursa noch klieren, mannelijk atrium niet gecilieerd en cirrus met 6-8 kransen met stekels van ongeveer 2 μ m.

Voor discussie zie o.a. Marcus (1949) en Ax (1959b). Ax (1959b p. 384) besluit uit Beklemischevs beschrijving dat het copulatieorgaan bestaat uit een penis zonder cirrusbuidel en zonder prostaatklieren, waarmee hij waarschijnlijk bedoelt dat het copulatieorgaan van het simplex-type is. Het preparaat dat Beklemischev (1927) heeft bestudeerd vertoonde een "penispapil" met stekels aan de buitenzijde (zie Beklemischev 1927, p. 97 fig. 2). Dit beeld bekomt men bij een uitgestulpte cirrus en impliceert aldus dat het copulatieorgaan wel degelijk van het duplex-type is. De afwezigheid van prostaatklieren, kleefpapillen en ciliën in het mannelijk atrium kunnen mogelijks op een onvolledige waarneming berusten.

Promonotus hyrcanus Beklemischev, 1927

Typemateriaal : Onbestaand.

Typelocaliteit : Zuidelijk deel van de Kaspische Zee (geen verdere informatie beschikbaar).

Bestudeerd materiaal : Geen.

Beschrijving en bespreking :

Van deze soort bestaat er geen aparte beschrijving. In de beschrijving van *P. orientalis* vermeldt Beklemischev (1927) deze soort. Er wordt uitsluitend vermeld dat deze soort zeer erg lijkt op *P. orientalis*. Een tekening van het copulatieorgaan in uitgestulpte toestand wordt gegeven (Beklemischev 1927, p. 97 fig. 1). Hieruit blijkt dat de stekels van *P. hyrcanus* korter zijn dan deze van *P. orientalis* en dat er meer kransen aanwezig zijn (een 15-tal zijn er getekend).

Ax (1959b) beschouwt dit een valabele soort. In zijn discussie over *P. ponticus* maakt hij geen vergelijking met *P. hyrcanus* niettegenstaande de cirri van beide soorten erg op elkaar gelijken (zie bespreking van het genus).

Promonotus wilsoni (Stirewalt, Kepner & Ferguson, 1940) comb.n.

Pl. 29 fig. E-G

Pl. 30 fig. C

Pl. 31

Synonymie : *Archiloa wilsoni* Stirewalt, Kepner & Ferguson, 1940
"Archiloa" *wilsoni* in Marcus 1949

Typemateriaal : Onbestaand.

Typelocaliteit : Noord-Carolina, Beaufort, Taylor's kreek, 30 %, (Stirewalt et al. 1940).

Andere localiteiten : Verschillende auteurs vermelden deze soort voor Noord-Carolina (Stirewalt et al. 1940; Pearse et al. 1942; Crezée 1976; Powell et al. 1980; Watzin 1983), Virginia (Ferguson & Jones 1949) en Bermuda (Ax & Sopott-Ehlers 1985). Watzin (1983) vermeldt dat deze soort onder de Turbellaria de meest abundantste soort is in ondiep subtidaal modderig-zand van de "Bogue Sound". Ze is tevens een belangrijke predator op macrofauna larven en kleine juvenielen en wel in zulke mate dat deze soort bijdraagt tot de structurering van de macrofauna gemeenschap.

Bestudeerd materiaal : Twee totoppreparaten (niet bruikbaar) en twee serie coupes afkomstig van Noord-Carolina, gemaakt door R. Rieger (NHRM-S).

Beschrijving en bespreking

Promonotus wilsoni werd uitvoerig beschreven door Stirewalt et al. (1940). Ax & Sopott-Ehlers (1985) geven een korte aanvullende beschrijving van het copulatieorgaan bij levende exemplaren. Deze beschrijving laat geen exacte interpretatie van de morfologie van de bulbus en de harde structuren toe. Vanwege de onduidelijkheid over de structuur van het copulatieorgaan en de twijfelachtige systematische positie van deze soort (zie Marcus 1949) hebben we het materiaal afkomstig van het NHZM-S bestudeerd.

Al de kenmerken van de subfamilie en het genus zijn aanwezig. De afwezigheid van een vagina, het niet gecilieerd zijn van het vrouwelijk kanaal en het gecilieerd mannelijk atrium hebben er ons toe gebracht deze soort onder te brengen in het genus *Promonotus*.

Het distaal uiteinde van de cirrus is bezet met zeer grote stekels, 12-18 μm lang (zie pl. 30 fig. C). Deze stekels zijn basale lamina differentiaties zoals de stekels bij de andere Monocelididae. De basale lamina tussen de stekels blijkt ook verdikt waardoor bij levende individuen een beeld ontstaat van een cylinder ("kap") met verticaal lopende strepen (zie Ax & Sopott-Ehlers 1985). Door de basale lamina verdikking tussen de stekels zijn de distale stekels moeilijk zichtbaar en verklaard waarom deze stekels niet werden beschreven in het verleden. Proximaal van deze lange stekels blijft de basale lamina goed ontwikkeld tot aan de meer proximaal gelegen kleine stekeltjes. Dit overgangsgebied van de ductus ejaculatorius is gedeeltelijk ingestulpt tussen het distaal deel met grote stekels (fig. C pl. 30)

Ax & Sopott-Ehlers (1985) suggereren dat de vesicula granulorum een aparte blaas is (zie p. 371-375, Abb. 1 en 2), gevormd door een plaatselijke verbreding van de ductus ejaculatorius. Op coupemateriaal blijkt de vesicula seminalis niet gescheiden te zijn van de vesicula granulorum die bestaat uit een sterk ontwikkeld secretorisch epitheel met de kernen zowel in als buiten de bulbus (pl. 31).

Zeer opmerkelijk voor deze soort is de aanwezigheid van een klierorgaan verbonden met het mannelijk atrium. Dit orgaan is niet verbonden met het vrouwelijk kanaal en vormt zeker geen bursa met interne vagina. Het is een divertikel van het mannelijk atrium met een zeer sterk ontwikkeld secretorisch epitheel en omgeven door een gespierde tunica. Stirewalt et al. (1940) vermeldde reeds de afwezigheid van spermatozoiden in dit orgaan

met een verschillende graad van ontwikkeling. Bij een aantal individuen met uitgestulpte cirrus in totopreparaat was het aantal stekels op de cirrus sterk verschillend. Alle vertoonden ze distaal een groep van zes tot zeven kransen van dicht tegen elkaar staande stekels. Proximaal hiervan zijn er bij de meeste exemplaren zeer veel kransen van minder dicht op elkaar staande stekels (zie pl.31 fig.I); vergelijkbaar met fig. 14A p. 60 (Ax 1956a) en fig. C p.117 (Luther 1960). Bij twee exemplaren was het aantal proximale stekels sterk gereduceerd (nog niet ontwikkeld ?) (zie pl. 31 fig. J) waardoor de cirrus sterk lijkt op deze van *P. ponticus* (zie fig. 13 p. 379 in Ax 1959b). Een uitgebreide discussie volgt bij de bespreking van het genus.

***Promonotus villacae* Marcus, 1949**

Typemateriaal : Eén preparaat met meerdere reeksen coupes en één totopreparaat (NHRM-S).

Typelocaliteit : Brazilië, Santos baai, São Vicente, mangrovenstrand, zand, brak water.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal.

Beschrijving

Zie de oorspronkelijke beschrijving (Marcus, 1949).

***Promonotus erinaceus* Marcus, 1950**

Pl. 30 fig. E

Typemateriaal : Twee preparaten met meerdere reeksen coupes en één totopreparaat met drie specimens (NHRM-S).

Typelocaliteit : Brazilië, São Sebastião, estuarium, brak en zoet water.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal

Beschrijving en bespreking

Deze soort werd uitvoerig beschreven door Marcus (1950). Marcus vermeldt voor het copulatieorgaan een tubulaire penis die deels in het mannelijk atrium ligt en aan de buitenzijde voorzien is van stekels. Uit onderzoek van het bovenvermeld typemateriaal blijkt dat Marcus een gedeeltelijk

uitgestulpte cirrus heeft beschreven. De stekels van het distaal uiteinde zijn sterk ontwikkeld ($\pm 2 \mu\text{m}$ lang) en liggen vrij in het atrium en zijn bijgevolg goed waarneembaar. Met interferentiecontrast was het voor ons mogelijk om in het proximale deel van de cirrus, nl. het niet uitgestulpte deel, kleine stekels te observeren met een lengte van $1 \mu\text{m}$ (zie pl. 30 fig. E).

***Promonotus marci* Ax, 1954**

Pl. 77 fig. H

Typemateriaal : Meerdere reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype (ZM-GÖT).

Typelocaliteit : Duitsland, Sylt, hoog-litoraal, grof zand en grind.

Andere localiteiten : Deze soort werd tot heden alleen in mariene zandige biotopen aangetroffen langsheen de Noordzee zowel litoraal als sublitoraal (Ax 1954; Sopott 1972, 1973; Xylander & Reise 1984; Wehrenberg & Reise 1985; Martens & Schockaert 1981).

Bestudeerd materiaal : Twee reeksen coupes (paratypes). Verschillende levende exemplaren afkomstig van de typelocaliteit (Sylt), van diverse plaatsen langsheen de Noordfranse, Belgische en Zeeuwse kust evenals uit het sublitoraal van de Oosterschelde. Enkele exemplaren werden geprepareerd als totopreparaat of als serie coupes.

Beschrijving

Zie Ax (1954). Voor een aanvullende beschrijving van de ultrastructuur van het copulatieorgaan zie E. Martens 1985. Achter de vrouwelijke klieren hebben we op het typemateriaal klieren van het type gg_2 geobserveerd (fig. H pl. 77).

***Promonotus arcassonensis* Ax, 1959**

Pl. 32 fig. B-H

Typemateriaal : Meerdere reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype (ZM-GÖT).

Typelocaliteit : Frans-Atlantische kust, Bocht van Arcachon, fijn zand met detritus.

Andere localiteiten : *Promonotus arcassonensis* is naast de typelocaliteit alleen vermeld voor het litoraal van het eiland Helgoland in fijn zand (Sopott 1972). Dr. Curini-Galletti vond deze soort in Roscoff (Frankrijk) en stelde ons het materiaal ter beschikking.

Bestudeerd materiaal : Twee reeksen coupes, één sagittaal en één dwars getroffen (paratype) (ZM-GÖT). Viertal sterk samengedrukte totopreparaten afkomstig van Roscoff.

Beschrijving

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Ax (1959b). Volgens Ax is de cirrus over een afstand van 20 μm dicht bezet met zeer kleine stekels van ongeveer 1 μm .

De vier totoppreparaten afkomstig van Roscoff (geprepareerd voor karyologisch onderzoek) werden nader onderzocht naar de harde structuren. Volgens Dr. Curini-Galletti (pers. med.) beantwoorden de observaties op levende beesten aan de beschrijving van Ax (1959b).

In de door ons bestudeerde exemplaren bevatte de cirrus drie groepen van stekels verspreid over een afstand van meer dan 50 μm . Door de extreme afplatting zijn de afstanden groter dan de werkelijke. Distaal zijn er een 8 tot 10 kransen van dicht bij elkaar staande, zeer fijne en relatief lange stekels (tot 5 μm lang). Proximaal hiervan is er een zone (minder duidelijk georganiseerd in kransen) met dicht bij elkaar staande zeer kleine haakvormige stekels (ongeveer 1 μm groot). Het meest proximaal is er een grote zone met kleine ver van elkaar staande naaldvormige stekels (ongeveer 2.5 μm lang) (zie pl. 32 fig. B-H). Bij één van de individuen (zie pl. 32 fig. D) zijn deze laatste stekels nog afwezig. Zelfs indien het weefsel van de cirrus bijna volledig gedisintegreerd is (karyologische preparatie) zijn bij niet uitgestulpte cirri de verschillende soorten stekels niet te herkennen en wordt de werkelijke lengte sterk onderschat zoals te zien op fig. B pl. 32. Algemeen geldt dat fijne stekels in coupe materiaal en op levende exemplaren slechts te herkennen zijn als puntjes. Dit verklaart de beschrijving van Ax (1959b) en de observaties van Dr. Curini-Galletti.

Promonotus ponticus Ax, 1959

Pl. 30 fig. A-B

Pl. 32 fig. A

Typemateriaal : Verschillende reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype (ZM-GÖT).

Typelocaliteit : Turkije, Sile, Zwarte Zee, detritusrijk fijn zand, brak water.

Andere localiteiten : *P. ponticus* werd door Ax meermaals gevonden in de Zwarte Zee, Bosporus en Marmara Zee in sediment van verschillend type maar telkens in brak water (Ax 1959b). Wij hebben deze soort verzameld uit brakwaterplassen bij Castiglione della Pescaia (Italië).

Bestudeerd materiaal : Twee reeksen coupes uit het typemateriaal (paratypes). Het eigen verzameld materiaal bestond uit verschillende levende dieren, één totopreparaat en één reeks coupes.

Beschrijving

De exemplaren door ons verzameld zijn in overeenstemming met de beschrijving van Ax (1959b). Hieraan kan toegevoegd worden dat kleine eosinofiele rhabdoidklieren (gg₃) verspreid zijn over het ganse lichaam.

***Promonotus orthocirrus* Karling, 1966**

Typemateriaal : Eén reeks sagittale coupes (holotype) (NHRM-S).

Typelocaliteit : Noord-Amerika, California, baai van Bodega, getijde plas.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal.

Beschrijving

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Karling (1966a). Twee aanvullende opmerkingen worden gemaakt.

Het mannelijk atrium is klein en gecilieerd zoals bij de andere *Promonotus*-soorten.

Karling beschrijft een "cirrus" zonder stekels maar vermeldt dat er mogelijks "a preliminary stage of cuticularization" aanwezig is. Omwille van de sterke contractie van de cirrus en overkleuring met eosine van het preparaat, is het cirruslumen niet goed te onderscheiden. Met interferentiecontrast blijkt dit lumen volledig gevuld te zijn met stekels van ongeveer 3 µm. Er kan niet aangetoond worden of er een onderscheid is tussen de proximale en distale stekels bij deze soort.

***Promonotus sphaerobursa* sp.n.**

Pl. 32 fig. K-M
PL. 33

Typemateriaal : Eén reeks sagittale coupes (holotype) en twee totopreparaten (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, Baai van Calvi, Revellata, 35 m, gemiddeld zand, 3.07.83.

Andere localiteiten : Corsica, Baai van Calvi, Oscelluccia, 16 m, fijn-gemiddeld zand en Caldano, 34 m, fijn zand met slib.

Bestudeerd materiaal : Verschillende levende exemplaren en het typemateriaal.

Etymologie : De naam verwijst naar de vorm van de bursa (sphaera (L.) : bol).

Beschrijving en bespreking

Promonotus sphaerobursa sp.n. is 2-3 mm lang, niet gepigmenteerd en zonder gepigmenteerde oogjes. Het vooreinde is afgerond en bij levende exemplaren zijn voor de statocyst frontale klieren en olieachtige druppels zichtbaar. Achter de statocyst is een heldere zone zichtbaar : het hersenganglion. Het achtereinde is rond, weinig afgezet en aan weerszijden voorzien van 10-14 kleefpapillen. Enkele grote klieren van het type gg_1 zijn gelegen in het achtereinde. Kleine epidermale rhabdieten zijn bij levende dieren lichtmicroscopisch waarneembaar.

Het epitheel (1-1.5 μm dik) met uitgezakte kernen is volledig gecilieerd met ciliën van 2-3 μm lang, behalve in het caudaal einde. Het eosinofiel gekleurd epitheel bevat op onregelmatige afstanden kleine donkergekleurde structuren : de epidermale rhabdieten. Onder de epidermis ligt een laag van zwak ontwikkelde circulaire en sterk ontwikkelde longitudinale spieren. Vóór de statocyst onder de huidspierzak is het lichaam opgevuld met een weinig dens parenchymatisch weefsel.

De darm medio-dorsaal gelegen verloopt van achter het hersenganglion tot in het caudale uiteinde. De farynx ligt op 2/3 van het vooreinde en is, behalve de tip, volledig gecilieerd. Een oesofagaal deel ontbreekt en aan de basis zijn verschillende klieren aanwezig.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Twaalf tot veertien testes liggen medio-ventraal voor de farynx. Het copulatieorgaan bestaat uit een gespierde bulbus van het duplex-type, waarbij de vesicula seminalis, de prostaatblaas en de cirrus binnen éénzelfde gespierde bulbus liggen. Op levend materiaal zijn deze drie structuren goed van elkaar te onderscheiden. De copulatiebulbus bij levende dieren is peervormig en varieert van 70-110 μm (in functie van de contractie), op coupemateriaal (pl. 33 fig. G) is de bulbus ongeveer 75 μm lang. De cirrus opent in een klein gespierd mannelijk atrium dat voorzien is van een gecilieerd epitheel. De niet uitgestulpte cirrus is ongeveer 30 μm lang en over de gehele lengte voorzien van stekels. Distaal zijn de stekels het talrijkst en meten ongeveer 3 μm . Proximaalwaarts neemt het aantal stekels af en worden ze kleiner (tot 2

µm). De vesicula seminalis is door een niet of weinig gespierd septum gescheiden van de prostaatblaas. De prostaatklieren treden ter hoogte van dit septum de bulbus binnen en bekleden een groot deel van de ductus ejaculatorius.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Twee rijen ventro-lateraal gelegen vitellaria strekken uit vanaf de derde testis tot vóór de bursa. De beide oviducten versmelten caudaal van de farynx tot het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Dit vrouwelijk kanaal is weinig gespierd en voorzien van een niet gecilieerd vacuolair epitheel met kernen. Voor de copulatiebulbus is het vrouwelijk kanaal verbreed tot een sferische bursa van het resorberend type, niet voorzien van een vagina. Op levend materiaal is deze bursa goed zichtbaar. Op coupemateriaal blijkt dat deze bursa bijna volledig gevuld is met vacuolair epitheel en dat de meeste kernen perifeer gelegen zijn. Caudaalwaarts vernauwt de bursa en het vrouwelijk kanaal zet zich verder over de copulatiebulbus tot aan de vrouwelijke porus. Deze porus is omringd door de vrouwelijke klieren. Achter de porus monden ventraal klieren van het type gg₂.

Binnen het genus *Promonotus* is *P. sphaerobursa* duidelijk te onderscheiden van de andere soorten door het gering aantal testes, de sferische bursa met perifeer gelegen kernen die zichtbaar zijn bij levend materiaal, het gering verschil in distale en proximale cirrusstekels en het habitat. *P. sphaerobursa* is tot op heden de enige sublitorale soort binnen het genus.

***Promonotus priapuliformis* sp.n.**

Pl. 30 fig. D

Typemateriaal : Geen.

Typelocaliteit : Italië, Punta Marina, Adriatische kust, fijn zand, nov. 1985.

Bestudeerd materiaal : Deze soort werd verzameld en bestudeerd (o.a. karyologisch) door Dr. Curini-Galletti. Eén tekening van de cirrus bij een sterk samengedrukt preparaat werd ter beschikking gesteld.

Etymologie : De platgedrukte cirrus doet denken aan de proboscis van een Priapulida.

Beschrijving en bespreking

Uit de observaties van Dr. Curini-Galletti blijkt dat deze soort dient ondergebracht te worden in het genus *Promonotus*. Niettegenstaande het

gebrek aan materiaal voor een complete beschrijving wordt deze soort hier als nieuw beschreven omdat de aanwezige informatie over de cirrus identificatie toelaat. Bij *P. priapuliformis* is er een uitgesproken verschil in vorm tussen de distale stekels tot 25 μm lang en de proximale stekels tot 3 μm lang. De stekels staan niet in rijen en kransen ingeplant maar vormen eerder een complex patroon zie pl. 30 fig. D.

Door de extreme lengte van de distale stekels onderscheidt deze soort zich van alle andere *Promonotus* soorten met uitzondering van *P. wilsoni*. Beide soorten zijn te onderscheiden door de inplanting van de stekels en daarbij heeft *P. wilsoni* een "kap" rond de distale stekels, een structuur die niet aanwezig is bij *P. priapuliformis*.

Bespreking van het genus

Naast de afwezigheid van een vagina, het gecilieerd mannelijk atrium en het niet gecilieerd vrouwelijk kanaal met intra-epitheliale kernen vertonen de soorten uit dit genus nog andere gelijkenissen in verband met de bouw van het copulatieorgaan (zie fig. F pl. 80). Dit orgaan is peervormig en heeft een lange ductus ejaculatorius die proximaal over een grote lengte niet voorzien is van stekels. Indien niet uitgestulpt, is hij op regelmatige afstanden voorzien van ringvormige insnoeringen. Deze insnoeringen zijn reeds bij een geringe vergroting te zien bij levende exemplaren en zijn het gevolg van een sterke contractie van de ductus ejaculatorius (zie o.a. fig B pl. 30). Ook de aanwezigheid van enkele kransen van grote en dicht op elkaar gepakte stekels distaal in de cirrus is opvallend in vergelijking met de achterliggende proximale stekel. De cirrus kan volledig uitgestulpt worden waarbij de ductus ejaculatorius volledig wordt uitgerokken en de vesicula granulorum en vesicula seminalis de uitstulping niet volgen. Hierdoor ontstaat een typisch beeld voor de *Promonotus*-soorten nl. een sferische bulbus met een zeer lange buisvormige uitgestulpte cirrus (zie fig. A, I, J, en M pl. 32). Een copulatieorgaan van dit type is niet als dusdanig aanwezig binnen de andere genera uit de familie en zou als een apomorfie kunnen beschouwd worden. Deze kenmerken zijn echter niet bij alle *Promonotus*-soorten even sterk uitgesproken (zie o.a. *P. sphaerobursa*). Er is binnen het genus een trend van geringe differentiatie in cirrustekels naar een meer uitgesproken onderscheid tussen proximale en distale stekels. De polariteit van deze trend is congruent met de karyologische evolutie binnen het genus (zie deel II). Soorten met een

geringe differentiatie in cirrusstekels o.a. *P. sphaerobursa*, *P. schultzei* en *P. ponticus* vertonen het basiskaryotype (n=3) terwijl bij toenemende differentiatie in cirrusstekels o.a. *P. arcassonensis* (n=4) en in nog sterkere mate bij *P. marci*, *P. priapuliformis* en *P. wilsoni* (n=5) het karyotype een toenemende complexiteit vertoont. Voor de andere bovenvermelde kenmerken die aanwezig zijn in het genus *Promonotus* is het moeilijk te besluiten of deze autapomorf zijn voor het genus. Het geheel van deze kenmerken maakt het genus *Promonotus* een vrij homogene groep en doordat deze kenmerken nooit tesamen aanwezig zijn binnen andere taxa is dit genus gemakkelijk te herkennen van de andere genera.

Uit onze observaties bij *P. schultzei* en *P. arcassonensis* blijkt er dat binnen een populatie verschillen kunnen zijn in de structuur van de cirrus (in functie van de ontwikkeling?). In geval van *P. schultzei* blijkt dat de cirrus kan lijken op deze van *P. ponticus*. Ax (1959b) vermeldt in zijn discussie de opvallende gelijkheid tussen de cirrus van *P. orientalis* en *P. ponticus*. De afwezigheid van kleine proximale stekels in *P. orientalis* evenals enkele andere verschilpunten ten opzichte van de genusdiagnose (zie de soortbespreking) kunnen berusten op een onvolledige observatie. Het onderscheid tussen *P. orientalis* en *P. hyrcanus* is nog onduidelijker. Men kan terecht de vraag stellen of het hier werkelijk om verschillende soorten gaat. Al deze "soorten" zijn teruggevonden in geïsoleerde brakwaterbiotopen en het betreft hier mogelijks geïsoleerde populaties van een enkele stamsoort. Bij gebrek aan materiaal afkomstig van de Kaspische Zee en de Aral Zee wensen we verlopig niet te synonymiseren.

en bestempelde het eerder als een nidamentaalklier dan een bursa seminalis. Over de exacte functie van dit orgaan is niets geweten. Marcus (1949) verplaatste deze soort (onder de naam "*Archiloa wilsoni*") reeds naar de Promonotinae op basis van de afwezigheid van de vagina en suggereerde dat een nieuw genus voor deze soort moest worden gecreëerd. Karling (1966a) ging niet akkoord met deze zienswijze en beschouwde het klierorgaan als een bursa met vagina waardoor deze soort, volgens Karling, thuishoort in het genus *Archiloa*. Dit blijkt niet uit onze studie. Wij brengen deze soort onder in het genus *Promonotus* op basis van de afwezigheid van de vagina. Gezien geen enkele andere soort met zulk een kliercomplex aangesloten op het mannelijk atrium tot op heden bekend is, beschouwen we dit kenmerk als soortspecifiek.

***Promonotus schultzei* Meixner, 1943**

Pl. 32 fig. I-J

Synonymie : *Monocelis* spec. in Schultze 1851
Promonotus schultzei nom. nud. in Meixner 1938a en b

Typemateriaal : Onbestaand.

Typelocaliteit : Oostzee, Kieler Bucht (Meixner 1943)

Andere localiteiten : Deze soort kent een zeer groot verspreidingsgebied gaande van de Baltische Zee tot aan de Middellandse Zee. Zij werd gevonden in diverse mariene en continentale brakwatermilieus. In sediment variërend van bijna zuiver gemiddeld zand tot detritusrijk slib. Zie o.a. Ax 1951, 1952, 1956a, 1956b; Karling & Kinnander 1953; Remane 1955; Luther 1960; Straarup 1970; Heip 1971; Sopott 1972.

Bestudeerd materiaal : Levend materiaal afkomstig van het Dievengat (België), Roscoff (Frankrijk), Sylt (Duitsland) en Lecce (Italië). Verschillende reeksen coupes van exemplaren afkomstig van het Dievengat.

Beschrijving

Deze soort werd summier beschreven door Meixner (1943). Ax (1951) geeft een vollediger beschrijving. Aanvullende gegevens zijn terug te vinden bij Luther (1960), Ax (1956a) en voor elektronenmicroscopische gegevens bij E. Martens (1984 en 1985).

De door ons bestudeerde exemplaren van Roscoff (baai met zoet water toevoer, in zand met weinig detritus) beantwoorden aan de oorspronkelijke beschrijving en zijn karyologisch in overeenstemming met de andere populaties (zie later). Binnen éénzelfde staal werden exemplaren gevonden

Subfamilie Archiloinae subfam.n.

Diagnose :

- Monocelididae
- epitheel met uitgezakte of intra-epitheliale kernen
- rhabdieten en rhabdoidklieren van verschillende types zijn aanwezig
- farynx in de tweede lichaamshelft
- ovaria steeds vóór de farynx
- gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal al dan niet gecilieerd
- met gespierde interne of externe vagina
- met prepeniale bursa van het resorberend type en een vaginale bursa (kunnen secundair gemodificeerd zijn)
- met of zonder een postpeniaal genito-intestinaal systeem
- copulatieorgaan van het duplex-type, cirrus al dan niet voorzien van een stilet
- vesicula seminalis en vesicula granulorum kunnen van elkaar gescheiden zijn door een gespierd diafragma
- met klieren van het type gg₂ achter de vrouwelijke porus

Typegenus : *Archiloa* de Beauchamp, 1910

Andere genera : *Mesoda* Marcus, 1949
Archilina Ax, 1959
Inaloa gen.n.
Monocelopsis Ax, 1951
Archilopsis Meixner, 1938

Sleutel voor de genera

- 1 - Vagina postpeniaal aangesloten op het vrouwelijk kanaal. **Archilopsis**
 - Vagina niet postpeniaal aangesloten op het vrouwelijk kanaal.....2
- 2 - Vesicula seminalis en vesicula granulorum duidelijk van elkaar gescheiden en bijna volledig losliggend in het copulatieorgaan.....3
 - Copulatiebulbus compact, vagina relatief kort.....4
- 3 - Met accessorische cirrus.....**Archiloa**
 - Zonder accessorische cirrus.....**Inaloa**
- 4 - Kleine soorten met vitellaria achter de testes.....**Monocelopsis**
 - Voorste vitellaria liggen naast de testes.....5
- 5 - Epidermis met intra-epitheliale kernen.....**Mesoda**
 - Epidermis met uitgezakte kernen.....**Archilina**

Genus *Mesoda* Marcus, 1949

Synonymie : *Pistrix* Marcus, 1951

Diagnose : Archiloinae met korte externe vagina die prepeniaal opent in het vrouwelijk kanaal ter hoogte van een bursa die voorzien is van klieren. Epidermis met intra-epitheliale kernen. Postpeniaal genito-intestinaal systeem al dan niet aanwezig. Voorste vitellaria liggen naast de testes.

Typesoort : *Mesoda gabriellae* Marcus, 1949 : door oorspronkelijke monotypie.

Determinatiesleutel voor de soorten

- Copulatieorgaan met langgerekte ductus ejaculatorius, distaal voorzien van twee grote stekels ($\pm 12 \mu\text{m}$ lang).....**M. thelura**
- Copulatieorgaan met cirrus voorzien van talrijke stekels van 5-8 μm**M. gabriellae**

Mesoda gabriellae Marcus, 1949

Pl. 34 fig. A

Typematerial : Eén totopreparaat met 3 specimens, waarvan één door ons aangeduid als lectotype en twee reeksen coupes met telkens meerdere individuen (NHRM-S).

Typelocaliteit : Brazilië, eiland São Sebastião, litoraal, fijn-grof zand.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal.

Beschrijving

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Marcus (1949). Enkele gegevens worden hieraan toegevoegd. De vagina en mannelijke porus zijn duidelijk van elkaar gescheiden. De klieren rond de vrouwelijke porus zijn zeer sterk ontwikkeld. Achter de porus zijn er klieren gelegen waarvan het secreet een weinig kleiner en dener is : de klieren van het type gg₂.

Mesoda thelura (Marcus, 1951) comb.n.

Pl. 34 fig. B

Synonymie : *Pistrix thelura* Marcus, 1951

Typemateriaal : Eén totopreparaat met twee specimens, waarvan één door ons aangeduid als lectotype, één totopreparaat met vier specimens en een reeks coupes met talrijke individuen (NHRM-S).

Typelocaliteit : Brazilië, eiland São Sebastião, kanaal van São Sebastião, litoraal, fijn zand.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal

Beschrijving en bespreking

Zie oorspronkelijke beschrijving van Marcus (1951). Marcus wijst reeds op de grote gelijkensissen tussen "*Pistrix thelura*" en *Mesoda gabriellae* maar brengt beide soorten onder in verschillende genera op basis van de relatieve positie van de vagina ten opzichte van de mond en de mannelijke porus en door de afwezigheid van een genito-intestinaal systeem in "*Pistrix thelura*". Beide kenmerken zijn soortspecifiek en hebben in het geheel geen hogere taxonomische waarde. De gehele organisatie van het voortplantingsstelsel beantwoordt aan het basisschema van de subfamilie en beide soorten worden uitsluitend op basis van het secundair intra-epitheliaal liggen van de kernen (mogelijks een synapomorfie) door ons ondergebracht in één enkel genus.

Genus *Archilina* Ax, 1959

Diagnose : Archiloinae met korte externe vagina die prepeniaal opent in het vrouwelijk kanaal ter hoogte van een bursa die voorzien is van klieren. Epidermis met uitgezakte kernen. Cirrus al dan niet met een stilet. Postpeniaal genito-intestinaal systeem kan aanwezig zijn. Voorste vitellaria liggen naast de testes.

Typesoort : *Archilina endostyla* Ax, 1959 : door oorspronkelijke monotypie.

Determinatiesleutel voor de soorten

1. - Met korte cirrus bestaande uit slechts twee stekelkransen.....2
- Met lange cirrus bestaande uit meerdere stekelkransen.....3
2. - Twintigtal testes, cirrus stekels 3-6 μm*A. vanderlandi*
- Vijf tot acht testes, cirrus stekels ong. 9 μm*A. brachycirrus*
3. - Cirrus met centraal stilet.....*A. endostyla*
- Cirrus zonder centraal stilet.....4
4. - Cirrusstekels alle van gelijke lengte, zeer klein, < 1 μm (?)
..... *A. papillosa*
- Stekels sterk verschillend in lengte.....5
5. - Geleidelijke overgang tussen distale en proximale stekels, van 22 tot 7 μm*A. etrusca*
- Met 4 tot 5 zeer grote proximale stekels.....6
6. - Naast de 4 tot 5 grote proximale stekels, ong. 20 μm , zijn alle andere stekels ongeveer van gelijke lengte, 5-8 μm*A. subtilis*
- Naast de vier grote proximale stekels, 27-30 μm , worden de stekels distaalwaarts geleidelijk kleiner van 9 tot 1 μm*A. deceptrix*

Archilina endostyla Ax, 1959

Pl. 43 fig. A

Pl. 77 fig. F

Synonymie : *Archiloa endostyla* in Karling 1966a

Typemateriaal : Eén reeks sagittale coupes (holotype) en verschillende reeksen sagittale en transversale coupes (ZM-GÖT).

Typelocaliteit : Bosporus, Baltalima, detritusarm gemiddeld tot grof zand, 40-50 cm.

Verspreiding : *Archilina endostyla* is een vertegenwoordiger van detritusarm gemiddeld tot grof zand uit het litoraal en het aangrenzend sublitoraal. Zij is gekend voor verschillende localiteiten uit het Middellandse-Zeegebied en aangrenzende wateren : Zwarte Zee, Bosporus, Bocht van Banyuls sur Mer (Ax 1959a). Enkele exemplaren werden verzameld door Dr. Curini-Galletti te Follonica en ter onze beschikking gesteld.

Bestudeerd materiaal : Twee reeksen sagittale coupes (Baltaliman) en één reeks transversale coupes (Banyuls sur Mer) afkomstig van het ZM-GÖT. Vier totopreparaten met in totaal zes individuen verzameld in de Zwarte Zee door Mack-Fira (RNHM-S) en twee totopreparaten afkomstig van Follonica.

Beschrijving

Onze waarnemingen zijn in overeenstemming met de beschrijving van Ax (1959a). Enkele aanvullende gegevens betreffende het stilet worden hier toegevoegd. Het stilet is van dezelfde bouw als bij de andere Monocelididae met een stilet in de cirrus. Het bestaat uit een uitstulping van de ductus ejaculatorius die gelegen is in de cirrus en waarvan aan de buitenkant het epitheel verdwenen is en de basale lamina sterk is verdikt. Hierdoor wordt er een harde buisvormige structuur gevormd (ongeveer 60 µm lang) die aan de binnenzijde het verlengde is van de ductus ejaculatorius en bijna volledig bekleed is met de celnekken van de prostaatkliezen. Het meest distale uiteinde van deze structuur (ongeveer 15 µm lang) vertoont een dunnere basale lamina maar is voorzien van talrijke kleine stekels (2-3 µm). Aan de buitenzijde van het stilet wordt de basale lamina dunner ter hoogte van de basis en gaat over in deze van de cirrus. Het stilet is bij uitstulping van de cirrus het meest distale deel van het copulatieorgaan en is aldus een functioneel stilet.

De kliezen van het type gg₂ zijn gescheiden van de vrouwelijke kliezen en vertonen met deze laatste enkele histologische verschillen : nl. de secret granulae zijn kleiner en denser (zie deel III).

***Archilina subtilis* (Karling, Mack-Fira & Dörjes, 1972) comb.n.**

Synonymie : *Archiloa subtilis* in Karling et al. 1972

Typemateriaal : Drie totopreparaten waarvan één aangeduid als holotype en twee reeksen sagittale coupes (RNHM-S).

Typelocaliteit : Hawaii, Coconut eiland, Baai van Kaneohe, Oahu, grof tot fijn zand, beneden de laagwaterlijn.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal.

Beschrijving

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Karling et al. (1972).

Archilina papillosa (Ax & Ax, 1977) comb.n.

Synonymie : *Archiloa papillosa* Ax & Ax, 1977

Typemateriaal : Onbestaand.

Typelocaliteit : Galapagos, Santa Cruz, Bahai Academy, koraalzand onder de laagwaterlijn.

Bestudeerd materiaal : Geen.

Beschrijving en bespreking :

De beschrijving van Ax & Ax (1977) is vrij onvolledig. Aangezien bij de levende dieren niets werd waargenomen van het vrouwelijk genitaalstelsel is de systematische positie van deze soort onzeker. Deze negatieve observatie houdt in dat *A. papillosa* waarschijnlijk een zeer eenvoudig vrouwelijk voortplantingsstelsel heeft en voorlopig zeker niet kan ondergebracht worden in een genus met een complex georganiseerd vrouwelijk voortplantingsstelsel. Vandaar dat we deze soort getransfereerd hebben naar het genus *Archilina*, hoewel de systematische positie onzeker blijft.

Archilina vanderlandi sp.n.

Pl. 35

Pl. 38 fig. D-E

Typemateriaal : Eén totopreparaat (holotype) en een reeks coupes (beide van een minder goede kwaliteit) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Indonesië, Zuidwest Sulawesi, Sankarang Archipel, Kudingareng Keke, fijn koraalzand, laagwaterlijn, 17.10.84.

Bestudeerd materiaal : Twee levende exemplaren, na observatie gefixeerd (typemateriaal).

Etymologie : De naam van de soort verwijst naar Dr. J. Van der Land die expeditieleider was van de onderzoeksgroep koraalriffen bij de Snellius-expeditie.

Beschrijving

Archilina vanderlandi is ongeveer 3 mm lang, 0.1-0.2 mm breed, niet gepigmenteerd en zonder zichtbare oogjes. Zowel het voor- als het achtereinde zijn afgerond. Het lichaam is volledig gecilieerd met uitzondering van het achtereinde dat voorzien is van talrijke kleefpapillen. Noch op het levend materiaal noch in het gefixeerd materiaal werden dermale rhabdieten of rhabdoidklieren geobserveerd. Het vooreinde is voorzien van talrijke olieachtige druppels met daarachter de statocyst en het hersenganglion. De darm begint achter het hersenganglion en zet zich voort tot in het caudaal einde. De farynx ligt op 2/3 van de lichaamshelft, is voorzien van klieren aan de basis maar zonder oesofagaal deel. Achter de farynx vertoont het lichaam een insnoering (septum of diafragma) dat reeds bij levende dieren zichtbaar is (zie deel III).

Mannelijk voortplantingsstelsel. Een twintigtal testes zijn alternerend gerangschikt vóór de farynx. Het copulatieorgaan is 70-90 μm lang en bij levende dieren cefaalwaarts georiënteerd. De bulbus is bijna sferisch en omgeven door een sterk ontwikkelde spiermantel. Er is geen onderverdeling in de vesicula granulorum en de vesicula seminalis. De zaadblaas neemt het grootste deel van de bulbus in en alleen distaal is het epitheel secretorisch en vormt de prostaat. De cirrus is kort en voorzien van twee kransen van stekels met ongeveer een 40-tal stekels per krans. De stekels zijn naaldvormig en alle van dezelfde vorm, ongeveer 9 μm lang. Het mannelijk atrium is sterk gespierd en voorzien van een niet gecilieerd epitheel.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Eén paar ovaria is gelegen vóór de farynx. De vitellaria strekken zich uit van achter de eerste testis tot vóór het copulatieorgaan. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal is weinig gespierd en voorzien van een gecilieerd epitheel met uitgezakte kernen. Voor het copulatieorgaan staat dit kanaal in verbinding met de buitenwereld via een vagina. Deze vagina is gespierd, zowel circulaire als longitudinale spieren zijn aanwezig. Het epitheel met uitgezakte kernen is niet gecilieerd, sterk ontwikkeld en secretorisch. Klieren zijn aanwezig rond het laatste deel van het vrouwelijk kanaal.

***Archilina brachycirrus* sp.n.**

Pl. 36

Pl. 37

Pl. 38 fig. F-G

Typemateriaal : Drie totopreparaten, waarvan een aangeduid als holotype en één reeks sagittale coupes (ZC-LUC).

Typelocaliteit en verspreiding : Corsica, Baai van Calvi, deze soort werd in verschillende sublitorale stations tussen 9 en 35 m aangetroffen o.a. Oscelluccia, zand, 10 m, 18.09.83 (Typelocaliteit).

Bestudeerd materiaal : Verschillende levende exemplaren waarvan enkele gefixeerd (typemateriaal).

Etymologie : De naam verwijst naar de korte cirrus (brachys (G.) : kort).

Beschrijving

In vergelijking met vele andere Monocelididae is *A. brachycirrus* een vrij klein gedrongen soort, gefixeerd ongeveer 0.7 mm lang. Het zeer korte vooreinde is afgerond en voorzien van olieachtige druppels vóór de statocyst. Het achtereinde is spits en voorzien van talrijke kleefpapillen en een vijftal zeer grote rhabdoidklieren van het type gg₁. De gecilieerde epidermis bevat over het hele lichaam kleine rijst- tot bolvormige rhabdieten die in rijen gelegen zijn (observatie op levend materiaal).

De darm verloopt van achter het hersenganglion tot in het achtereinde. De farynx is gelegen in de tweede lichaamshelft en is voorzien van talrijke klieren aan de basis. Een oesofagaal deel ontbreekt.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Mediaan voor de farynx liggen 5-8 testes. Het copulatieorgaan is cefaalwaarts georiënteerd en is 50-60 µm lang en omgeven door een goed ontwikkelde spierlaag. Het copulatieorgaan is onderverdeeld in een vesicula seminalis, een vesicula granulorum en een cirrus. De cellichamen van de prostaatklieren liggen zowel in als buiten de bulbus. De cirrus is kort en bevat twee kransen van stekels die alternerend staan ingeplant. In totaal zijn er een 40-45 tal stekels die variëren in lengte van 3 tot 6 µm.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De parige vitellaria strekken zich uit vanaf de tweede testis tot vóór de vagina. Beide oviducten versmelten achter de farynx tot het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Vóór de vagina is dit kanaal voorzien van een niet gecilieerd epitheel van het resorberend type. De prepeniale vagina is gespierd en opent rechtstreeks

buiten (externe vagina). Of het epitheel in de omgeving van de vagina historisch is kon niet worden geobserveerd. Vanuit de vagina loopt het welijk kanaal postpeniaal naar de vrouwelijke porus waar talrijke ren uitmonden.

***Archilina etrusca* sp.n.**

Pl. 39

Pl. 40

Pl. 42 D-H

Pl. 76 fig. G

Typemateriaal : Twee reeksen sagittale coupes en twee totopreparaten waarvan één aangeduid als holotype (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Italië, Elba, Portoferraio, zand met slib (salina), april 1984.

Bestudeerd materiaal : Enkele levende exemplaren die na observatie werden gefixeerd (typemateriaal). Drie sterk samengedrukte individuen afkomstig van de typelocaliteit maar van latere datum, verzameld door Dr. Curini-Galletti.

Etymologie : De typelocaliteit is een "salina" en is een overblijfsel van een pyrietmijn ten tijde van de Etrusken.

Beschrijving

Archilina etrusca is een vrij grote soort, 4-5 mm lang (levend) en ongeveer 3 mm in gefixeerde preparaten. Met uitzondering van het vooreinde is het lichaam bruin gekleurd (darminhoud). Lichaamspigment en oogpigment zijn afwezig. Het lichaam is volledig gecilieerd behalve het achtereinde; de ciliën zijn 2.5-4 µm lang. Zowel het voor- als achtereinde is afgerond. Reeds op levend materiaal zijn in de epidermis kleine rhabdieten zichtbaar. Het vooreinde is voorzien van talrijke klieren met fijn secreet; rhabdoidklieren van het type gg₃ (zie pl. 39 fig.B). Achteraan is het lichaam bezet met talrijke grote rhabdoidklieren van het type gg₁.

Onder de epidermis met uitgezakte kernen bevindt er zich een weinig ontwikkelde circulaire en goed ontwikkelde longitudinale spierlaag. Deze is bijna volledig afwezig in het vooreinde. Olieachtige druppels werden niet waargenomen in het vooreinde.

De darm strekt zich uit van achter de statocyst tot in het achtereinde en is voorzien van grote gastrodermiscellen. Deze bevatten talrijke vacuolen; sterk variabel in grootte en densiteit. Ter hoogte van de bursa is de gastrodermis uiterst dun en plaatselijk verdwenen (zie later).

De farynx ligt op 2/3 van het vooreinde en is ongeveer 250 μm lang (bij levende dieren). De oesofagus is weinig ontwikkeld en aan de basis van de farynx liggen talrijke faryngale klieren.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Talrijke testes (55-75) zijn medio-ventraal vóór de farynx gelegen. Bij observatie op levend materiaal waren de laatste delen van de vasa deferentia zichtbaar door de aanwezigheid van spermatozoiden. Beide vasa deferentia monden tesamen met talrijke prostaatklieren uit in het copulatieorgaan. Het copulatieorgaan is voorzien van een vesicula seminales, een vesicula granulorum en een cirrus. De vesicula seminalis en de vesicula granulorum zijn niet van elkaar gescheiden. Het prostaatepitheel vormt een "prop" medio-ventraal gelegen in de vesicula seminalis, hierin zijn kernen aanwezig (zie pl. 40). Dorsaal van deze prop zet de bulbus zich verder in een goed ontwikkelde ductus ejaculatorius. Deze kan onderverdeeld worden in drie delen. Het eerste deel is 25-30 μm lang en voorzien van celnekken van de prostaatklieren. Het tweede deel is ongeveer 10 μm lang en vormt een instulping (penispapil) in de cirrus. Deze penispapil vertoont geen uitwendig verdikte basale lamina m.a.w. zij vormt geen stilet in de cirrus. Het meest distale deel vormt de eigenlijke cirrus en is ongeveer 60 μm lang. De cirrus is voorzien van stekels met wisselende lengte. Het meest distaal zijn de stekels het kleinst. In levend materiaal zijn deze stekels moeilijk waarneembaar en bevinden ze zich op de top van de niet uitgestulpte cirrus. Vervolgens krijgen we een groep van zeer lange stekels (tot 22 μm lang), deze bevinden zich in het midden en distaal (in de niet-uitgestulpte cirrus). Proximaalwaarts van deze laatste worden de stekels weer kleiner (7-9 μm) (pl. 39 fig. E-F).

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De parige vitellaria strekken zich latero-dorsaal vanaf het eerste vijfde van het lichaam tot achter de farynx. De ovaria zijn gelegen vóór de farynx. De oviducten voorzien van een niet-gecilieerd epitheel met intra-epitheliale kernen versmelten achter de farynx en vormen het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Dit kanaal, sterk gespierd, is voorzien van een gecilieerd epitheel met uitgezakte kernen. Prepeniaal is dit kanaal sterk verbreed en vormt een bursaal gedeelte. Hier is het epitheel niet gecilieerd, goed ontwikkeld en secretorisch. Deze prepeniale bursa (vaginale bursa) staat via een gespierde vagina in verbinding met de buitenwereld. Dorsaal van deze vagina vertoont de bursa een divertikel dat sterk uitpuilt in de darm. Dit divertikel heeft een zeer dunne wand en grenst aan het darmlumen. Weefsel

van het resorberend type evenals een verbinding tussen dit deel van de bursa en het darmlumen werden niet geobserveerd. Het vrouwelijk kanaal verloopt verder over de bulbus en opent postpeniaal en is omgeven door talrijke klieren. Klieren van het type gg_2 werden niet waargenomen achter de vrouwelijke porus.

***Archilina deceptrix* sp.n.**

Pl. 41
Pl. 42 fig. A-C
Pl. 77 fig. H

Typemateriaal : Drie reeksen sagittale coupes, waarvan er één aangeduid als holotype en twee totopreparaten (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, Baai van Calvi, voor STARESO, 3-5 m, gemiddeld zand, 7.04.83.

Andere localiteiten : Deze soort werd gedurende het ganse jaar aangetroffen op talrijke plaatsen in de baai van Calvi. Steeds in fijn tot grof zand uit het sublitoraal.

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende exemplaren waarvan enkele gefixeerd (typemateriaal).

Etymologie : Het copulatieorgaan van deze soort geeft een misleidende indruk nl. aanwezigheid van een stilet (deceptor (L.) : iemand die u misleidt).

Beschrijving

Archilina deceptrix is 2 mm lang, niet gepigmenteerd en zonder gepigmenteerde oogjes. Het vooreinde is afgerond en voorzien van talrijke olieachtige druppels vóór de statocyst. Het achtereinde is eveneens afgerond en voorzien van kleefpapillen en rhabdoidklieren van het type gg_1 . De farynx ligt juist vóór het derde laatste deel van het lichaam en is niet voorzien van een goed ontwikkeld oesofagaal deel.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Een 20-50 tal testes zijn gelegen voor de farynx. Het copulatieorgaan, van het duplex-type, is bij levende dieren tot 90 μ m lang. De vesicula seminalis en de vesicula granulorum zijn van elkaar gescheiden door een duidelijk diafragma dat waarschijnlijk voorzien is van spiertjes. De vesicula granulorum gaat geleidelijk over in de ductus ejaculatorius. Kernen van de prostaatklieercellen zijn zowel in als buiten de bulbus gelegen. De cirrus is bij levende specimens ongeveer 30 μ m lang en vertoont op het eerste zicht een stilet. Bij een uitgestulpte cirrus of op een sterk samengedrukt preparaat blijkt dat dit "stilet" bestaat uit 4 grote stekels die elkaar gedeeltelijk overlappen en tesamen

een buisvormige structuur vormen met een lengte van ongeveer 27-30 μm . De andere proximale stekels zijn 7-9 μm lang. Distaalwaarts verkleinen de stekels geleidelijk. De meest distaal gelegen stekels zijn slechts 1-2 μm lang.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal is voorzien van een niet-gecilieerd epitheel met niet-uitgezakte kernen. Prevaginaal is dit epitheel sterk ontwikkeld en vormt een resorberend weefsel. De externe vagina is sterk gespierd en voorzien van enkele klieren. Dorsaal van de vagina vertoont het vrouwelijk kanaal een sterk gespierde bursa waarvan het epitheel secretorisch is. Weg van het vrouwelijk kanaal vernauwt deze bursa en gaat over in een niet-gespierde bursa van het resorberend type die grenst aan de gastrodermis. De postpeniaal gelegen vrouwelijke porus is omgeven door klieren en caudaalwaarts van deze bevinden zich de klieren van het type gg₂.

Bespreking van het genus

Ax (1959a) plaatst *A. endostyla*, op basis van het stilet in de cirrus, in een nieuw genus en wijst op de sterke "gelijkenis" met de andere genera uit deze subfamilie. Een stilet in de cirrus is nu gekend voor soorten uit verschillende genera o.a. in het genus *Duplominona*, *Duploperaclistus* en *Archilopsis*. Daarom beschouwen we de aanwezigheid van een stilet niet meer als een determinerend genuskenmerk en is de globale structuur van het voortplantingsstelsel van belang. Een aantal later beschreven soorten en enkele hier als nieuw beschreven soorten vertonen dezelfde globale structuur als *Archilina endostyla* : een relatief korte gespierde externe vagina die opent in het vrouwelijk kanaal dat een bursa vormt voorzien van klieren (vaginale bursa); prevaginaal is het vrouwelijk kanaal voorzien van een epitheel van het resorberend type en het copulatieorgaan - van het duplex-type met cirrus - is steeds compact. Op basis van deze kenmerken worden de respectievelijke soorten ondergebracht in het genus *Archilina* en wordt de genusdiagnose aangepast. Deze kenmerken zijn ook terug te vinden in het genus *Mesoda* en *Monocelopsis*. Beide genera verschillen echter van *Archilina* doordat bij *Mesoda* de epidermis (secundair) voorzien is van intra-epitheliale kernen en bij *Monocelopsis* de vitellaria gelegen zijn achter de testes. Bij *Monocelopsis* is het karyotype ook verschillend met dit van de soorten uit het genus *Archilina* (zie deel II).

Uit het voorgaande blijkt dat niettegenstaande het genus *Archilina* een vrij homogene groep is, de monofylie er niet van ondersteund kan worden omdat de kenmerken van het genus *Archilina* ook aanwezig zijn binnen andere nauwverwante genera.

Binnen het genus zijn de soorten te onderscheiden op basis van de structuur van het vagina-bursa complex en op basis van de structuur van de cirrus (zie determinatiesleutel). De plesiomorfe structuur van het vagina-bursa complex is deze zoals aanwezig bij *A. brachycirrus*, *A. vanderlandi*, *A. subtilis* en *A. etrusca* waarbij de kort gespierde vagina breed opent in het vrouwelijk kanaal en een bursa vormt (vaginale bursa) voorzien van een secretorisch epitheel. Bij *A. etrusca* is het dak van de vaginale bursa dun en uitgestulpt in de darm (bursa van het resorberend type). Binnen het genus vertonen de andere soorten een meer afwijkend bouwplan dat afgeleid is van het plesiomorfe type. Zo is bij *A. deceptrix* het dak van de vaginale bursa zeer sterk ontwikkeld en vormt een divertikel. Dit divertikel is voornamelijk secretorisch en staat in verbinding met een bursa van het resorberend type. Daarentegen is bij *A. endostyla* de vagina sterker ontwikkeld en secretorisch (zij vormt de vaginale bursa) en is het dak rechtstreeks verbonden met een bursa van het resorberend type zoals bij *A. etrusca*.

Binnen het genus is het moeilijk om op basis van de structuur van de vaginale bursa de verwantschappen te beschrijven. Wel kunnen op basis van de structuur van de cirrus enkele verwantschappen gesuggereerd worden. In de Monocelididae genera met cirrus vinden we steeds een cirrus met vele kransen van stekels waarbij de proximale stekels kleiner zijn dan de distale. In *Archilina* is de korte cirrus met slechts twee kransen van stekels een synapomorfie voor *A. vanderlandi* en *A. brachycirrus* en is de aanwezigheid van proximaal langere stekels dan distaal mogelijks een synapomorfie voor *A. deceptrix*, *A. subtilis* en *A. etrusca*.

Zoögeografisch en ecologisch valt op dat dit genus geen Atlantische verspreiding kent maar wel aangetroffen wordt in de Middellandse Zee en in de "Indo-Pacific". Met uitzondering van *A. endostyla* zijn alle soorten marien. Het zijn steeds bewoners van het sublitoraal of rond de laagwaterlijn.

Genus *Inaloa* gen.n.

Diagnose : Archiloinae met sferisch copulatieorgaan waarin de vesicula granulorum en vesicula seminalis van elkaar gescheiden zijn door een gespierd diafragma. Ze vormen elk een afzonderlijke blaas die bijna volledig gescheiden zijn van de buitenste bulbuswand. Een lange cirrus ligt gekronkeld in de bulbus. Beide oviducten versmelten achter de farynx en vormen een bursa van het resorberend type. Hieruit vertrekt een lange gespierde vagina die zowel in het mannelijk atrium als uitwendig kan uitmonden. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal vertrekt vanuit de vagina of de bursa.

Typesoort : *Inaloa cirrifera* (Meixner, 1943)

Determinatiesleutel voor de soorten

1. - Cirrus opgerold in het copulatieorgaan.....2
- Cirrus niet opgerold maar vertoont wel één tot drie bochten in het copulatieorgaan.....3
2. - Achtereinde rond tot driehoekig, cirrus tot 1.5 mm lang.....
.....*I. anguicirrus*
- Achtereinde versmald en voorzien van een klein staartje, cirrus tot 600 µm lang.....*I. scalopura*
3. - Cirrus licht gebogen en ong. 130 µm lang, stekels tot 11 µm lang.....
.....*I. juliae*
- Cirrus proximaal S-vormig gebogen, ongeveer 180 µm lang, stekels tot 7 µm.....*I. cirrifera*

***Inaloa cirrifera* (Meixner, 1943) comb.n.**

Pl. 43 fig. C-D

Synonymie : *Monocelis cirrifera* Meixner, 1943
Archiloa cirrifera in Karling 1966a

Typemateriaal : Onbestaand.

Typelocaliteit en verspreiding : Deze soort is uitsluitend bekend van brakwaterhabitaten rond de Adriatische kust. Uit de literatuur valt niet af te leiden of Meixner een typelocaliteit heeft aangeduid. *I. cirrifera* werd door Meixner gevonden in twee verschillende localiteiten aan de Adriatische kust : Grado (Italië) en Omis (Joegoslavië) telkens in brak water (Meixner 1943). Wij hebben materiaal bestudeerd afkomstig van de lagune van Venetië uit zand met slib.

Bestudeerd materiaal : Enkele levende exemplaren afkomstig uit de lagune van Venetië. Deze werden ter beschikking gesteld door Dr. M. Curini-Galletti.

Beschrijving :

In zijn beschrijving geeft Meixner (1943) alleen een schematische reconstructie van de genitale organen. Nadien werd deze soort niet meer gevonden. Hier volgen enkele aanvullingen op de beschrijving van Meixner.

Levende exemplaren zijn 3 tot 4 mm lang en 0.2 tot 0.3 mm breed. Het vooreinde is afgerond en voorzien van talrijke olieachtige druppels. Het achtereinde is rond tot driehoekig en bezet met weinig ontwikkelde kleefpapillen. De farynx ligt in de tweede lichaamshelft en is in vergelijking met de breedte van het dier erg smal. Vóór de farynx liggen lateraal twee groepen testes. Iedere groep bevat ongeveer 17 tot 20 testes die ongeveer alternerend achter elkaar liggen. Ovaria liggen lateraal voor de farynx; vitellaria strekken zich uit vanaf de eerste testes tot achter het copulatieorgaan. Reeds bij zwakke vergroting is de ligging van de grote bursa en het sferisch copulatieorgaan zichtbaar. De bursa heeft een diameter van ongeveer 150 μm en is voorzien van een lange sterk gespierde vagina. Deze valt bij gemiddelde vergroting zeer sterk op door een verdikking van de basale lamina (zie fig. D pl. 43). Vagina en copulatieorgaan hebben beide een aparte opening. Het groot sferisch copulatieorgaan heeft een diameter van 100 μm en is voorzien van een grote vesicula seminalis en een vesicula granulorum die beide van elkaar gescheiden zijn door een gespierd diafragma. De cirrus is ongeveer 180 μm lang. Distaal zijn de stekels 1 tot 1.5 μm en worden proximaalwaarts groter tot 7 μm . Volledig aan de basis zijn de stekels weer kleiner (plaats van formatie). De cirrus is aan de basis S-vormig gebogen.

***Inaloea scalopura* (Marcus, 1949) comb.n.**

Synonymie : *Monocelis scalopura* Marcus, 1949
Archiloea scalopura in Karling, 1966a

Typemateriaal : Eén totopreparaat met negen specimens (waarvan één door ons aangeduid als lectotype) en drie serie coupes (RNHM-S).

Typelocaliteit : Brazilië, São Sebastião, São Vicente (Santos), zand, ter hoogte van de monding van een klein beekje.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal.

Beschrijving

Zie de originele beschrijving van Marcus (1949).

Inaloe juliae (Tajika, 1982) comb.n.

Synonymie : *Archiloe juliae* Tajika, 1982

Typemateriaal : Drie reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype (pers. col.).

Typelocaliteit en verspreiding : Noord-Japan, Hokkaido, kust van Onbetsu (typelocaliteit) en bocht van Akkeshi, litoraal op strand in de omgeving van zoet water monding.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal.

Beschrijving

Zie de originele beschrijving van Tajika (1982b).

Inaloe anguicirrus sp.n.

Pl. 43 fig. B

Pl. 44

Typemateriaal : Vier totopreparaten waarvan één aangeduid als holotype en acht reeksen coupes (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, Baai van Calvi, in de monding van de Figarelle, litoraal, grof zand en schelpengruis, 03.07.83.

Andere localiteiten : Deze soort werd door ons op twee verschillende plaatsen in de baai van Calvi gevonden (typelocaliteit en bij Oscelluccia), telkens in een monding van een beekje (zoet water infiltratie), in zand en grind.

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende dieren, waarvan vier ingebed in totopreparaat en acht geprepareerd voor serie coupes en een reeks semi-dunne coupes (typemateriaal).

Etymologie : Deze naam verwijst naar het uiterlijk van de cirrus dat herinnert aan een slang (anguis (L.) : slang).

Beschrijving

Levende adulten zijn 2 tot 5 mm lang en bezitten een sterk variabel aantal testes, schommelend van 20 tot 40. Het achtereinde is wisselend van vorm en kan bij kleven aan het substraat driehoekig zijn. Fijne banaanvormige dermale rhabdieten zijn verspreid over het hele lichaam. Grote

rhabdoidklieren van het type gg_1 werden niet waargenomen. In coupemateriaal werden kleine rhabdoidklieren van het type gg_3 waargenomen verspreid over het hele lichaam.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Het sferisch copulatieorgaan is 80-100 μm in diameter. De vesicula seminalis en de vesicula granulorum zijn van elkaar gescheiden door een gespierd diafragma. Beide liggen bijna volledig vrij van de buitenste spiermantel van het copulatieorgaan. De zeer lange cirrus ligt opgerold in de bulbus. Bij zeer sterk samengedrukte exemplaren is deze ongeveer 1 tot 1.5 mm lang (pl. 44 fig. D). De stekels zijn proximaal het kleinst en worden distaalwaarts geleidelijk groter, tot 7 μm . De cirrus kan volledig worden uitgestulpt. De overblijvende holten in de bulbus zijn niet opgevuld met parenchym. Ze zijn op coupemateriaal volledig leeg hetgeen er op wijst dat deze holten bij levende dieren gevuld zijn met vocht (hydrostatisch skelet).

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De oviducten en het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal werden niet geobserveerd. De opening van het vrouwelijk kanaal met de buitenwereld was wel zichtbaar en was omgeven door talrijke klieren. De prepeniale bursa is van het resorberend type. Vanuit de bursa vertrekt een lange sterk gekronkelde en gespierde vagina die voor de mannelijke porus opent in de buitenwereld (externe vagina). Het epitheel van de vagina is niet gecilieerd, met uitgezakte kernen, en een lichtroze fijn granulaire structuur is zichtbaar (secretorisch epitheel?).

Bespreking van het genus

Deze vier *Inaloa*-soorten zijn alle te herkennen aan de vorm en lengte van de cirrus en de cirrustekels (zie determinatiesleutel). Zij worden door ons ondergebracht in een nieuw genus op basis van de zeer lange gespierde vagina die uitmondt in een bursa van het resorberend type en gelegen is ter hoogte van de versmelting van beide oviducten. Binnen het genus zijn er enkele verschillen in de bouw van het vrouwelijk stelsel. Bij *I. juliae* staat het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal in verbinding met de bursa (plesiomorfe toestand?). Bij *I. anguicirrus* is de oorsprong van het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal niet gekend en bij *I. cirrifera* en *I. scalopura* vertrekt het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal vanuit de gespierde vagina (synapomorfie?). De mannelijke porus kan verenigd zijn met de vaginale porus (interne vagina) zoals bij *I. juliae*. Ook is *I.*

juliae de enige soort met een genito-intestinaal systeem dat een postpeniale bursa vormt van het resorberend type (plesiomorfie). De soorten uit dit genus vertonen een opvallende gelijkenis in biotoop. Zij zijn alle aangetroffen in brak water ter hoogte van de monding van een rivier of beek.

Genus *Archiloa* de Beauchamp, 1910

Diagnose : Archiloinae met interne vagina. De vagina is lang, gespierd en voorzien van secretorisch epitheel. Cefaalwaarts opent de vagina in een bursa van het resorberend type. De oviducten versmelten tot een gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal in de omgeving van de bursa. Het vrouwelijk kanaal staat niet rechtstreeks in verbinding met het bursalumen of vagina. Copulatieorgaan met cirrus en accessorie cirrus. Vesicula granulorum en vesicula seminalis zijn gescheiden van elkaar door een gespierd diafragma en zijn slechts gering verbonden met de buitenste spiermantel van de bulbus.

Typesoort : *Archiloa rivularis* de Beauchamp, 1910 : door oorspronkelijke monotypie.

Determinatiesleutel voor de soorten

1. - Cirrus 400 tot 600 μm lang, stekels 13 tot 17 μm***A. rivularis***
- Cirrus korter, tot 150 μm2
2. - Cirrusstekels tot 10 μm lang, accessorie cirrus een eenvoudige zakvormige instulping.....***A. petiti***
- Cirrusstekels tot 7 μm lang, accessorie cirrus langgerekt en bijna reikend tot aan de prostaatblaas.....***A. westbladi***

Archiloa rivularis de Beauchamp, 1910

Pl. 45 fig. A en D

Pl. 46 fig. A-B

Typemateriaal : Twee serie coupes en twee totopreparaten waarvan één aangeduid als holotype (MNHN-P).

Typelocaliteit : Frankrijk, Basses-Pyrénées, Saint-Jean-de-Luz, zoet water onder keien.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal en enkele levende specimens afkomstig van de typelocaliteit (verzameld door Dr. M. Curini-Galletti) hiervan werden twee specimens geprepareerd als totaalpreparaat.

Beschrijving

Niettegenstaande deze soort uitvoerig werd beschreven door de Beauchamp (1910) dienen enkele aanvullingen gemaakt te worden.

De Beauchamp suggereert een verbinding die volgens hem moeilijk waar te nemen is tussen de oviducten, bursa (wat hij ootype noemt) en het vrouwelijke kanaal. Onderzoek van het typemateriaal laat niet toe deze verbinding te bevestigen; omdat noch het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal noch de oviducten terug te vinden zijn in dit coupemateriaal.

In zijn beschrijving vermeldt de Beauchamp de aanwezigheid van een peniaal ligament. Uit studie van het typemateriaal (zie pl. 45 fig. A en D) evenals op levend materiaal (pl. 46 fig. A-B) blijkt dat dit ligament een accessorische cirrus is. De eigenlijke cirrus is 0.4 tot 0.6 mm lang. De lengte van de stekels varieert van 13 μm (proximaal) tot 17 μm (distaal). De accessorische cirrus is 160 tot 190 μm lang. Hier zijn de proximale stekels het grootst : ongeveer 7 μm .

***Archiloa westbladi* Ax, 1954**

Pl. 45 fig. B

Pl. 46 fig. E

Typemateriaal : Talrijke reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype (ZM-GÖT)

Typelocaliteit : Duitsland, Noord-Oostzee kanaal, Schirnauer Muhle, detritus rijk zand, brak water.

Andere localiteiten : Deze soort werd door ons meermaals gevonden in het estuarium van de Slack te Ambleteuse in fijn zand met slib en veel detritus.

Bestudeerd materiaal : Twee reeksen coupes (paratype), talrijke levende exemplaren en één reeks semi-dunne coupes.

Beschrijving

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Ax (1954).

Archiloa petiti Ax, 1956

Pl. 45 fig. C
Pl. 46 fig. D-E

Typemateriaal : Verschillende reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype (ZM-GÖT).

Typelocaliteit : Frankrijk, Middellandse Zee, Etang de Canet, grof zand dicht bij een riviermonding.

Verspreiding : Deze soort kent een ruime verspreiding langsheen het Middellandse-Zeegebied : Frankrijk (Ax 1956a, Delamare Deboutteville 1955), Bosporus (Ax 1959a) en Italië (materiaal dat verzameld werd te Portoferraio, Elba door Dr. Curini-Galletti en dat ons ter beschikking werd gesteld). Langsheen de Atlantische kust werd deze soort uitsluitend vermeld voor Arcachon (Ax 1956a p. 205). Wij hebben enkele exemplaren gevonden in het litoraal van de monding van het Zwin (23.05.83) in grof zand. Deze soort werd gevonden in marien- of brakwaterbiotopen (met hoge saliniteit) met gemiddeld tot grof zand (zelfs schelpengruis of kiezel) al dan niet met slib.

Bestudeerd materiaal : Twee reeksen coupes uit het typemateriaal (paratype). Talrijke levende individuen van Portoferraio waarvan twee gefixeerd en verwerkt tot coupes en enkele levende individuen uit het Zwin.

Beschrijving

Voor een uitvoerige beschrijving zie Ax (1956a). Morfologisch hebben we geen verschillen waargenomen tussen de Atlantische en de Mediterrane populaties. Beide populaties zijn karyologisch echter verschillend (zie deel II).

Bespreking van het genus

Na observatie van het typemateriaal evenals van levend materiaal afkomstig van de typelocaliteit blijkt dat *A. rivularis* (de type soort van het genus *Archiloa*) een accessorische cirrus bezit. Dit kenmerk werd reeds beschreven voor *A. petiti* en *A. westbladi*. Deze accessorische cirrus is een synapomorfie voor deze drie soorten. Op basis hiervan worden uitsluitend deze soorten ondergebracht in het genus *Archiloa*, waarvan de genusdiagnose is gewijzigd (zie boven). Vorm en afmetingen van de cirrus en de accessorische cirrus laten toe deze drie soorten te onderscheiden van elkaar (zie determinatiesleutel en oorspronkelijke beschrijvingen). Naast de accessorische cirrus worden de soorten gekenmerkt door een globulair copulatieorgaan waarvan de vesicula seminalis en vesicula granulorum door een diafragma van elkaar gescheiden zijn en bijna volledig los liggen van de buitenste spiermantel, door een interne vagina die niet in verbinding staat met het vrouwelijk kanaal en door de afwezigheid van een genito-

intestinaal systeem. Het belang van deze kenmerken voor de fylogenie wordt later besproken.

De verspreiding van de soorten uit dit genus is beperkt tot de Europese-Atlantische kust en het Middellandse-Zeegebied. Geen enkel van deze soorten is zuiver marien.

Genus *Monocelopsis* Ax, 1951

Diagnose : Zeer kleine Archiloinae met een otoplanoid habitus. Kernen al dan niet intra-epitheliaal gelegen Met klein aantal testes en vitellaria achter de testes. Copulatieorgaan met eenvoudige cirrus met korte stekels, geen stilet en geen accessorische cirrus. Vesicula granulorum en vesicula seminalis van elkaar gescheiden door een klein septum. Vrouwelijk kanaal met prepeniale externe vagina en vaginale bursa, met postpeniaal genito-intestinaal systeem dat een bursa van het resorberend type vormt.

Typesoort : *Monocelopsis otoplanoides* Ax, 1951 : door oorspronkelijke monotypie

Determinatiesleutel voor de soorten

- Cirrusstekels alle even kort ongeveer 1-2 μm*M. otoplanoides*
- Distale cirrusstekels ongeveer 8 μm , proximale stekels ongeveer 2-4 μm*M. septentrionalis*

Monocelopsis otoplanoides Ax ,1951

Synonymie : *Archiloa otoplanoides* in Karling 1966a

Typemateriaal : Verschillende reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype.

Typelocaliteit : Duitsland, Kieler Bucht, Schonberger strand, hooglitoraal in rein fijn zand (Ax 1951).

Andere localiteiten : *Monocelopsis otoplanoides* is in de literatuur uitsluitend vermeld voor de Kieler Bucht (Ax 1951 en Remane 1955). Ze is één van de meest dominerende vertegenwoordigers uit het fijn zand van het midden en hoog mediolitoraal langsheen onze Belgische kust. Deze soort is bijna over het hele jaar aanwezig.

Bestudeerd materiaal : Twee serie coupes uit het typemateriaal (paratype). Talrijke levende specimens en totopreparaten. Eén serie semi-dunne coupes.

Beschrijving

Deze soort werd uitvoerig beschreven door Ax (1951). Ax vermeldt de afwezigheid van rhabdieten en het niet-uitstulpbaar zijn van de cirrus. In de door ons geobserveerde exemplaren waren rhabdoidklieren van het type gg₁ aanwezig en was het uitstulpbaar karakter van de cirrus waarneembaar. Aanvullende gegevens over het copulatieorgaan op EM-niveau zijn terug te vinden bij E. Martens (1985 en 1986).

Monocelopsis septentrionalis (Sopott, 1972) comb.n.

Synonymie : *Mesoda septentrionalis* Sopott, 1972
Archiloa septentrionalis in Karling 1966a

Typemateriaal : Verschillende reeksen serie coupes, waarvan één aangeduid als holotype (ZM-GÖT).

Typelocaliteit : Duitsland, Sylt, List, gemiddeld tot grof zand in het hoog litoraal (voor het oud biologisch station).

Andere localiteiten : Deze soort is alleen gekend van talrijke localiteiten rond List (Sopott 1972, Hellwig 1987). *Monocelopsis septentrionalis* is een typische vertegenwoordiger van het grof zand uit het hoog mediolitoraal en aldus onderhevig aan extreme schonmelingen.

Bestudeerd materiaal : Verschillende levende specimens afkomstig van Sylt (Duitsland) en drie reeksen coupes uit het typemateriaal (paratype).

Beschrijving

Sopott (1972) geeft een uitvoerige beschrijving en discussie. Levende specimens hebben een otoplanoid habitus; klein, gedrongen snelbewegende soort met weinig testes en weinig vitellariafollikels die achter de testes gelegen zijn. Levend lijkt deze soort opvallend op *M. otoplanoides*.

Bespreking van het genus

Op basis van de intra-epitheliale kernen plaatste Sopott (1972) *M. septentrionalis* in het genus *Mesoda*. Zij vermeldt echter de sterke gelijkheid met *Monocelopsis otoplanoides*: drie geslachtsopeningen, een pre- en postpeniale bursa en acht vitellariafollikels alle achter de testes gelegen waarvan er slechts twee voor de farynx liggen. Hieraan kan de

habitus nog worden toegevoegd. Uit dit alles blijkt dat beide soorten sterk op elkaar lijken..

Van alle bovenvermelde kenmerken zijn de habitus, en de ligging van de vitellaria synapomorfieën voor beide soorten. Beide soorten hebben een zeer sterk op elkaar gelijkend karyotype dat afwijkend is van de andere Archiloinae een bijkomende synapomorfie (zie deel II). Deze synapomorfieën laten ons toe de twee soorten onder te brengen in een afzonderlijk genus en de fylogenetische positie van het genus in de subfamilie te bepalen (zie deel III). Ten opzichte van Sopott (1972) geven wij minder taxonomische waarde aan de intra-epitheliale ligging van de kernen. Deze intra-epitheliale ligging bij de *Mesoda*-soorten en bij *Monocelopsis septentrionalis* beschouwen wij als secundair ontstaan en is mogelijks een parallellisme. Karyologische argumenten hebben een belangrijke rol gespeeld in het achterhalen van de fylogenetische relaties binnen de subfamilie (zie deel II). Aangezien het karyotype voor beide *Mesoda* soorten niet gekend is wordt het moeilijk om de verwantschappen met de andere soorten uit de familie te beschrijven.

Beide soorten zijn marien en aanwezig in het midden en hoog mediolitoraal van stranden met een "gemiddelde" dynamiek van de West- en Noordeuropese kusten. *M. septentrionalis* lijkt een voorkeur te hebben voor grover sediment dan *M. otoplanoides*.

Genus *Archilopsis* Meixner, 1938

Diagnose : Archiloinae al dan niet met een stilet. Vesicula granulorum en vesicula seminalis van elkaar gescheiden door een gespierd diafragma. De prostaatklieren monden uit in de ductus ejaculatorius via twee prostaatkanalen. Met een interne vagina die zich over het copulatieorgaan, via een vaginaal kanaal, verderzet en postpeniaal in verbinding komt met het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Het postpeniaal genito-intestinaal systeem vormt een bursa van het resorberend type.

Typesoort : *Archilopsis unipunctata* (Fabricius, 1826) : door oorspronkelijke monotypie

Determinatiesleutel voor de soorten

1. - Met stilet en korte ductus ejaculatorius.....2
- Zonder stilet en lange ductus ejaculatorius.....3
2. - Stilet 40-45 μm , cirrusstekels distaal 18-25 μm en proximaal 5-7 μm ..
.....**A. unipunctata**
- Stilet 27-37 μm , cirrusstekels distaal 7 μm en proximaal 4 μm
.....**A. arenaria**
3. - Cirrus ongeveer 90 μm lang, distale stekels 17-20 μm , proximaal
halfweg in de lange ductus ejaculatorius een groep van 10-13
geïsoleerde stekels.....**A. spinosa**
- Cirrus ongeveer 50-55 μm lang, distale stekels 12-14 μm , proximaal
zijn de stekels door een kleine constrictie van de cirrus licht
gescheiden van de andere.....**A. marifuga**

Archilopsis unipunctata (Fabricius, 1826)

Pl. 47

Pl. 48

Synonymie : *Planaria unipunctata* Fabricius, 1826
Monocelis unipunctata in Oersted 1844
Monotus unipunctata in Diesing 1862
Automolus unipunctata in Graff 1882
Archimonocelis unipunctata in Meixner, 1938a
Archiloa unipunctata in Karling, 1966

Typelocaliteit : Denemarken, kust, op wieren en interstitieel.

Typemateriaal : Onbestaand.

Andere localiteiten : Een lange lijst met localiteiten is gegeven door Luther (1960). Ten gevolge van de talrijke synonymisaties en de twijfelachtige identificaties kunnen enkel maar een aantal van de identificaties na 1938 (na de beschrijving van Maristo en Meixner) als zeker beschouwd worden. Uit deze gegevens wordt besloten dat *A. unipunctata* een Noord-Westeuropese verspreiding heeft en waarschijnlijk afwezig is in het Middellandse-Zeegebied. Deze soort werd door ons eveneens verzameld in St. Andrews (Passamaquoddy baai) Canada zodat met zekerheid kan gesteld worden dat *A. unipunctata* ten minste een boreale amfi-Atlantische verspreiding heeft.

A. unipunctata is een eurytope en euryhaline soort, epifytonisch en interstitieel, in zand variërend van fijn tot grof al dan niet met slib en detritus, meestal in min of meer beschermde localiteiten (lagunes, estuaria enz.).

Bestudeerd materiaal : Zie tabel 5 (app. 1)

Beschrijving

Archilopsis unipunctata is 3-4 mm lang zonder oogjes of pigment. De darm varieert van lichtgroen tot geel in functie van de inhoud. Het vooreinde

vernauwt lichtjes, is afgerond en voorzien van talrijke oliedruppels voor de statocyst. Het achtereinde is afgerond en bezet met talrijke kleefpapillen.

De epidermis met ingezakte kernen is gecilieerd over het hele lichaam behalve het achtereinde. Cilia zijn 2 tot 3 μm lang. Er werden geen rhabdieten geobserveerd in de epidermis. Twee soorten rhabdoidklieren werden teruggevonden : smalle, lang zakvormige klieren met een fijn eosinofiel secreet (rhabdoidklieren van het type gg_3) voornamelijk aanwezig in het vooreinde en bruin- tot geelachtig gekleurde ovale vesikels zonder enige identificeerbare structuur (rhabdoidklieren van het type gg_1), voornamelijk aanwezig in het achtereinde van het dier. Dit laatste type van klieren kan bij levende dieren geobserveerd worden als bundels van zeer fijne lange staafvormige rhamnieten.

De farynx ligt in de tweede lichaamshelft, is langgerekt en horizontaal naar achter georiënteerd. Een goed ontwikkeld oesofagaal deel ontbreekt.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Een 30-tal testes zijn gelegen voor de farynx. De copulatiebulbus heeft een totale lengte van 150 μm en bestaat uit een cirrus, een vesicula seminalis en vesicula granulorum. De vesicula seminalis en vesicula granulorum zijn van elkaar gescheiden door een gespierde wand. De vesicula seminalis zet zich cefaalwaarts verder in de ductus ejaculatorius die overgaat in de cirrus. De prostaatklieren zijn gelegen tussen de spieren van de ductus ejaculatorius en de uitwendige spiermantel van de bulbus. Lateraal monden de prostaatklieren uit in twee korte afvoergangen : de prostaatducten. Deze ducten openen distaal in de ductus ejaculatorius. De cirrus is ongeveer 75 μm lang. Distaal voorzien van een gordel met zeer grote stekels 18-22 μm lang (tot 25 μm zie Luther 1960). Proximaalwaarts worden de stekels kleiner, tot ongeveer 5-7 μm . De proximale stekels zijn min of meer driehoekig in vorm en zijn voorzien van een afgeronde tip. De grote distale stekels zijn breed aan de basis, vernauwen plots en eindigen in een uitgerokken afgeronde tip. Onder deze distale stekels zijn er steeds twee tot drie stekels terug te vinden die groter zijn dan de andere en niet de plotse vernauwing vertonen m.a.w. deze stekels zijn min of meer driehoekig in vorm. De niet-uitgestulpte cirrus is centraal voorzien van een licht gesclerotiseerd stilet; 40 tot 45 μm lang en 27-30 μm breed. Dit stilet is niet zichtbaar op levend materiaal maar wordt zichtbaar bij sterk samengedrukte totopreparaten en/of wanneer de cirrus uitgestulpt is en het stilet de meest distale top gaat vormen.

In deze toestand is eveneens duidelijk dat de stiletwand zich verderzet in deze van de cirrus. Het gedeelte van de ductus ejaculatorius tussen het stilet en de prostaatducten is kort. Op coupemateriaal is duidelijk te zien dat het stilet bestaat uit een deel van de ductus ejaculatorius dat ingestulpt is in het cirruslumen. Het uitwendig epitheel is verdwenen en de basale lamina is verdikt.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De ovaria liggen ventro-lateraal vóór de farynx. De vitellaria verlopen dorso-lateraal vanaf het midden van de testes tot aan het copulatieorgaan. De oviducten versmelten achter de farynx en vormen het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal dat ventraal verder loopt tot aan de vrouwelijke porus. Dit kanaal is voorzien van een hoog niet-gecilieerd epitheel met intra-epitheliale kernen. Voor het copulatieorgaan is het vrouwelijk kanaal verbreed en vormt het een bursa van het resorberend type met een sterk gevacuoliseerd epitheel en zet zich geleidelijk aan verder (lateraal van het copulatieorgaan) naar de vrouwelijke porus. De vagina is prepeniaal gelegen en mondt uit in het mannelijk atrium (vagina interna). De vagina zet zich caudaalwaarts verder over de copulatiebulbus naar het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Het lange kanaal tussen de eigenlijke vagina en het vrouwelijk kanaal wordt hier vaginale duct genoemd. Vagina en vaginale duct zijn sterk gespierd en voorzien van een epitheel met uitgezakte kernen. Ter hoogte van de vagina is dit epitheel secretorisch (vaginale bursa) terwijl ter hoogte van de vaginale duct dit epitheel sterk gecilieerd is. Postpeniaal is er een bursa van het resorberend type aangesloten op het vaginaal kanaal. Deze postpeniale bursa is door een gespierd kanaal met gecilieerd epitheel verbonden met de vaginale duct. De vrouwelijke porus is omgeven door talrijke klieren. Achter de porus zijn klieren van het type gg₂ aanwezig.

***Archilopsis spinosa* (Jensen, 1878)**

Pl. 49

Pl. 51 fig. E-F

Synonymie : *Monocelis spinosa* Jensen, 1878
Automolus unipunctata in Graff, 1882 en latere synoniemen van *A. unipunctata*.
Archilopsis inopinata Martens et al., 1987 in Ax & Armonies 1987

Typemateriaal : Onbestaand.

Typelocaliteit : Noorwegen, Atlantische kust, Herlo, op *Fucus*.

Andere localiteiten : Door de synonymisatie met *Archilopsis unipunctata* is het naast de typelocaliteit en de localiteiten door ons vermeld in tab. 5 (app. 1) niet mogelijk om met zekerheid andere localiteiten te vermelden.

Deze soort werd door Prof. Ax verzameld aan de Oostkust van Canada. Deze vondst werd door ons gedetermineerd en kreeg de verloopige naam *A. inopinata*. Deze naam werd vermeld in Ax & Armonies (1987). Dit artikel was reeds in druk op het ogenblik dat Dr. Karling onze aandacht vestigde op de gelijkenis met de oorspronkelijke beschrijving van "*Monocelis spinosa* Jensen, 1878".

Bestudeerd materiaal : Zie tabel 5 (app. 1).

Beschrijving

Deze soort evenals de twee volgende *Archilopsis*-soorten lijken sterk op *A. unipunctata* vandaar dat we uitsluitend de differentiële kenmerken zullen vermelden bij deze en de volgende beschrijvingen.

A. spinosa is ongeveer 2-3 mm lang. Het aantal testes varieert van 32 tot 36. Het copulatieorgaan is ongeveer 180 μm lang en de cirrus ongeveer 90 μm . Distaalwaarts verbreedt het cirruslumen geleidelijk en worden de stekels tevens langer. De stekels variëren van 3-4 μm (proximaal) tot 17-20 μm (distaal). Alle stekels hebben dezelfde vorm. Ze zijn breed aan de basis en versmallen geleidelijk tot een spitse tip. In de cirrus is geen centraal stilet noch een uitstulping van de ductus ejaculatorius aanwezig. De ductus ejaculatorius is zeer lang tussen de cirrus en de prostaatducten. De totale lengte van de ductus ejaculatorius is ongeveer 230 μm . Halfweg de ductus ejaculatorius, ongeveer tussen de cirrus en de prostaatducten, bevindt er zich een groep van 9-13 geïsoleerde stekels. Deze stekels zijn bij levende exemplaren moeilijk te observeren en worden pas bij sterk samengedrukte totopreparaten zichtbaar.

***Archilopsis arenaria* Martens, Curini-Galletti & Puccinelli, 1988**

Pl. 50

Pl. 51 fig. A-C

Synonymie : *Archilopsis unipunctata* in P. Martens (1984a)
Archilopsis sp. in E. Martens (1986)

Typemateriaal : Eén totopreparaat (holotype) en één reeks serie coupes (ZC-LUC).

Typelocaliteit : België, De Panne, mediolitoraal, fijn zand, augustus 1981.

Andere localiteiten en bestudeerd materiaal : Zie tabel 5 (app. 1)

Etymologie : De naam verwijst naar het voorkomen op open stranden van deze soort.

Beschrijving

A. arinaria is 2-3 mm lang. Het aantal testes varieert van 24-36. Het copulatieorgaan heeft een totale lengte van 100 μm . De cirrus is ongeveer 40 μm lang en heeft een centraal stilet in haar proximaal deel. Dit stilet is sterk gesclerotiseerd, is 27-37 μm lang en 10-13 μm breed. Het proximale 2/3 van de cirrus is recht door de aanwezigheid van het stilet. Vanaf het einde van het stilet vernauwt de cirrus tot een spitse punt. Over geheel de lengte van de cirrus zijn alle stekels van gelijke vorm en ongeveer driehoekig. De distale stekels zijn iets groter, ongeveer 7 μm , dan de proximale stekels, die ongeveer 4 μm zijn. De ductus ejaculatorius is vrij kort tussen het stilet en de prostaatducten. Er zijn geen geïsoleerde stekels aanwezig in het lumen van de ductus ejaculatorius.

Archilopsis marifuga Martens, Curini-Galletti & Puccinelli, 1988

Pl. 52

Pl. 53

Synonymie : *Archilopsis unipunctata* in E. Martens & Schockaert (1981)

Typemateriaal : Eén totopreparaat (holotype) en verschillende reeksen coupes (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Frankrijk, Ambleteuse, in de monding van de Slack, brak water, fijn zand met slib en detritus, mei 1979.

Andere localiteiten : Naast de beschrijving van E. Martens & Schockaert (1981) (onder de naam *A. unipunctata*) is er in de literatuur geen enkele beschrijving die overeenkomt met deze soort zodat de gekende localiteiten beperkt blijven tot deze vermeld in tab. 5 (app. 1).

Bestudeerd materiaal : Zie tabel 5 (app. 1).

Etymologie : De naam verwijst naar het niet-marien karakter van deze soort. (*marinus* (L.) : van de zee, *fuga* (L.) : vluchten).

Beschrijving

A. marifuga is 2-3 mm lang, het aantal testes varieert van 20-26. Het copulatieorgaan heeft een totale lengte van 150 μm , de cirrus is 50-55 μm lang. Er is geen stilet aanwezig in de cirrus. Het meest proximaal deel van de cirrus is breed en voorzien van enkele stekels. Distaalwaarts hiervan versmalt de cirrus onmiddellijk en vormt er zich een constrictie. Ter hoogte van deze constrictie zijn er geen stekels ingeplant. Distaal hiervan wordt de cirrus weer geleidelijk breder en is van talrijke stekels voorzien. De stekels van de cirrus zijn uniform in vorm, van de basis naar

de top versmallen ze geleidelijk en eindigen in een scherpe punt. De distale stekels (12-14 μm) zijn groter dan de proximale (7 μm). Alleen in sterk samengedrukte preparaten valt het op dat de proximale stekels, namelijk deze voor de constrictie, geïsoleerd zijn van de andere stekels. Zoals bij *A. spinosa* is de ductus ejaculatorius extreem lang en niet ingestulpt in de cirrus. Er zijn geen geïsoleerde stekels aanwezig halfweg de cirrus en de prostaatducten.

In het vrouwelijke voortplantingsstelsel zijn er enkele verschillen ten opzichte van de andere *Archilopsis* soorten. In *A. marifuga* ligt de "postpeniale bursa" meer naar voor waardoor het bursakanaal reeds ter hoogte van de cirrus verbonden is met de vaginale duct in plaats van postpeniaal. Het bursaal weefsel is van het resorberend type. De bursa zelf is langwerpig en strekt zich caudaalwaarts uit over de vaginale duct.

Bespreking van het genus

Fabricius (1826) beschreef *Planaria unipunctata* zeer oppervlakkig in vergelijking met de huidige normen. De soort was herbeschreven en getransfereerd naar het genus *Monocelis* door Oersted (1844). Claparède (1861) beschreef een organisme onder de naam *M. unipunctata* dat duidelijk afweek van de beschrijving van Fabricius en Oersted. In 1878 beschreef Jensen een nieuwe soort, *M. spinosis*, op basis van sommige kenmerken die niet aanwezig waren in *M. unipunctata* (zie later). Niettegenstaande deze, naar mijns inziens, nauwkeurige observatie, werd de soort gesynonymiseerd met *M. unipunctata* door Graff onder de naam *Automolus unipunctata* (1882). In 1908 werd *A. unipunctata* door Graff (1907/08) terug in het genus *Monocelis* ondergebracht. In 1938 geeft Maristo een uitgebreide beschrijving van de soort waarbij hij *M. spinosa* als enige geldige naam beschouwt. Gelijktijdig introduceert Meixner (1938a,b) een nieuwe genusnaam : *Archilopsis* met één enkele soort *A. unipunctata* (Fabricius, 1826). Twee nog latere beschrijvingen zijn van belang, deze van Luther (1960) en deze Karling (1974b), met nauwkeurige figuren of foto's

In geen van de hierboven vermelde beschrijvingen werd een stilet in de cirrus vermeld. De vier door ons beschreven soorten beantwoorden duidelijk aan de genusdiagnose zoals gesteld door Meixner (1938a en b). Hierdoor ontstaat een dubbel probleem : is "*A. unipunctata*" zoals in de literatuur vermeld één enkele soort of een soortcomplex en welk van de vier door ons

bestudeerde soorten komt overeen met *A. unipunctata* (Fabricius, 1826). Uit de organisatie en grootte van de cirrusstekels blijkt dat de beschrijvingen van Maristo (1938), Meixner (1938b), Luther (1960) en Karling (1974b) alle dezelfde soort betreffen. Geen enkel van deze beschrijvingen vermeldt een stilet. Uit de tekeningen en foto's kan echter besloten worden dat er wel een "gesclerotiseerde" buisvormige structuur aanwezig is; hetgeen wij "stilet" noemen. Deze beschrijvingen, het stilet in acht genomen, komen overeen met één van onze soorten die daarom hier als *A. unipunctata* wordt beschreven.

Jensen (1878) beschreef *M. spinosa*, gekarakteriseerd door de aanwezigheid van een zeer lange ductus ejaculatorius voorzien van enkele geïsoleerde stekels. Drie van de door ons bestudeerde populaties beantwoorden perfect aan Jensens beschrijving. Dit kenmerk is stabiel en wij beschouwen daarom het taxon *Archilopsis spinosa* (Jensen, 1878) als valide. De twee overblijvende soorten zijn duidelijk verschillend van *A. unipunctata* en *A. spinosa* (zie tab 6 app. 1 voor een overzicht van de belangrijkste diagnostische kenmerken). Geen van beide soorten komt evenmin overeen met een beschrijving uit de literatuur zodat *A. arenaria* en *A. marifuga* als nieuw voor de wetenschap worden beschouwd.

De vier soorten worden gekenmerkt door de aanwezigheid van twee prostaatkanalen en dezelfde structuur van het vrouwelijk voortplantingsstelsel : interne vagina die door een lange vaginale duct postpeniaal verbonden is met het vrouwelijk kanaal en een verbinding heeft met een bursa van het resorberend type. Beide kenmerken zijn niet aanwezig bij de andere Monocelididae. Op basis van deze twee synapomorfieën vormen de vier soorten een monofyletisch taxon en is het behoud van een apart genus aangewezen (versus Karling 1966a).

De aanwezigheid van een centraal stilet is een synapomorfie voor *A. arenaria* en *A. unipunctata*. Deze zustersoort-relatie wordt ondersteund door karyologische observaties : (zie deel II). Het min of meer gescheiden zijn van de proximale cirrusstekels is een synapomorfie voor *A. marifuga* en *A. spinosa*

Het genus *Archilopsis* bestaat aldus uit twee zustertaxa, elk bestaande uit twee zustersoorten. In ieder paar is er blijkbaar telkens één soort (nl. *A. unipunctata* en *A. marifuga*) die aanwezig is in minder dynamische habitaten (o.a. brakwaterbiotopen) en één (nl. *A. spinosa* en *A. arenaria*)

dat aanwezig is in marien habitaten met een hogere dynamiek, zodat ieder soort ecologisch gescheiden is van zijn zustersoort, terwijl de twee paren van zustersoorten genetisch gescheiden zijn (zie later).

Bespreking van de subfamilie

Op het ogenblik van Karlings revisie (1966a) bestonden de genera *Mesoda*, *Monocelopsis*, *Archilopsis* en *Archilina* elk slechts uit één soort. Vandaar dat Karling een aantal kenmerken als soortspecifiek beschouwde en deze genera synonymiseerde met *Archiloa* de Beauchamp, 1910. De belangrijkste diagnostische kenmerken zijn : de aanwezigheid van een copulatieorgaan van het duplex-type, een vagina en de afwezigheid van een accessorisch orgaan. Zowel de aanwezigheid, vorm als ligging van de bursa beschouwde Karling van ondergeschikt belang voor de systematiek. Door de toename van het aantal soorten is het mogelijk geworden een aantal verschillende organisaties in het voortplantingsstelsel te onderscheiden die telkens aanwezig zijn bij meerdere soorten. Hierdoor wordt het onderscheiden van verschillende genera zinvol. De bouwplannen worden schematisch weergegeven in plaat 91 (voor de verklaring ervan wordt verwezen naar de bespreking van de verschillende genera). Het onderscheid tussen de verschillende genera steunt op morfologische en karyologische gegevens (zie deel II en III). Beide data laten ons niet alleen toe de systematiek binnen de subfamilie op te klaren maar maakte het ook mogelijk een verwantschapsdiagram voor de subfamilie samen te stellen (zie deel III).

Subfamilie Boreocelidinae subfam.n.

Diagnose

- Monocelididae
- epidermis met intra-epitheliale kernen, behalve in het vooreinde
- vooreinde door een kleine invaginatie afgezet tot een "kop"
- chordoidweefsel voor de statocyst
- sterk ontwikkelde klieren van het type gg_1 verspreid over heel het lichaam
- sterk verlengd achtereinde met talrijke kleefpapillen : kleefstaart
- korte tonvormige farynx, in de helft van het lichaam gelegen en voorzien van een sterk ontwikkeld oesofagaal deel
- gering aantal testes
- vrouwelijk kanaal met vagina die uitmondt in het mannelijk atrium; prevaginaal sterk gespierd en niet-gecilieerd, postvaginaal weinig gespierd en gecilieerd
- vrouwelijk kanaal met postpeniaal een genito-intestinaal systeem
- met klieren van het type gg_2 achter de vrouwelijke porus
- copulatieorgaan van het duplex-type met "penis papil" al dan niet voorzien van een stilet
- vesicula granulorum en vesicula seminalis liggen naast elkaar en zijn omgeven door een eigen tunica, ze monden beide apart uit in de ductus ejaculatorius (copulatieorgaan van het divisa-type)
- ductus ejaculatorius met prostaatklieren verschillend van deze van de vesicula granulorum
- met harde accessorisch structuren verbonden met het copulatieorgaan en het atrium.

Typegenus : *Boreocelis* Westblad, 1952

Genus *Boreocelis* Westblad, 1952

Diagnose : Gelijk aan de subfamiliediagnose.

Typesoort : *Boreocelis filicauda* Westblad, 1952 : door oorspronkelijke monotypie.

Determinatiesleutel voor de soorten

1. - Copulatieorgaan met stilet.....2
- Copulatieorgaan zonder stilet.....3
2. - Stilet met spitse top en ongeveer 67 μm lang.....*B. stylopora*
- Stilet met stompe top en ongeveer 30 μm lang.....*B. karlingi*
3. - Buisvormig accessorische structuur langer dan de gebogen accessorische structuren4
- Buisvormig accessorische structuur korter dan de gebogen accessorische structuren.....*B. filicauda*
4. - Gebogen accessorische structuren zijn aan beide uiteinden met elkaar verbonden.....*B. noldti*
- Gebogen accessorische structuren zijn alleen caudaal met elkaar verbonden.....*B. urodasyoides*

Boreocelis filicauda Westblad, 1952

Pl. 54
Pl. 60 fig. A-B

Typemateriaal : Het typemateriaal bestaat uit meerdere reeksen coupes, waarvan één aangeduid als holotype (RNHM-S).

Typelocaliteit : Noorwegen, Oslo, Skiphelle baai, 50 m, detritusbodem

Andere localiteiten : Westblad (1952b) vond deze soort buiten de typelocaliteit nog aan de Zweedse Westkust (Gullmar Fjord, 15-20 m, slibbodem) en de Oostkust van Engeland (Blyth, 40 m). Wij hebben deze soort aangetroffen in twee verschillende localiteiten van de baai van Calvi, telkens in fijn zand met slib op 35 m.

Bestudeerd materiaal : Holotype, één paratype en enkele levende exemplaren die na observatie geprepareerd werden als totoppreparaat.

Beschrijving en bespreking

Zie de vrij volledige beschrijving van Westblad (1952b). Westblad vermeldt dat de epidermis uitgezakte kernen heeft, zoals bij de meeste Monocelididae. Uit studie van het typemateriaal blijkt dat de epidermiskernen niet uitgezakt zijn. De klieren van het type gg₂ zijn dicht aangesloten bij de klieren van de vrouwelijke porus en zijn moeilijk van deze laatste te onderscheiden. Beide aanvullende observaties beantwoorden aan de genuskarakteristieken.

Boreocelis urodasyoides Ax, 1963

Pl. 55

Typmateriaal : Geen

Typelocaliteit : Italië, Golf van Napels, 4 m (voor villa Galotti), rein gemiddeld zand.

Andere localiteiten : Corsica, Baai van Calvi, 8-35 m, fijn tot grof zand, heel het jaar door.

Bestudeerd materiaal : Verschillende levende exemplaren, na observatie geprepareerd als totopreparaat. Eén reeks sagittale semi-dunne coupes.

Beschrijving

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Ax (1963a). Aan deze beschrijving kunnen volgende elementen toegevoegd worden.

Maximaal zes paar testes. Beide oviducten versmelten achter de farynx en vormen een bursa, voorzien van klieren. Deze bursa is klein en zet zich over een kleine afstand cefaalwaarts verder en vormt het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Dit cefaalwaarts georiënteerd kanaal is sterk gespierd en vormt een sterk gespierd "bursamondstuk". Distaal van dit bursamondstuk plooit het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal caudaalwaarts, het verbreedt en staat prepeniaal via een lange vagina in verbinding met het mannelijk atrium. Deze vagina is proximaal breed en voorzien van een accessorisch klierorgaan. De cellichamen van dit klierorgaan liggen gegroepeerd binnen een tunica. Distaal van dit complex is de vagina sterk gespierd. Het vrouwelijk kanaal zet zich caudaalwaarts verder en eindigt postpeniaal in de vrouwelijke porus. Postpeniaal is het vrouwelijk kanaal voorzien van

een genito-intestinaal systeem; een permanente verbinding met het darmlumen (genito-intestinaal kanaal) werd niet waargenomen.

Twee accessorisch harde structuren zijn aanwezig nl. een buisvormige structuur die doorgaans bestaat uit een eenvoudige rechte buis en een symmetrische structuur die doorgaans gebogen is. Dorsaal in de spierwand van het atrium ligt de symmetrisch accessorische structuur. Deze symmetrische structuur bestaat uit twee evenwijdige half ringvormige delen die rostraal met elkaar verbonden zijn (zie fig. D en E pl. 55). Het is ter hoogte van deze rostrale verbinding dat de interne vagina uitmondt in het atrium. De buisvormig accessorische structuur ligt ingebed in de dorsale spiermantel van de copulatiebulbus en vormt distaal een V-vormig dak boven de ductus ejaculatorius (fig. D en E pl. 55).

Het copulatieorgaan is omgeven door een spiermantel die gelegen is rond de volledig van elkaar gescheiden vesicula seminalis en vesicula granulorum. Beide openen apart uit in de ductus ejaculatorius die terminaal een weinig ontwikkelde penispapil vormt. De ductus ejaculatorius is bekleed met een secretorisch epitheel waarvan de granula fijner zijn dan deze in de vesicula granulorum.

***Boreocelis karlingi* sp.n.**

Pl. 56

Pl. 60 fig. F

Typematerial : Eén totopreparaat (holotype) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, Baai van Calvi, 35 m, gemiddeld zand, minder goed gesorteerd, 6.3 % slib, 20.09.83.

Bestudeerd materiaal : Eén levend dier dat na observatie werd geprepareerd als totopreparaat (holotype)

Beschrijving

De algemene bouw van deze soorten beantwoordt grosso modo aan deze van de andere soorten uit het genus. *B. karlingi* is kleiner dan de andere soorten (slechts 1 mm lang) waarbij vooral het vooreinde opvallend kort is.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Een twaalftal testes liggen alternerend vóór de farynx. Het copulatieorgaan bevat de vesicula granulorum (prostaatblaas) craniaal t.o.v. de vesicula seminalis (observatie bij

levende exemplaren). Beide zijn duidelijk van elkaar gescheiden. Het secreet in de ductus ejaculatorius is fijner dan dit van de prostaatblaas. De bulbus draagt een kort en breed stilet, ongeveer 30 μm lang en 22 μm breed aan de basis en 10 μm aan de top. De symmetrisch accessorische structuur is cefaal en mediaan versmolten, hiertussen ligt een holte (fig. D en G pl.56). Het is ter hoogte van deze holte dat de interne vagina uitmondt in het atrium. De symmetrisch accessorische structuur is ongeveer 122 μm lang en ligt dorsaal van de buisvormig accessorische structuur. Deze buisvormig accessorische structuur is ongeveer 94 μm lang en licht gebogen. Op totopreparaat is aan weerszijde over de hele lengte een kielvormige uitstulping te zien (fig. F pl. 56). Op levend materiaal was het niet duidelijk of deze accessorische structuur ingebed lag in de spiermantel van het copulatieorgaan of in een eigen spiermassa.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Achter de farynx ligt een weinig gedifferentieerde bursa. Deze bursa staat met een sterk gespierd deel (bursamondstuk) in verbinding met het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. De basale lamina van dit gespierd deel is verdikt en het meest proximale deel is in totopreparaat te herkennen als een gesclerotiseerd element met een gelobde proximale rand (fig. H pl. 56). Ter hoogte van het atrium is de wand van het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal minder gespierd en staat het kanaal via een interne vagina in verbinding met het atrium. Het vrouwelijk kanaal zet zich caudaalwaarts verder en opent postpeniaal in het vrouwelijk atrium.

***Boreocelis noldti* sp.n.**

Pl. 57

Pl. 60 fig. C-D

Typemateriaal : Eén totopreparaat, goed bruikbaar voor het herkennen van harde structuren (holotype) en één reeks sagittale coupes, van mindere kwaliteit (ZC-LUC).

Typelocaliteit : West-Duitsland, Noordzee, Sylt, 8°28'43"/55°02'52", 11 m, 23.05.84.

Andere localiteiten : West-Duitsland, Noordzee, Sylt, 8°23'10"/55°05'43", 11 m, 03.05.83 en 8°26'36"/55°03'13", 11 m, 27.10.83

Bestudeerd materiaal : Het bestudeerd materiaal bestaande uit het typemateriaal, enkele tekeningen en foto's werden ons geschonken door Uwe Noldt (Göttingen).

Beschrijving

Levende dieren zijn ongeveer 1 tot 2 mm lang met een habitus zoals bij de andere *Boreocelis*-soorten : ingesnoerd vooreinde met chordoid weefsel voor de hersenen, grote klieren van het gg₁-type verspreid over het hele lichaam en lange staart met talrijke kleefpapillen. De farynx is kort en ligt juist vóór de lichaamshelft.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Vier paar testes liggen vóór de farynx. In het copulatieorgaan liggen de vesicula seminalis en de vesicula granulorum naast elkaar. Het copulatieorgaan is niet voorzien van een stilet. De harde accessorische structuren bestaan uit een lange buisvormige structuur en een korte gebogen symmetrische structuur. De buisvormig accessorische structuur is ongeveer 91 µm lang, het vrije distale uiteinde is spits, lichtjes gekromd en eindigt in het mannelijk atrium. De symmetrische structuur bestaat uit twee half-cirkelvormige structuren die aan de beide uiteinden overgaan in elkaar. De dorsale verbinding is voorzien van twee vleugelvormige uitstulpingen (fig. C pl. 57). Deze symmetrische structuur ligt rond het vrije uiteinde van de buisvormige structuur en omgeeft (ondersteunt) het atrium.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De vitellaria liggen lateraal tussen de laatste testes en het copulatieorgaan. Andere structuren van het vrouwelijk stelsel werden niet waargenomen.

Boreocelis styliphora sp.n.

Pl. 58

PL. 59

PL. 60 fig. E

Pl. 76 fig. E-F, I-J

Typemateriaal : Eén totopreparaat, sterk beschadigd, alleen bruikbaar voor het herkennen van harde structuren (holotype) en één reeks sagittale semi-dunne coupes (10 preparaten) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, Baai van Calvi, Plateau de Mezzo Golfo, 64 m, grof zand met veel grind, 25.11.83.

Bestudeerd materiaal : Enkele levende exemplaren en het typemateriaal.

Etymologie : Bij deze soort is het copulatieorgaan voorzien van een echt stilet .

Beschrijving

Ook hier is de habitus zoals bij de overige Boreocelidinae : langgerekt, filiform en met een lange en spits uitlopende staart. Bij spiercontractie is het lichaam echter kort en gedrongen (Pl. 58 fig. A-C). Het vooreinde is afgerond. Een lichte insnoering vóór de statocyst zet het vooreinde af tot een "kop". Dit vooreinde is transparant en op levende dieren zijn bij doorschemering de grote parenchymcellen van het chordoid zichtbaar. Deze cellen vertonen perifeer in het cytoplasma talrijke kleine vesiculae.

Alleen de epidermis van de "kop" heeft uitgezakte kernen. In het overige deel van de epidermis zijn de kernen duidelijk zichtbaar, doch vertonen een zeer bijzondere morfologie. Het chromatine is volledig perifeer gelegen tegen het kernmembraan terwijl centraal bijna geen chromatine aantoonbaar is. Hierdoor ontstaat een beeld van lege (vaculaire) kern. Het epitheel is over het hele lichaam gecilieerd behalve ter hoogte van de staart. Over het hele lichaam verspreid, maar voornamelijk in de kop en staart, bevinden er zich submusculair grote rhabdoidklieren van het type gg_1 . Andere lichaamsklieren werden niet geobserveerd. De staart bevat over de hele lengte naast deze gg_1 -klieren talrijke kleefpapillen. De darm strekt zich van achter de hersenen uit tot achter het copulatieorgaan. De korte tonvormige farynx met goed ontwikkeld oesofagaal deel ligt halfweg het lichaam.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Zes paar testes zijn gelegen vóór de farynx. Het copulatieorgaan bestaat uit een sterk gespierde bulbus voorzien van een stilet. In de bulbus zijn de vesicula seminalis en vesicula granulorum van elkaar gescheiden en omgeven door een gespierde tunica. Beide liggen naast elkaar en monden elk uit via een kleine afvoergang in de ductus ejaculatorius (te zien op levend materiaal). De ductus ejaculatorius is bekleed met een sterk ontwikkeld secretorisch epitheel met fijn korrelig secret. Het stilet, ongeveer 67 μm lang, loopt spits toe en is proximaal omgeven door de spieren van de bulbus. In de semi-dunne coupes is het atrium voornamelijk gevuld met los vacuolair epitheel en kan de porus naar buiten toe niet gevonden worden. Ook bij het levend materiaal werd geen porus geobserveerd.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De ovaria liggen lateraal van de faryngale klieren. De vitellaria strekken zich uit van achter het tweede paar testes tot aan de copulatiebulbus. Beide oviducten versmelten achter

de farynx en vormen een bursa die voorzien is van een secretorisch epitheel. Deze bursa zet zich verder langs een gespierd bursamondstuk in het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Dit bursamondstuk is bekleed met een goed ontwikkeld basale lamina waardoor het lumen bij levende exemplaren goed zichtbaar is. Vanaf de bursa tot aan de vagina blijft de vrouwelijke duct sterk gespierd. De vagina is kort en opent, waarschijnlijk doorheen de symmetrisch accessorische structuur, in het mannelijk atrium. Het postvaginaal deel van het vrouwelijk kanaal is waarschijnlijk voorzien van een gecilieerd epitheel met intra-epitheliale kernen. Boven het caudaal deel van het copulatieorgaan vertoont het vrouwelijk kanaal een verbreding en vormt een genito-intestinaal systeem. Een genito-intestinaal systeem werd gedeeltelijk op levend materiaal waargenomen maar was niet terug te vinden in de semi-dunne coupes. Postpeniaal opent het vrouwelijk kanaal naar buiten en is omgeven door talrijke vrouwelijke klieren.

Dorsaal van het copulatieorgaan ligt een spiermassa die zowel verbonden is met het atrium, de copulatiebulbus en het vrouwelijk kanaal. Het is in deze spiermassa dat de harde accessorische structuren ontstaan en gelegen zijn. De accessorische structuren bestaan ook hier uit een buisachtige structuur (124 μm lang) met dorsaal hiervan een gebogen symmetrische structuur ($\pm 70 \mu\text{m}$ lang). Bij gebrek aan materiaal kan van deze laatste de exacte bouw niet worden gegeven. Zeker bestaat het cephaal deel uit lateraal gelegen symmetrische structuren die craniaal en caudaal met elkaar versmelten, zoals bij de andere soorten. Hierdoor ontstaat een holte. Doorheen deze holte mondt de vagina in het atrium.

Bespreking van het genus en de subfamilie

Door het verwerven van nieuw materiaal van de twee reeds gekende soorten *B. filicauda* en *B. urodasyoides* en het vinden van drie nieuwe soorten is de globale kennis van dit genus sterk toegenomen. Het is duidelijk dat op basis van verschillende kenmerken deze vijf soorten nauw verwant zijn met elkaar en in éénzelfde genus kunnen worden ondergebracht. Volgende kenmerken worden aangetroffen en zijn niet aanwezig bij andere Monocelididae (apomorfieën voor het genus en de subfamilie) :

- de prepeniale bursa met bursamondstuk
- een copulatieorgaan met een vesicula seminalis en vesicula granulorum van elkaar gescheiden en omgeven door een afzonderlijk gespierde

tunica; beide monden apart uit in de ductus ejaculatorius (copulatieorgaan van het divisa-type).

- de aanwezigheid van twee soorten prostaatklieren in het copulatieorgaan.
- de aanwezigheid van harde accessorische structuren dorsaal van het copulatieorgaan.

Over de aard van de harde accessorisch structuren is weinig te besluiten uit de beschrijvingen van Westblad (1952b) en Ax (1963a). Uit ons onderzoek blijkt dat deze structuren basale lamina differentiaties zijn zoals de harde structuren bij de andere Monocelididae. Bij de vijf soorten liggen deze structuren dorsaal van het copulatieorgaan. De buisvormige structuur ligt steeds in of tegen de dorsale spierwand van de bulbus waarbij het meest craniale deel van deze buis een dak vormt boven de ductus ejaculatorius (penispapil) en reikt tot in het mannelijk atrium. Deze rigide buisvormige structuur is hecht verbonden met de bulbus en heeft mogelijks een steunfunctie. Doordat het distale uiteinde vrij in het atrium ligt, juist boven de monding van de ductus ejaculatorius, zou dit deel kunnen fungeren als stilet tijdens de copulatie. De aanwezigheid van een goed ontwikkeld "echt" stilet bij *B. stylophora* verklaart mogelijks het minder sterk ontwikkeld zijn van de buisvormig accessorische structuur bij deze soort.

De harde symmetrische structuur ligt steeds met haar anterior georiënteerd deel in de wand van het mannelijk atrium. De laterale wanden van de symmetrische structuren zorgen waarschijnlijk voor het openhouden van het atrium. Het meest cefale deel, waar de twee laterale wanden met elkaar versmelten, zorgt voor de ondersteuning van de vaginale porus (glijbaan voor het "stilet" van de partner?).

Het is op basis van deze accessorische structuren dat de vijf soorten ondubbelzinnig van elkaar te onderscheiden zijn.

In vergelijking met andere Monocelididae vertoont het copulatieorgaan een afwijkende bouw. De zaadblaas en de prostaatblaas zijn beide volledig van elkaar gescheiden en omgeven door een eigen spiermantel. Beide staan ze afzonderlijk in verbinding met de ductus ejaculatorius. Het copulatieorgaan is van het divisa type cf. Karling (1956) De ductus ejaculatorius is voorzien van een secretorisch epitheel waarvan de granula duidelijk verschillen (kleiner zijn) van deze van de prostaatblaas. Het is

mogelijk dat de klieren van de ductus ejaculatorius homoloog zijn met de prostaatblaas van de andere Monocelididae en dat de afzonderlijke prostaatblaas bij *Boreocelis* secundair ontstaan is als een uitzakking van de ductus ejaculatorius (cfr. met het ontstaan van een copulatieorgaan van het divisa-type bij de Kalyptorhynchia (Karling 1956)). Deze hypothese houdt in dat het copulatieorgaan van de Boreocelidinae afgeleid is van de typische Monocelididae bulbus hetgeen eveneens inhoudt dat dit taxon bij de Monocelididae behoort (zie plaat 80 : evolutie van A naar C).

Opmerkelijk is dat deze soorten zowel wat hun habitus als wat hun ecologie betreft een homogene groep vormen. Ze zijn alle bewoners van het sublitoraal en worden voornamelijk aangetroffen in rein gemiddeld tot grof zanderige substraten, behalve *B. filicauda* die bewoner is van fijnere sedimenten met veel slib en detritus. De aanwezigheid van talrijke rhabdoidklieren van het type gg_1 , en een lange kleefstaart met talrijke kleefpapillen zijn hier synapomorfe kenmerken. De lange staart met talrijke kleefpapillen "Schwanzfadens" wordt beschouwd als een kleef- en verankeringsorgaan en is een aanpassing aan het zanderige (dynamisch) biotoop (Ax 1963a).

Familie Archimonocelididae Meixner, 1938 grad. n.

Diagnose

- Proseriata
- met statocyst
- epidermis gecilieerd met (meestal) intra-epitheliale kernen
- met of zonder cnidosacs en dermale rhabdieten
- geen rhabdoidklieren van het type gg₁
- met kleefpapillen
- indien oogjes, zonder pigment
- met kopdarm (chordoid) en hersenkapsel
- farynx simplex met al dan niet goed ontwikkeld oesofagaal deel, voorzien van verschillende kliertypes
- farynx in de tweede lichaamshelft
- parige gonaden
- één paar ovaria steeds vóór de farynx gelegen
- gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal
- met of zonder vagina, indien aanwezig steeds extern (kan parig zijn)
- al dan niet met postpeniaal genito-intestinaal systeem
- copulatieorgaan met of zonder stilet en al dan niet omgeven door stekels
- vesicula seminalis al dan niet parig, steeds buiten de bulbus gelegen
- harde structuren worden intracellulair aangelegd
- al dan niet met een accessorisch glandulair orgaan (prostatoid), eventueel voorzien van stekels

Typogenus : *Archimonocelis* Meixner, 1938

Subfamilie Archimonocelidinae Meixner, 1938

Diagnose :

- Archimonocelididae
- farynx met goed ontwikkeld oesofagaal deel
- ovaria vóór de vitellaria en lateraal van de testes
- al dan niet met cnidosacs in de epidermis
- copulatieorgaan met stilet
- accessorisch glandulair orgaan, indien aanwezig, niet gescheiden van het mannelijk atrium
- lange gemeenschappelijke oviduct
- al dan niet met vagina

Typegenus : *Archimonocelis* Meixner, 1938

Andere genera : *Meidiama* Marcus, 1946

Sleutel voor de genera

- Met cnidoblasten*Archimonocelis*
- Zonder cnidoblasten*Meidiama*

Genus *Archimonocelis* Meixner, 1938

Diagnose : Archimonocelidinae met cnidoblasten gelegen in de dorsale epidermis. Copulatiebulbus met stilet, al dan niet omgeven door stekels. Met of zonder een accessorisch glandulair orgaan.

Typesoort : *Archimonocelis mediterranea* Meixner, 1938 door oorspronkelijke monotypie.

Determinatiesleutel voor de soorten

Zie "pictoral key" (pl. 66) en tab. 7 (app 1).

***Archimonocelis mediterranea* Meixner, 1938**

Pl. 61
Pl. 66 fig. G
Pl. 67 fig. C

Synonymie : *Archimonocelis* sp. in E. Martens 1985

Typemateriaal : Onbestaand ? Het typemateriaal werd waarschijnlijk gedeponereerd in het Zoölogisch Museum van Berlijn, dat volledig vernietigd werd op het einde van de tweede wereldoorlog.

Typelocaliteit : Napels, Italië.

Andere localiteiten : Middellandse Zee, Corsica, Baai van Calvi, 35 m, gemiddeld zand, minder goed gesorteerd, 2-6% slib, 2-5% grind.

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende dieren waarvan enkele na observatie werden geprepareerd als totoppreparaat. Eén reeks sagittale coupes en één reeks semi-dunne sagittale coupes (E.M. materiaal voorhanden)

Beschrijving

In het volume IV : Turbellaria (Strudelwürmer) in de reeks Die Tierwelt der Nord- und Ostsee (1938) vermeldt Meixner een nieuw genus met één soort : *Archimonocelis mediterranea*. Voor deze soort geeft hij uitsluitend een sagittale reconstructie zonder een uitvoerige beschrijving. Door de afwezigheid van een gedetailleerde beschrijving van het copulatieorgaan is de herkenning van deze soort moeilijk. Deze soort werd na Meixners beschrijving niet meer vermeld.

Van de drie door ons gevonden *Archimonocelis*-soorten in de Middellandse Zee voldoet er één aan Meixners figuur van *A. mediterranea* en wordt hier als *A. mediterranea* beschreven.

Deze soort is ongeveer 2.5-3.5 mm lang, niet gepigmenteerd en zonder ogen. Cnidoblasten zijn reeds waarneembaar op levend materiaal en bevinden zich tussen de epidermis en de subepidermale musculatuur.

Achter de farynx bevindt er zich een diafragma (Pl. 61 fig. E-F). Dit diafragma is gevormd uit het parenchym en waarschijnlijk voorzien van een gespierde sfincter.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Vijftien tot twintig testes zijn gerangschikt in één mediane rij vóór de farynx. Het copulatieorgaan bestaat uit parige vesiculae seminales, een prostaatblaas (vesicula granulorum) en een stilet omgeven door 14 stekels. Een gespierde bulbus wordt gevormd door de spierlaag die de prostaatblaas en stilet met stekels omgeeft. De prostaatklieren komen caudaal de prostaatblaas binnen. Lichtmicroscopisch is er geen onderscheid tussen de celnekken van de prostaatklieren en het epitheel van de prostaatblaas. Het stilet, 55-58 μm lang, is buisvormig en vernauwt distaal tot een punt. De distale opening is ovaal en ongeveer 12 μm breed. Op levend materiaal lijken de 14 stekels van dezelfde bouw, in sterk samengedrukte preparaten kunnen echter drie verschillende groepen herkend worden (pl. 66 fig. C en D). Twee grote stekels, 45 μm lang, met afgeplatte kiel begeleiden het stilet (sp1). Een buitenste kring van zes grote stekels (sp2) zijn ongeveer 36 μm lang en voorzien van een duidelijke kiel. Meer centraal wordt een halve ring gevormd door zes kleinere stekels (sp3) met een lengte van ongeveer 30 μm . Stilet en stekels liggen in het mannelijk atrium dat sterk gespierd is en beschouwd kan worden als een differentiatie van het laatste deel van de ductus ejaculatorius dat uitstulpbaar is. Lichtmicroscopisch is duidelijk te zien dat de stekels intracellulair gelegen zijn in het epitheel van het atrium. In het atrium bevinden zich accessorische klieren. Deze vormen bij *A. mediterranea* geen afzonderlijk orgaan. De klieren (celnekken) liggen tussen de stekelvormende epitheelcellen. Het geheel geeft de indruk dat de stekels ingebed liggen in een secretorisch epitheel.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Beide ovaria liggen vóór de vitellaria op 1/5 van het vooreinde. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal is over de hele lengte voorzien van een gecilieerd epitheel met niet-uitgezakte kernen. Bij de overgang naar de parige oviducten is het vrouwelijk kanaal een weinig verbreed en vormt een kleine bursa. Een vagina is niet aanwezig. Postpeniaal is er een genito-intestinaal systeem. Dit wordt gevormd door een verbreding van het vrouwelijk kanaal waarbij het epitheel sterk ontwikkeld is. Een permanent genito-intestinaal kanaal zoals getekend door Meixner werd in ons materiaal niet teruggevonden.

***Archimonocelis bathycola* (Westblad, 1952)**

Pl. 66 fig. E

Synonymie : *Monocelis bathycola* Westblad, 1952
Archimonocelis bathycola in Karling 1966a

Typemateriaal : Eén reeks sagittale coupes (holotype) en één totopreparaat (NHRM-S).

Typelocaliteit : Noorwegen, Korsfjorden, 600-700 m, slib.

Andere localiteiten : Noorwegen, "Norwegian Channel", 400 m; Mangerfjord, Bergen, 350 m; Drodak, Digerud's diep, 100-150 m.

Bestudeerd materiaal : Geen

Beschrijving

Zie oorspronkelijke beschrijving van Westblad (1952b) en aanvullingen in Karling 1966a.

***Archimonocelis koinocystis* Karling, 1966**

Pl. 66 fig. F

Typemateriaal : Eén reeks sagittale coupes, verdeeld over twee preparaten (MZ-B).
Paratype : één reeks coupes en één totopreparaat (NHRM-S).

Typelocaliteit : Noorwegen, Korsfjorden, Bondisholm, 17 m, fijn schelpenzand.

Bestudeerd materiaal : Geen

Beschrijving

Zie oorspronkelijke beschrijving van Karling (1966a).

***Archimonocelis semicircularis* Karling, 1966**

Pl. 66 fig. B

Typemateriaal : Verschillende reeksen coupes waarvan een aangeduid als holotype (NHRM-S).

Typelocaliteit : U.S.A., Westkust, nabij "Hopkins Marine Station", getijdepoelen, in schelpengruis en onder keien en algen.

Andere localiteiten : U.S.A., Westkust, baai van Bodega, getijdepoelen.

Bestudeerd materiaal : Geen

Beschrijvingen

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Karling (1966a).

Archimonocelis coronata Karling, 1966

Pl. 66 fig. H

Typemateriaal : Verschillende reeksen coupes waarvan één aangeduid als holotype (NHRM-S).

Typelocaliteit : U.S.A., Westkust, baai van Bodega, getijdepoelen.

Bestudeerd materiaal : Geen

Beschrijving

Zie oorspronkelijke beschrijving van Karling (1966a).

Achimonocelis helfrichi Karling, Mack-Fira & Dörjes, 1972

Pl. 66 fig. I

Typemateriaal : Drie totopreparaten waarvan één aangeduid als holotype (NHRM-S).

Typelocaliteit : Hawaii, Coconut eiland, Oahu, baai van Kaneohe, opgespoeld uit zand en keien van een koraalrif.

Bestudeerd materiaal : Geen

Beschrijving

Zie oorspronkelijke beschrijving van Karling et al. (1972).

Archimonocelis oostendensis Martens & Schockaert, 1981

Pl. 66 fig. D

Pl. 67 fig. D

Typemateriaal : Eén totopreparaat met één individu (holotype), één totopreparaat met drie individuen en één reeks semi-dunne coupes (ZC-LUC).

Typelocaliteit : België, klein strand van Oostende, mediolittoraal, fijn-gemiddeld zand.

Andere localiteiten : Deze soort werd meermaals aangetroffen in rein fijn tot grof zand van verschillende localiteiten langsheen de Noordfranse en Belgische kust (eigen observaties) en sublitoraal voor het eiland Sylt, Duitsland (Wehrenberg & Reise, 1985).

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende organismen waarvan de meeste werden geprepareerd met lactofenol als totoppreparaat en het typemateriaal.

Beschrijving

Aan onze oorspronkelijke beschrijving (zie P. Martens & Schokaert, 1981) voegt E. Martens (1985 en 1986) enkele gegevens toe over de ultrastructuur van het copulatieorgaan. De structuur van het copulatieorgaan is volledig analoog met deze van *A. staresoi* (zie aldaar). Aan de bovenvermelde beschrijvingen dient toegevoegd te worden dat bij *A. oostendensis* een genito-intestinaal kanaal aanwezig is.

***Archimonocelis itoi* Tajika, 1981**

Pl. 66 fig. L

Typemateriaal : Eén reeks sagittale coupes (holotype) (ZI-UH).

Typelocaliteit : Japan, bocht van Oshoro, sub- en medio-littoraal, zand.

Bestudeerd materiaal : Geen

Beschrijving

Zie de oorspronkelijke beschrijving van Tajika (1981).

***Archimonocelis exachroma* sp.n.**

Pl. 62

Pl. 66 fig. C

Typemateriaal : Twee sterk beschadigde totoppreparaten waarvan één aangeduid als totoppreparaat (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, baai van Calvi, 30-50 m, gemiddeld zand minder goed gesorteerd, 2-6% slib en 2-5% grind, 04.04.80.

Bestudeerd materiaal : Drie levende specimens, waarvan twee geprepareerd als totoppreparaten (typemateriaal) en één gebruikt voor karyologische studie.

Etymologie : Deze soort wordt onder andere gekenmerkt door de aanwezigheid van zes chromosomen in het haploid karyotype.

Beschrijving

Lange dieren met een habitus zoals de andere *Archimonocelis*-soorten. Op levende exemplaren is de precerebrale kopdarm zichtbaar evenals de frontale klieren. Deze laatste zijn gelegen aan weerszijden van de hersenen en versmelten voor de statocyst. De darm, bruingroen gekleurd, is sterk gevuld en belet een grondige observatie van het genitaalstelsel zodat de aanwezigheid van vagina en genito-intestinaal kanaal niet kan bevestigd worden.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Een zestigtal testes liggen mediaan alternerend vóór de farynx. Het copulatieorgaan bestaat uit een onpare vesicula seminalis, een prostaatblaas, een stilet omgeven door stekels en een accessorisch glandulair orgaan met stekels. De prostaatklieren treden de prostaatblaas binnen aan de overgang met de vesicula seminalis en de celnekken van deze klieren reiken slechts tot 1/3 van de prostaatblaas. Het epitheel van de prostaatblaas is goed ontwikkeld en gecilieerd. Het stilet, ongeveer 61 μm lang, vernauwt geleidelijk en heeft terminaal een grote ovale opening (16 μm). Het stilet is omgeven door vier grote stekels (45-52 μm lang) en twee kleinere stekels (ongeveer 37 μm). Het accessorisch glandulair orgaan ligt binnen dezelfde bulbus die gevormd wordt door de spieren van de prostaatblaas die zich voortzetten en het mannelijk atrium omgeven. Dit accessorisch orgaan is voorzien van zeven stekels van gelijke bouw (25-35 μm lang).

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Beide ovaria liggen vóór de vitellaria die zich uitstrekken vanaf 1/6 van het vooreinde tot aan het copulatieorgaan. Overige elementen van het vrouwelijk voortplantingsstelsel werden niet geobserveerd met uitzondering van de vrouwelijke porus.

Archimonocelis staresoi sp.n.

Pl. 63

Pl. 64

Pl. 66 fig. A

Pl. 67 fig. A-B

Pl. 73

Pl 76 fig. C

Pl. 77 fig. A-C

Typemateriaal : Twee reeksen sagittale coupes waarvan één aangeduid als holotype, twee totopreparaten van slechte kwaliteit en één reeks semi-dunne coupes (8 preparaten) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, baai van Calvi, 10-15 m, grof zand met schelpengruis, 14.05.83.

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende dieren en typemateriaal.

Etymologie : STARESO (Station de Recherches Sous-Marines et Océanographiques) is het oceanografisch station van de universiteit van Luik (U.E.L) te Calvi.

Beschrijving

Deze soort, is 6-10 mm lang en 0.3 mm breed, niet gepigmenteerd en zonder zichtbare oogjes. Omwille van de grote lichaamsbreedte en de vulling van de darm is deze soort weinig transparant. Het vooreinde is afgerond en voorzien van klieren : frontaal orgaan. Kopdarm, statocyst en ingekapselde hersenen zijn lichtmicroscopisch waarneembaar. Het achtereinde is afgerond. Op levend materiaal werden geen kleefpapillen waargenomen doch wel op coupemateriaal.

Dorsaal achter de hersenen begint een mediane rij van cnidosacs die verloopt tot in het achtereinde. Ter hoogte van het copulatieorgaan zijn deze cnidosacs zeer dicht op elkaar gepakt. Cnidosacs zijn gelegen onder de epidermis maar boven de basale lamina (A-type, Karling 1966b).

De langwerpige naar achter gestrekte farynx ligt in de tweede lichaamshelft en is van dezelfde bouw als bij de andere *Archimonocelis* soorten (zie fig. C pl. 73). Het epitheel van de buitenzijde en het meest distale deel van de binnenzijde is gecilieerd. De tip zelf is niet-gecilieerd. Het overige deel van het farynxlumen heeft een niet-gecilieerd epitheel met uitgezakte kernen. Hiervan is het proximale deel (oesofagaal deel) bekleed met een sterk ontwikkeld secretorisch epitheel met niet-uitgezakte kernen. Dit epitheel bevat haar eigen kliercellen. Buiten de farynx zet het oesofagaal epitheel zich verder in de gastrodermis. De celnekkers van de extrafaryngaal gelegen klieren verlopen doorheen het farynxparenchym en eindigen in het distaal uiteinde dat ter hoogte van deze mondingen niet gecilieerd is.

De darm, voorzien van een precerebraal divertikel, blijft breed open boven de farynx en loopt tot in het achtereinde van het lichaam. In het meest terminale lichaampunt krijgt de gastrodermis contact met de epidermis. Een anale porus werd niet geobserveerd. Achter de farynx is de darm voorzien van een diafragma.

De schikking van de voortplantingsorganen is zoals bij de andere *Archimonocelis*-species. De vitellaria zijn lateraal gelegen en beginnen vanaf 1/4 van het vooreinde en strekken tot aan de bursa. Eén rij testes

is mediaan voor de farynx en tussen de vitellaria gelegen. Het aantal testes is sterk variabel in functie van de ontwikkeling: 15 tot 30 testes werden geobserveerd.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Het copulatieorgaan bestaat uit een parige vesiculae seminales eindigend in een bulbus. De bulbus omgeeft de prostaatblaas en het laatste deel van de ductus ejaculatorius dat sterk verbreed is en het mannelijk atrium vormt met daarin de atriale organen. Voor een dwarse reconstructie van het copulatieorgaan zie pl. 63 fig. B. De vesiculae seminales zijn sterk gespierd met spiraal verlopende spieren en afgelijnd met een gecilieerd epitheel voorzien van kernen. De prostaatklieren komen binnen ter hoogte van de overgang met de prostaatblaas. De nekken zetten zich verder tussen het niet-gecilieerd epitheel van de prostaatblaas. Ter hoogte van de prostaatblaas splitst de spierwand in een in- en uitwendige spiermantel. De inwendige spiermantel is de verderzetting van de ductus ejaculatorius. De uitwendige spiermantel vormt een bulbus rondom de ductus ejaculatorius, de mannelijke atriale klieren en het accessorisch glandulair orgaan. Distaal draagt de prostaatblaas een stilet. Dit stilet is gelegen in het mannelijk atrium dat omgeven is door de inwendige spiermantel. Het epitheel van dit atrium vormt intracellulair de begeleidende stekels van het stilet. Tussen dit epitheel monden celnekken van kliercellen uit die deels gelegen zijn in het epitheel en deels uitgezakt zijn tussen de inwendige en uitwendige spiermantel. Het atrium is voorzien van een divertikel met intracellulair gevormde stekels. Het is in dit divertikel dat het accessorisch glandulair orgaan uitmondt. Dit accessorisch orgaan bestaat uit een distaal gelegen secretorische blaas met eigen spierwand in verbinding met de inwendige spierwand die het atriaal divertikel omgeeft. In deze secretorische blaas monden de celnekken van de kliercellen die gelegen zijn tussen de in- en uitwendige spiermantel.

Het stilet, 100 μm lang, is licht gebogen en subterminaal voorzien van een ovale opening. Het wordt omringd door twee grote lange stekels, 60 μm lang, met een grote maar weinig uitspringende kiel en een krans van een 25-tal kleinere stekels (40-50 μm lang) met scherpe kiel. Het accessorisch glandulair orgaan wordt omringd met een 18- tot 20-tal stekels, 28-33 μm lang. Deze stekels zijn niet alle van dezelfde vorm. De stekels gericht naar het stilet vertonen een duidelijke kiel. Deze kiel wordt geleidelijk aan kleiner naarmate de stekels verder van het stilet liggen.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De parige oviducten (ovovitelloducten) versmelten achter de vitellaria tot een bursa, die zich verderzet in het vrouwelijk kanaal tot aan de vrouwelijke porus. Het terminaal deel van dit kanaal is omgeven door de vrouwelijke klieren. Het epitheel van het vrouwelijk kanaal zowel als dit van de oviducten is gecilieerd. In de bursa is het epitheel hoog, niet gecilieerd en eosinofiel. Of dit epitheel secretorisch is kan niet bevestigd worden. Het vertoont alleszins geen gelijkenis met het losmazig vacuolair weefsel van bursa's met resorberende functies. Achter het copulatieorgaan bezit het vrouwelijk kanaal een divertikel : het genito-intestinaal systeem. Er is geen rechtstreekse verbinding met de darm. Het divertikel is omgeven door een eigen weefsel dat plaatselijk de gastrodermis vervangt. Dit weefsel is voorzien van grote ruimten die met elkaar in verbinding staan en waarbinnen (extracellulaire ?) afbraak plaatsgrijpt van spermatozoiden. Degenererende spermatozoiden kunnen geobserveerd worden. Het geheel van dit genito-intestinaal systeem is te beschouwen als een bursa van het resorberend type.

Archimonocelis hasanuddin sp.n.

Pl. 65 fig. A-C

Pl. 66 fig. J

Pl. 67 fig. E

Typemateriaal : Eén totopreparaat (holotype) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Zuidwest-Sulawesi, Speronde archipel, Soreang, sublitoraal 0.25 m, fijn vulkanisch zand, 27.09.84.

Bestudeerd materiaal : Eén levend exemplaar dat geprepareerd werd als totopreparaat. De observaties van dit levend individu werden onderbroken door een elektriciteitspanne.

Etymologie : Hasanuddin is de naam van de universiteit in Ujung Pandang.

Beschrijving

Kleine *Archimonocelis* soort, 1,5-2 mm lang, zonder pigment noch zichtbare ogen. Medio-dorsaal een rij van cnidocysten. Iedere cnidosac bevat tussen de zeven en de vijftien kleptocniden (=nematocyst), die van verschillend type kunnen zijn en variëren van 5-25 µm (zie pl. 65 fig. B).

Elementen van het vrouwelijk voortplantingsstelsel werden niet geobserveerd. Een mediane rij van tien testes is gelegen vóór de farynx.

Achter de farynx ligt een transversaal septum (diafragma) dat goed zichtbaar is bij levende exemplaren. Het copulatieorgaan bestaat uit een paar vesiculae seminales, een prostaatblaas en een stilet omgeven door vier naalden. Het stilet is gebogen over 180° en is 65 µm lang. De proximale opening heeft een diameter van ongeveer 18 µm. Aan de binnenzijde van de bocht vertoont het stilet proximaal een bult. Aan de buitenzijde is de wand sterk verdikt. Distaal vernauwt het stilet in een punt en heeft een ovale opening van 10 µm. Het stilet is omringd door vier kleine stekels met kiel (20-22 µm).

***Archimonocelis keke* sp.n.**

Pl. 65 fig. D-E

Pl. 66 fig. K

Typemateriaal : Eén totopreparaat (holotype) (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Zuidwest-Sulawesi, Sperong archipel, Kudingareng Keke (eiland), medio-litoraal, 17.10.84.

Bestudeerd materiaal : Eén levend exemplaar dat na observatie geprepareerd werd als totopreparaat (holotype).

Etymologie : De naam verwijst naar het eiland Keke waar deze soort werd aangetroffen.

Beschrijving

Grote *Archimonocelis*-soort, zonder pigment en zichtbare oogjes en met een diafragma achter de farynx. Door de grote dikte was het exemplaar niet transparant. Tijdens de observatie lag het exemplaar gedeeltelijk zijdelings en onbeweeglijk tussen dek- en draagglasje. Vanaf de darm tot in het achtereinde liggen medio-dorsaal in het epitheel de cnidosacs. Elementen van het vrouwelijk voortplantingsstelsel werden niet geobserveerd. Mediaan vóór de farynx liggen 13 testes in een rij. Het copulatieorgaan bestaat uit parige vesiculae seminales, een prostaatblaas en een stilet. Dit stilet, niet omgeven door accessorische stekels, is 28 µm lang en heeft een brede basis (21 µm).

Bespreking van het genus

De elf gekende *Archimonocelis*-soorten vormen morfologisch een zeer homogene groep. Ze zijn echter alle ondubbelzinnig van elkaar te herkennen door de

bouw van de atriale structuren (zie pl. 66). Tabel 7 (app 1) geeft een overzicht van de belangrijkste differentiële kenmerken voor de verschillende soorten van het genus.

Het genus *Archimonocelis* onderscheidt zich van de andere Archimonocelididae genera door de aanwezigheid van cnidosacs. Karling (1966b) bespreekt uitvoerig de bouw en het ontstaan van deze cnidosacs. Hij onderscheidt twee types : het A-type waarbij de cnidosac gelegen is boven de basale lamina zoals bij *A. staresoi* sp.n. (pl. 64), en het B-type waarbij de cnidosac gelegen is onder de sub-epitheliale musculatuur o.a. bij *A. bathycola*. Bij *A. mediterranea* is de ligging intermediair en liggen de cnidosacs tussen basale lamina en de lichaamsmusculatuur (pl. 61 fig. G). Deze observatie is in overeenstemming met Meixners bevindingen (1938a, p. 20-21, fig. 54). Cnidosacs bestaan uit cnidocysten (kleptocniden, nematocysten) van verschillende grootte en vorm en uit een aantal begeleidende cellen afkomstig van het parenchym (mogelijks ook van de epidermis). De cnidocysten worden rechtstreeks door de gastrodermis doorgegeven aan de cnidosacs, er zijn geen reizende parenchymcellen nodig (Karling 1966b p. 15). De cnidocysten worden gebruikt voor verdediging en de werking is te vergelijken met deze van de kleptocniden bij de Aeolidacea (Gastropoda).

Naast de cnidosacs is de aanwezigheid van het accessorisch glandulair orgaan het meest opvallend kenmerk binnen het genus. Niet alle soorten bezitten echter dit orgaan. *A. semicircularis*, *A. oostendensis*, *A. staresoi* en waarschijnlijk *A. exachroma* bezitten alle een accessorisch glandulair orgaan omgeven door stekels. Het accessorisch orgaan is steeds in verbinding met het mannelijk atrium en is gelegen binnen de spiermantel die het gehele copulatieorgaan omgeeft. Deze conditie is aanwezig zowel bij soorten met een plesiomorf karyotype als bij soorten met een afgeleid karyotype (zie deel II). De aanwezigheid van dit accessorisch glandulair orgaan omringd met stekels wordt beschouwd als de plesiomorfe situatie (zie deel III). Dit geldt eveneens voor de stekels rond het stilet. Dit betekent dat er verschillende secundaire reducties binnen het genus zijn opgetreden o.a. het verlies van het accessorisch glandulair orgaan en het verlies van de stekels rond het stilet. Op basis van deze reducties kunnen binnen het genus enkele subgroepen onderscheiden worden (zie "pictoral key" pl. 66). Of deze processen eenmalig en/of stapsgewijze gebeurden kan niet besloten worden zodat we hier geen taxonomische status aan deze subgroepen wensen te geven.

Een derde opvallend kenmerk is de aanwezigheid van een anus. Deze porus is tijdelijk en volgens Karling (1966c) alleen open op het ogenblik van defecatie. De porus werd waargenomen bij exemplaren van *A. bathycola*, *A. semicircularis*, *A. coronata* en *A. itoi*. Bij het door ons onderzocht coupemateriaal van *A. mediterranea*, *A. staresoi* en *A. oostendensis* evenals bij *A. koinocystis* (Karling 1966c) is een terminale opening met de buitenwereld niet waarneembaar. Wel is telkens op dezelfde plaats de gastrodermis bijna volledig gereduceerd zodat het darmlumen grenst aan het epitheel. Karling brengt de aanwezigheid van deze anale porus in verband met de lange gespierde farynx, die defecatie bemoeilijkt, en bespreekt een functioneel verband tussen het postfaryngaal septum (diafragma) en de anale porus (voor meer morfologische, fysiologische en fylogenetische beschouwingen zie Karling 1966c).

Genus *Meidiama* Marcus, 1946

Diagnose : Archimonocelidinae zonder cnidoblasten. Farynx kort en ventraalwaarts georiënteerd. Copulatieorgaan met stilet en stekels. Geen accessorisch glandulair orgaan.

Typesoort : *Meidiama lutheri* Marcus, 1964 : door monotypie

***Meidiama lutheri* Marcus, 1946**

Pl. 72 fig. C

Typemateriaal : Eén totopreparaat (door ons aangeduid als lectotype) en één preparaat met talrijke reeksen coupes door elkaar (NHRM-S).

Typelocaliteit : Brazilië, strand van Guarujá, bij Santos, grof schelpengruis, litoraal.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal.

Beschrijving en bespreking

Voor een uitgebreide beschrijving zie Marcus (1946). Een detailtekening van de harde structuren wordt gegeven in pl. 72 fig. C. Marcus vermeldt de aanwezigheid van twaalf stekels rond het stilet. Op het ons beschikbaar gestelde totopreparaat werden slechts 10 stekels geobserveerd.

Meidiama lutheri lijkt zeer sterk op de meeste *Archimonocelis*-soorten. Marcus (1946) beschouwt de aanwezigheid van een vagina als een differentieel kenmerk t.o.v. het genus *Archimonocelis*. Ondertussen werd een vagina beschreven voor *A. semicircularis*, *A. oostendensis* en *A. itoi*. Karling (1966a) vermeldt volgende verschillen voor beide genera: de ligging van de ovaria, de vorm van de farynx, de aanwezigheid van een postpeniale bursa bij *Meidiama* in plaats van een genito-intestinaal kanaal en de afwezigheid van cnidosacs bij *Meidiama*.

Bij *Meidiama* liggen de ovaria zoals bij *Archimonocelis* voor de vitellaria. De vitellaria echter beginnen maar achter de farynx zodat de ovaria slechts net voor de farynx gelegen zijn. Deze toestand wordt ook aangetroffen bij *A. itoi*. Het genito-intestinaal kanaal is niet aanwezig bij alle *Archimonocelis*-species (waarschijnlijk is het zelfs een niet-permanente structuur). De postpeniale bursa van *Meidiama lutheri* is volledig te vergelijken met het genito-intestinaal systeem zoals we beschreven hebben voor *A. staresoi*. Alleen de afwezigheid van cnidosacs en de korte ventraalwaarts geörienteerde farynx zijn differentiële kenmerken voor het genus *Meidiama*. Niettegenstaande we *Meidiama* als een afzonderlijk genus wensen te behouden, willen we toch te benadrukken dat beide bovenvermelde kenmerken secundair kunnen ontstaan zijn binnen het genus *Archimonocelis*.

Subfamilie Calviriinae subfam.n.

Diagnose

- Archimonocelididae
- farynx met kort oesofagaal deel
- met een septum aan de faryngale basis dat dorsaal voorzien is van een diafragma
- copulatieorgaan zonder stilet
- met accessorisch glandulair orgaan, gedeeltelijk of volledig gescheiden van het mannelijk atrium
- met zeer korte gemeenschappelijke oviduct (vrouwelijk kanaal)
- zonder vagina

Typegenus : *Calviria* gen.n..

Andere genera : *Asilomaria* Karling, 1966

Sleutel voor de genera

- Accessorisch glandulair orgaan in verbinding met het mannelijk atrium, met postpeniale invaginatie.....**Asilomaria**
- Accessorisch glandulair orgaan niet in verbinding met het mannelijk atrium..... **Calviria**

Genus *Calviria* gen.n.

Diagnose : Calviriinae met een eenvoudige penispapil in het mannelijk atrium dat talrijke stekels bevat. Het accessorisch glandulair orgaan ligt prepeniaal en is niet verbonden met het mannelijk atrium. Medio-ventraal voor het accessorisch orgaan ligt een kliercomplex met twee afvoergangen die lateraal verlopen en eindigen in twee latero-ventrale invaginaties. Met grote subepidermale vesiculae.

Typesoort : *Calviria solaris* sp.n.

Andere soort : *Calviria sublitoralis* sp.n.

Calviria solaris sp.n.

Pl. 68

Pl. 69

Pl. 72 fig. B

Pl. 73 fig. A-B

Pl. 74 fig. A-B

Pl 76 fig. A-B, D

Typemateriaal : Vier reeksen sagittale coupes waarvan één aangeduid als holotype, verschillende totopreparaten en één reeks semi-dunne coupes (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Corsica, Baai van Calvi, gemiddeld zand, minder goed gesorteerd, litoraal, 18.05.83.

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende dieren en het typemateriaal.

Etymologie : De naam verwijst naar de stekels van het copulatieorgaan die in een krans gelegen zijn en doen denken aan een zon.

Beschrijving

Grote soort (5-10 mm lang, 0,5-1 mm breed) zonder pigment noch ogen. Het vooreinde is licht afgerond. Opvallend is de aanwezigheid van talrijke grote lege blaasjes verspreid over het lichaam (pl. 68 fig. A-B). Bij levende exemplaren is het hersenkapsel aan de voorzijde drielobbig. Op coupemateriaal is dit volledig sferisch waarschijnlijk te wijten aan fixatie. Voor de hersenen ligt de statocyst die omgeven is door een tunica met dezelfde constructie als het hersenkapsel.

De epidermis, 2,5-3,5 μm dik, bestaat uit een gecilieerd epitheel (ook terminaal) met intra-epitheliale kernen. De ciliën zijn 3,5-5 μm lang.

Epitheel en ciliën zijn ventraal hoger dan dorsaal. Aan het vooreinde zijn de kernen minder talrijk in het epitheel. Het epitheel is niet voorzien van rhabdieten. Frontaalklieren zijn gelegen achter de hersenen, lopen ventraal naar voor en monden sub-terminaal uit (fig. D pl. 77).

Onder de epidermis liggen over heel het lichaam blaasvormige structuren verspreid : subepidermale vesiculae. Bij levende exemplaren lijken dit lege holten te zijn die langsheen een klein kanaal in verbinding staan met de buitenwereld. Op coupemateriaal blijken deze structuren van cellulaire aard te zijn, en bestaan uit cellen met een sferisch deel en een smalle uitloper naar het oppervlak. Zowel het sferisch deel als de smalle uitloper zijn leeg : één grote lege vacuole ? In het sferisch gedeelte zijn er meestal één tot enkele plaatsen zichtbaar met een wandstandige structuur : dets cytoplasma met kern (fig. A-B pl. 76).

De darm strekt zich uit van achter de hersenen tot voorbij het copulatieorgaan. Cefaal zet de darm zich verder in een smalle kopdarm die loopt over de hersenen en reikt tot aan de statocyst.

De farynx ligt op 2/3 van de lichaamslengte, is tubiform en horizontaal naar achter gericht. In coupemateriaal is de farynx ongeveer 125 µm lang (zie pl. 73 fig. A en B). De farynxmusculatuur is zoals bij de andere Archimonocelididae en de Monocelididae nl. onder het epitheel een buitenste laag van longitudinale spieren, daaronder een laag van circulaire spieren en in het parenchym van de farynx bevinden er zich talrijke transversaal lopende spieren. Het epitheel met uitgezakte kernen is gecilieerd, behalve de distale tip waar de klieren uitmonden. Het oesofagaal deel is slecht ontwikkeld (1/8 van het lumen). Het is voorzien van een niet-gecilieerd epitheel met intra-epitheliale kernen en vertoont geen bijzondere secretorische activiteit. Proximaal aan de basis van de farynx zijn de circulaire spiertjes rond het lumen goed ontwikkeld en vormen een sfincter.

Aan de basis van de farynx ligt een septum (prefaryngaal septum) dat de gastrodermis scheidt van de farynx. Dit septum is gespierd en bestaat uit een verderzetting van de inwendige longitudinale spieren van de farynx die verbonden zijn met de lichaamsmusculatuur. De darm dringt dorsaal boven de farynx doorheen dit septum dat ter hoogte van deze opening (diafragma) enkele circulaire spiertjes bevat (sfincter). Verschillende soorten klieren liggen in het parenchym buiten de farynx. De celnekken lopen doorheen het farynxparenchym en monden uit in de distale tip.

C. solaris is uitgesproken proterogynisch. Slechts enkele levende exemplaren vertoonden zowel mannelijke als vrouwelijke rijpheid (pl. 74 fig. A). Talrijke exemplaren met uitsluitend vrouwelijke maturiteit werden gevonden. In exemplaren met gedeeltelijke mannelijke maturiteit is het vrouwelijk stelsel op levend materiaal nog waarneembaar. Bij exemplaren met volledige mannelijke maturiteit is het vrouwelijk stelsel niet meer waar te nemen. Het wordt overschaduwd door het mannelijk stelsel en is moeilijk zichtbaar door de dikte van de exemplaren. Op coupemateriaal zijn beide stelsels terug te vinden.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Mediaan voor de ovaria liggen 15-20 testes alternerend in een rij. Het copulatieorgaan bestaat uit een grote, gelobde en weinig gespierde vesicula seminalis die cefaalwaarts georiënteerd is en zich voortzet in een niet-uitstulpbare penispapil die uitmondt in het mannelijk atrium. Prostaatklieren aangesloten op de "ductus ejaculatorius" werden niet gevonden. Er monden wel talrijke klieren samen met de penispapil in het atrium. Het atrium is afgelijnd met een zeer hoog epitheel met vorming van intra-epitheliale stekels. De atriale stekels kunnen onderverdeeld worden in twee groepen : één groep van 60-80 stekels (55-75 μm lang) gelegen rondom de penispapil en een tweede groep bestaande uit twee laterale rijen van telkens ongeveer een 20-tal stekels (70-80 μm lang) rostraal van de penispapil gelegen (pl. 72 fig. B). De stekels van deze laterale rijen en enkele van de semi-circulaire groep dragen een haak en kiel met gekartelde rand.

Voor het mannelijk atrium ligt midden in het parenchym een accessorisch glandulair orgaan. Dit orgaan is cefaalwaarts georiënteerd. Een verbinding met de buitenwereld werd niet waargenomen. Het orgaan zelf bestaat uit een gespierde bulbus met vier stekels (85-90 μm lang) waartussen de celnekken van de buiten de bulbus gelegen klieren eindigen.

Voor het accessorisch glandulair orgaan is een groot kliercomplex gelegen. Dit complex bestaat uit twee kliergroepen die elk uitmonden in een latero-ventrale invaginatie van de epidermis. Door spiercontractie is de vorm van deze "opening" sterk variabel.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. Een paar lateraal gelegen vitellaria strekken van 1/5 van het vooreinde tot voor het copulatieorgaan. Eén paar ovaria ligt vóór de farynx mediaan van de vitellaria. De parige germovitelloducten zijn gecilieerd en lopen latero-ventraal tot achter de

vesicula seminalis. Hier versmelten ze tot het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal, dat zeer kort is en langs de vrouwelijke porus naar buiten opent. De plaats waar beide oviducten (germovitelloducten) versmelten is het vrouwelijk kanaal verbreed, niet gecilieerd en voorzien van klieren (vrouwelijke genitaalklieren). Distaal van deze verbreding is het kanaal gecilieerd en staat het in verbinding met een bursa voorzien van goed ontwikkeld gecilieerd epitheel met intra-cellulaire kernen. Dit laatste distaal deel samen met de bursa is enkel goed ontwikkeld bij dieren met mannelijke geslachtsrijpheid.

***Calviria sublitoralis* sp.n.**

Pl. 70

Pl. 71

Pl. 72 fig. A

Pl. 74 fig. C-D

Typemateriaal : Verschillende totopreparaten waarvan één aangeduid als holotype en twee reeksen coupes, één met mannelijke en één met vrouwelijke geslachtsrijpheid (ZC-LUC).

Typelocaliteit : Middellandse Zee, Corsica, Baai van Calvi, 6-36 m, gemiddeld tot grof zand met veel schelpengruis, slecht gesorteerd, 12.03.83.

Bestudeerd materiaal : Talrijke levende dieren en het typemateriaal.

Etymologie : Deze soort werd uitsluitend aangetroffen in het sublitoraal.

Beschrijving

Deze soort lijkt op *C. solaris* en vertoont dezelfde algemene organisatie. Bij *C. sublitoralis* is het proterogonisch hermafroditisme (?) zo sterk ontwikkeld dat bij levende dieren alleen het mannelijk of het vrouwelijk stelsel is terug te vinden. In vergelijking met *C. solaris* is deze soort korter en meer gedrongen. Het gebied voor de statocyst is bijzonder kort. De kopdarm komt tot tegen de statocyst. Ook hier is de ventrale lichaamsmusculatuur beter ontwikkeld dan de dorsale. Opvallend is het sterk ontwikkeld zijn van de transversale spieren en wel over het gehele lichaam. De farynx is volledig in overeenstemming met deze van *C. solaris*.

Mannelijk voortplantingsstelsel. Het copulatieorgaan bevat een duidelijke prostaatblaas. De vesicula seminalis is door een nauwe verbinding met spiertjes (sfincter) verbonden met de prostaatblaas (vesicula granulorum). De cellichamen van de prostaatklieren liggen zowel binnen als buiten de bulbus. De prostaatblaas eindigt in een niet uitstulpbare penispapil die

uitmondt in het mannelijk atrium. In het atrium ligt een krans van ongeveer 20-35 stekels die de penisapil omgeeft. De stekels intra-epitheliaal gevormd zijn ongeveer 60 μm lang. Ook hier zijn een aantal stekels voorzien van een gekartelde haak (pl. 72 fig. A).

Het accessorisch glandulair orgaan bevat vier stekels (ong. 70 μm lang) met een licht gebogen tip. Op coupemateriaal blijkt het accessorisch orgaan uit te monden in een atrium dat sterk vernauwt in de richting van het prepeniaal klierorgaan en staat het mogelijks in verbinding met beide afvoergangen van dit kliercomplex. Deze afvoergangen zijn kort en openen eveneens in twee ventro-laterale invaginaties van de lichaamswand.

Vrouwelijk voortplantingsstelsel. De beide germovitelloducten (oviducten) zijn gecilieerd, lang en versmelten achter de vesicula seminalis tot een kort vrouwelijk kanaal (in de coupes met mannelijke geslachtsrijpheid werd eveneens het vrouwelijk kanaal teruggevonden). Het vrouwelijk kanaal is omringd met talrijke klieren vooralleer het opent naar de buitenwereld. Een bursa noch een genito-intestinaal systeem werden waargenomen.

Genus *Asilomaria* Karling, 1966

Diagnose : Calvirinae met parige vesiculae seminales, zonder prostaatblaas en met eenvoudige penisapil. Accessorisch glandulair orgaan met tweelobbig kliercomplexen die verenigen tot een bulbus en omgeven is met talrijke stekels. Postpeniaal met zeer grote ventrale invaginatie.

Typesoort : *Asilomaria ampullata* Karling, 1966

***Asilomaria ampullata* Karling, 1966**

Pl. 75

Typemateriaal : Eén reeks sagittale coupes (holotype) (RNHM-S).

Typelocaliteit : Pacific, Noord-Amerika, Bodega baai, schelpengruis.

Bestudeerd materiaal : Typemateriaal

Beschrijving en bespreking

Voor enkele algemeenheden zie de beschrijving van Karling (1966a). De farynx is van dezelfde bouw als bij de twee *Calviria*-soorten. Een septum aan de basis van de farynx en dorsaal een sfincter waardoor de darm passeert.

In zijn beschrijving vermeldt Karling dat de vesiculae seminales in verbinding staan met de "prostaatklieren". Na observatie van het typemateriaal blijkt dat hiervoor geen aanwijzingen bestaan. Wij menen dat de beide vesiculae seminales met elkaar versmelten en uitmonden in het atrium zonder uitgesproken differentiatie in een penis (zie pl. 75). Dit atrium is niet voorzien van harde structuren. Voor het copulatieorgaan ligt het accessorisch glandulair orgaan. Het bestaat uit twee grote klierlobben, omgeven door een tunica. Het zijn deze klierlobben die Karling beschouwt als prostaatklieren. Beide klierlobben versmelten en vormen de bulbus van het accessorisch orgaan. Deze klierbulbus opent in een atrium en is omgeven door twaalf stekels. De stekels liggen ingebed in het epitheel hetgeen wijst op een intracellulaire oorsprong. Dit atrium is door een nauw kanaal verbonden met het mannelijk atrium.

Bespreking van de familie Archimonocelididae

Op basis van de bouw van het copulatieorgaan en het epitheel (niet-uitgezakte kernen) vermeldt Karling (1966a) de aberrante positie van de genera *Archimonocelis*, *Mediama* en *Asilomaria* binnen de Monocelididae. Doch door de digonopori en de aanwezigheid van een statocyst verenigt hij deze genera samen met al de andere Monocelididae tot één taxon. Hij houdt verder geen rekening met de subfamilie Archimonocelidinae Meixner, 1938.

Uit een vergelijkende studie van de ultrastructuur van de harde delen bij de copulatieorganen van de Proseriata besloot E. Martens (1984) dat *Archimonocelis* op basis van de intracellulaire harde structuren niet verder tot de Monocelididae kon gerekend worden. Op basis van onze karyologische gegevens (zie deel II) konden ook wij in dezelfde periode besluiten dat *Archimonocelis* uit de Monocelididae diende verwijderd te worden (Curini-Galletti et al. 1984).

Uit onze lichtmicroscopische studies blijkt dat voor de genera *Meidiama*, *Asilomaria* en *Calviria* de naalden van het copulatieorgaan ingebed liggen in het atriaal epitheel en aldus een intracellulaire oorsprong hebben,

waardoor deze genera niet langer kunnen gerekend worden tot de Monocelididae.

Pl.81 geeft een schematische weergave van de verschillende copulatieorganen aangetroffen bij bovenvermelde genera. Geen enkel van deze vertonen een constructie zoals bij de Monocelididae waar de prostaatblaas en de vesicula seminalis zijn ingesloten in een enkele bulbus. Het copulatieorgaan van de meeste *Archimonocelis* soorten en van *Meidiama* lijkt op dit van verschillende Coelogynoporidae en Otoplanidae: een copulatieorgaan met de prostaatblaas gescheiden van de vesicula seminalis en met een stilet omgeven door talrijke stekels in het mannelijk atrium. Deze conditie wordt dan ook als plesiomorf beschouwd (zie deel III). Beide genera worden eveneens gekenmerkt door de aanwezigheid van de ovaria voor de vitellaria (autapomorfie voor de Archimonocelidinae). In *Asilomaria* en *Calviria* vertoont het copulatieorgaan ten opzichte van de twee andere genera enkele reducties nl. de afwezigheid van een stilet en in *Asilomaria* de afwezigheid van een prostaatblaas. Beide genera worden eveneens gekenmerkt door de aanwezigheid van een zeer kort gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal.

Een aantal *Archimonocelis*-soorten en de *Asilomaria*- en *Calviria*-soorten bezitten allen een accessorisch glandulair orgaan (prostatoid) omgeven met naalden van hetzelfde type als deze in het mannelijk atrium. Dit accessorisch glandulair orgaan is verbonden met het mannelijk atrium bij de *Archimonocelis*-soorten en in *Asilomaria*, terwijl in *Calviria* dit orgaan een eigen opening heeft. Een dergelijk accessorisch orgaan is niet terug te vinden bij andere Proseriata zodat op basis van dit orgaan deze genera gegroepeerd kunnen worden binnen een enkel taxon : de Archimonocelididae Meixner, 1938 grad.n.. Reeds eerder werd er gewezen op de grote gelijkensissen tussen sommige *Archimonocelis*-soorten (deze zonder accessorisch glandulair orgaan) en *Meidiama lutheri*. Deze laatste soort dient eveneens ondergebracht te worden in de Archimonocelididae waarbij de afwezigheid van een accessorisch glandulair orgaan bij *Meidiama* wordt beschouwd als een secundair verlies. Voor de fylogenetische relatie met de andere Proseriata families en binnen in de Archimonocelidae wordt verwezen naar deel III van deze thesis.

DEEL 2 : Karyologie en DNA-metingen

1. Inleiding

Voor het opstellen van verwantschapsdiagrammen in de fylogenetische systematiek wordt door de systematicus maar al te vaak uitsluitend beroep gedaan op morfologische kenmerken. Op hun beurt gebruiken karyologen hun resultaten voornamelijk in termen van speciatiemechanismen en om evolutie te beschrijven tussen nauw verwante taxa bv. binnen een species-groep.

Binnen de Platyhelminthes zijn sinds lang de Tricladida en meer recent de Polycladida een favoriet studieobject geweest voor karyologen (zie Galleni & Pucinelli 1986 met referenties). Zowel Polycladida als Tricladida zijn meestal grote en vrijlevende Platyhelminthes met een grote regeneratiecapaciteit. Karyologische studies bij andere Platyhelminthes (micro-turbellaria) zijn schaars en onvolledig. Voor een overzicht tot 1975 zie het uitgebreide en grondige werk van Benazzi & Benazzi-Lentati (1976).

Karyologische gegevens voor de Proseriata waren tot voor kort nagenoeg onbestaand en beperkten zich tot het vermelden van het aantal chromosomen bij enkele soorten (Ruebush 1938; Stirewalt et al. 1940 en Fleming & Burt 1978b). In deze studie is het onder andere de bedoeling om met behulp van α en β karyologie enig idee te krijgen over de evolutie binnen de Monocelididae waarbij er voornamelijk naar gestreefd wordt deze karyologische gegevens mede te gebruiken voor het opstellen van een fylogenetisch systeem. Om dit te verwezenlijken is het noodzakelijk om aan "outgroup comparison" te doen. Daarom werden niet alleen monocelididen maar zoveel mogelijk soorten uit alle Proseriata taxa onderzocht. In totaal werden door ons tot heden meer dan 25% van alle gekende Proseriata

karyologisch onderzocht. De karyometrische gegevens worden in tabelvorm in appendix 2 voorgesteld. Voor de Monocelididae en Archimonocelididae worden de volledige gegevens verstrekt terwijl voor de overige Proseriata alleen de overzichtsgegevens worden vermeld.

Het juist toepassen van de principes van de fylogenetische systematiek op karyologische gegevens heeft, naast het traditioneel herkennen van plesiomorfieën en apomorfieën, nog de mogelijkheid om het karyologisch mechanisme te beschrijven dat aan de basis ligt van een nieuw kenmerk : chromosoom morfologie (apomorfie). Dit mechanisme is een speciatie-mechanisme dat aanleiding geeft tot het ontstaan van een stamsort van een taxon. In de cladograms en in de discussies worden vaak deze mechanismen aangeduid als "apomorfie" veeleer dan de karyotypen die het gevolg zijn van deze mechanismen. Strikt genomen zijn het de nieuwe karyotypen die de eigenlijke apomorfieën zijn.

Het karyologisch onderzoek gebeurde in samenwerking met Dr. Marco C. Curini-Galletti van het "Dipartimento di Scienze dell'Ambiente e del Territorio (Pisa, Italië). Het materiaal werd voornamelijk door ons aangebracht en gedetermineerd. Karyotypering gebeurde hoofdzakelijk door Dr. Curini-Galletti, terwijl verdere verwerking volledig in samenwerking gebeurde. De fylogenetische interpretatie is voornamelijk onze verantwoordelijkheid.

Een van de resultaten van deze studie is de hypothese dat polyploidie aan de basis ligt van de stamsort voor alle Proseriata non-Monocelididae. Om deze hypothese van polyploidie te ondersteunen werden er DNA-metingen verricht. Deze metingen werden door ons uitgevoerd met medewerking van Dr. Patrick Van Oostveldt en gebeurden aan het laboratorium voor Biochemie van de Landbouwfaculteit te Gent (RUG).

2. Materiaal en methoden

2.1. Het verzamelen van materiaal

De organismen werden levend verzameld langsheen verschillende localiteiten van de Middellandse Zee (o.a. Frankrijk, Italië, Griekenland), Noordeuropese kust (N.-Frankrijk, Bretagne, België, Nederland, Duitsland, Zweden) en de Oostcanadese kust. Bemonstering gebeurde zowel in het litoraal, sublitoraal als in stilstaand brak en zoet water. De meeste dieren zijn afkomstig uit het sediment, enkele van wieren of van onder stenen. Tabel 1 (app 2) vermeldt voor de verschillende soorten (respectievelijk populaties) de localiteit en het biotoop (tenzij anders wordt vermeld gaat het om een mariene soort). Het materiaal gemerkt met * werd niet persoonlijk verzameld doch wel zelf geïdentificeerd. Enkele malen was hiervoor zelfs levend materiaal ter beschikking (*).

De specimens werden geëxtraheerd uit het sediment of van de wieren met een isotonische $MgCl_2$ -oplossing. Deze methode levert voor de Proseriata een resultaat vergelijkbaar met de Uhlig- of ijswatermethode welke een andere veel gebruikte maar omslachtige methode is voor het extraheren van levende interstitiële Turbellaria. Tussen beide methoden is er voor de extractie van Proseriata geen significant verschil (P. Martens 1984a). Meestal worden de specimens eerst gedetermineerd alvorens het karyotype wordt bepaald.

2.2. Karyotypering

Voor het bepalen van het karyotype werden levende individuen 3-4 uur in een 0.2%-oplossing van colchicine in zeewater geplaatst en koel gestockeerd (embryoschaaltjes in koelkast). Hierna werden de organismen uitgepipetteerd, op een draagglaasje gebracht en overgoten met enkele druppels 2% azijnzuur-oplossing (fixatie en disintegratie van het weefsel). Na een tweetal minuten, voor grotere exemplaren iets langer, werd de azijnzuur-oplossing weggezogen met filtreerpapier en vervangen door enkele druppels lacto-aceto-orceïne waarna het gekleurd preparaat werd geplet onder een dekglasje. Het karyotype werd bepaald bij X100 immersie objectief en getekend met behulp van een tekentubus. Alle afmetingen

werden bepaald van de getekende karyotypen en niet van fotografische opnamen.

Alleen de germinale mannelijke lijn werd bestudeerd voor het bepalen van het karyotype. Voor het haploid chromosomenaantal werden zowel primaire als secundaire spermatocyten gebruikt. Het diploid chromosomenaantal werd bestudeerd in de mitose van spermatogoniën en gebruikt voor karyometrische analyses. In meerdere metafaseplaten werd de totale haploidlengte van het genoom bepaald; verder werd voor elk chromosoom volgende parameters bepaald:

- Absolute lengte
- Relatieve lengte : $r.l. = \text{lengte van het chromosoom} \times 100 / \text{totale lengte van het haploid genoom}$.
- Centromerische indices : $c.i. = \text{lengte van de kortste arm} \times 100 / \text{lengte van het totale chromosoom}$ (de gebruikte nomenclatuur is deze volgens Levan et al. 1964 zie tabel II-1)
- "Fundamental number" (volgens Matthey (1949) zie tabel II-1)

c.i.	nomenclatuur	F.N.
<12,5	acro- of telocentrisch	1
12.5 - 25	subtelocentrisch	1
25 - 37.5	submetacentrisch	2
37.5 - 50	metacentrisch	2

Tab. II-1. Nomenclatuur voor de centromerische indices volgens Levan et al. (1964) en de "fundamental number" volgens Matthey (1949).

Omdat bij de gebruikte methode de graad van coiling of spiralisatie van het chromosoom verschillend kan zijn werden alle metingen uitgevoerd op platen met een vergelijkbare gemiddelde graad van coiling.

De gemiddelde waarden per soort of per populatie (indien er verschillen zijn tussen de onderzochte populaties) worden grafisch voorgesteld onder de vorm van idiogrammen. In functie van de discussie zijn deze relatief (voor de Monocelididae) en absoluut voor de 4 representatieve karyotypen van de non-Monocelididae (zie later).

2.3. DNA-metingen

De lichtabsorptie bij Feulgen-gekleurde kernen werd bepaald als maat voor de relatieve hoeveelheid DNA per kern. Deze relatieve hoeveelheid DNA per kern werd bepaald bij verschillende weefsels van 5 Monocelididae en 5 non-Monocelididae Proseriata. Een digitale scanning-cytofotometrische methode werd geprefereerd boven fluorescentiemetingen om het probleem van interferentie van licht afkomstig van aangrenzende kernen of onzuiverheden te vermijden, evenals om invloeden van het fixatief op de achtergrond te elimineren.

De exemplaren werden gefixeerd in Bouins fixatief en ingebed in paraffine. Coupes van 8-10 μm dik werden na deparafinering gehydrolyseerd in 4 N HCl bij 28° C gedurende 1 uur. De DNA-Feulgen-kleuring (30 min) werd uitgevoerd met een Pararosaline-Schiff-oplossing bereid volgens Graumann (1952) (0.5% pararosaline-oplossing : 1.5 g pararosaline in 45 ml 1 N HCl en 1.5 g NaHSO₃ in 255 ml gedistilleerd water samenvoegen en gedurende één nacht laten rijpen, de volgende ochtend ontkleuren met actieve kool. Na kleuring volgden drie ontkleuringsbaden van elk 10 minuten. Deze baden werden juist voor gebruik samengesteld en bestaan uit 180 ml gedistilleerd water + 10 ml 1 N HCl + 10 ml 10% NaHSO₃-oplossing. Afwisselend werd gedurende 30 minuten gespoeld met leidingwater. Daarna werden de preparaten gedehydrateerd en gemonteerd in DPX.

De gebruikte microfotometer was een Leitz MPV3 microscoop gekoppeld aan een PDP 11/03 computer (Digital). In deze opstelling werd het microscopisch beeld geprojecteerd op het fotomultiplier-venster (diafragma 0.5 μm). Via draaiende spiegels, computergestuurd, kon het beeld verschoven worden in X- en Y-richting zodat het totaal beeld gescanned werd. De scanning gebeurde in stappen van 0.1 μm zodat een zeer grote resolutie verkregen werd. Metingen gebeurde bij 560 nm gebruikmakend van een X100 immersieobjectief.

Ongeveer 40 kernen per weefseltype werden gescanned voor iedere soort. C- en 4C- kernen waren afkomstig van de mannelijke germinatieve lijn : spermatiden en spermatogoniën, 2C- kernen waren afkomstig van de farynx- of lichaamsmusculatuur. Het meten van verschillende types van kernen bij eenzelfde soort kan beschouwd worden als een controle op de methode.

De scanning-software is uitvoerig beschreven door Van Oostveldt et al. (1985) en Broeckaert et al. (1986). Standaardtechnieken uit de beeldverwerking werden gebruikt om kernen in gedigitaliseerde beelden te

scheiden van achtergrond, onzuiverheden en/of andere kernen. Vooreerst werd een minimale grijswaarde (treshold) ingebracht. Deze is gelijk aan de gemiddelde achtergrondwaarde en laat toe alle punten (pixels) met hogere emissie weg te laten : wegfilteren van gemiddelde achtergrond. Vervolgens werden de beelden verwerkt met een reeks van filterprogramma's om achtergebleven onzuiverheden te verwijderen (o.a. twee erosies, één mediaanfilter en twee dilataties zie Van Oostveldt et al. 1985). Tenslotte werden de dan nog resterende onzuiverheden manueel verwijderd. Maximaal 10% van de verwerkte beelden werd verworpen op basis van slechte scheiding van de kernen.

De geïntegreerde absorptie werd berekend vertrekkende van het origineel beeld na een vergelijking met het verwerkte beeld (Van Oostveld et al. 1985).

De absolute hoeveelheid DNA per kern werd berekend doordat gelijktijdig met deze metingen humane lymfocyten werden gemeten waarvan de absolute hoeveelheid DNA is gekend (Olmo 1983) en die samen met de te onderzoeken coupes werden gekleurd.

In een aantal gevallen kan de C-waarde lager zijn dan verwacht indien men vertrekt van de 2C- en 4C-waarden. Dit kan verklaard worden omdat de C-kernen (spermatiden) zeer klein en gecondenseerd zijn zodat de geïntegreerde absorptie onderschat kan zijn (Goldstein 1970). Voor twee soorten werden er geen 2C-kernen gemeten maar werd de waarde hiervan berekend vertrekkende van de gemeten waarden van de C en 4C kernen. Voor verdere beschrijving en discussie wordt alleen de gemeten of berekende waarde in arbitraire eenheden (A.U.) van de 2C-cellen gebruikt.

3. Resultaten en discussie

3.1. Karyologie

Tabel 2 (app. 2) geeft een samenvatting van de belangrijkste karyologische gegevens voor de 71 onderzochte Proseriata nl. het aantal chromosomen in de haploïde set, de absolute haploïde genomelengte en het "fundamental number". Deze tabel vermeldt ook de gemiddelde waarden voor de soorten waarvan meer dan één populatie werd onderzocht. Gedetailleerde gegevens

voor alle onderzochte Monocelididae zijn terug te vinden in tabel 3 tot 13. (app. 2). Voor de non-Monocelididae zijn alleen de gedetailleerde gegevens vermeld voor de Archimonocelididae en de soorten welke een belangrijke rol vervullen in de discussie rond polyploidie (tab. 14 en 15, app. 2). Voor al de soorten waarvan de gedetailleerde gegevens gekend zijn wordt er een idiogram gegeven en in enkele gevallen een tekening en/of een foto van het karyotype (pl. 83 tot 91).

3.1.1. Monocelididae

Fig. II-1A geeft een histogram met het aantal soorten in functie van het aantal chromosomen in de haploide set en fig. II-1B geeft een histogram met het aantal soorten in functie van de haploide genoomlengte.

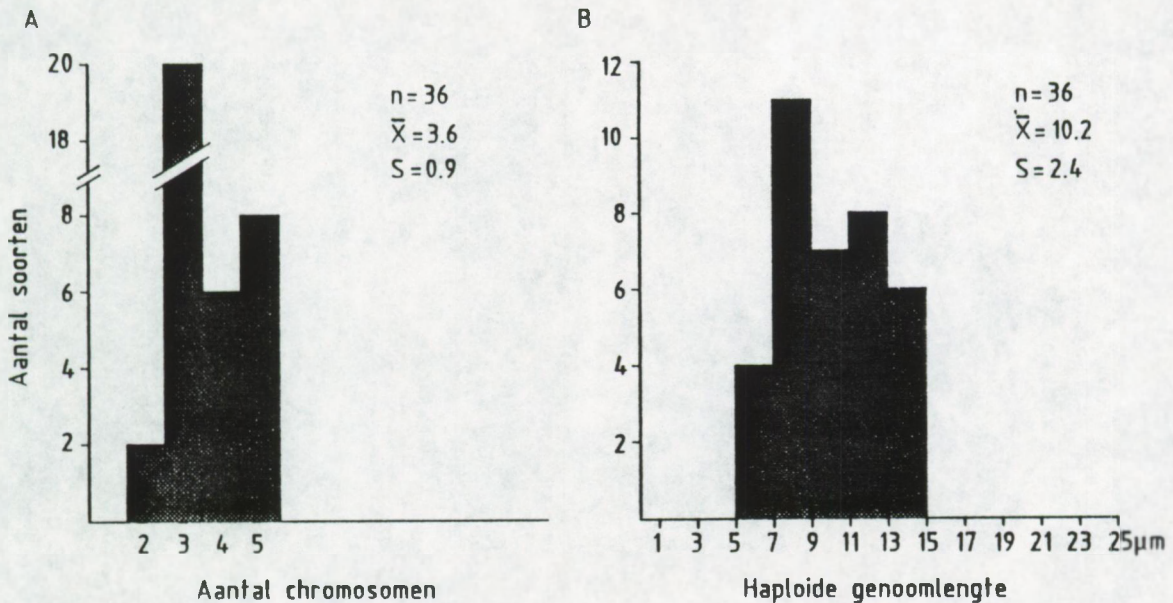


Fig. II-1 : A. Frequentiedistributie voor het aantal chromosomen per soort in het haploid genoom bij de Monocelididae. B. Frequentiedistributie voor de haploide genoomlengte per soort bij de Monocelididae

Binnen de Monocelididae varieert het chromosomenaantal tussen $n=2$ en $n=5$. Slechts twee soorten vertegenwoordigen het laagste aantal, terwijl 55% van de onderzochte soorten drie chromosomen bezitten in hun haploid karyotype. Deze soorten zijn verspreid over alle subfamilies, daarenboven is drie het enige aantal dat wordt teruggevonden in elke subfamilie. Op basis van "ingroup comparison" kan besloten worden dat drie de plesiomorfe situatie is binnen de Monocelididae. Door vergelijking buiten de Proseriata ("outgroup comparison") blijkt dat drie chromosomen in de haploide set

teruggevonden wordt bij talrijke vertegenwoordigers van alle andere ordines (zie Benazzi & Benazzi-Lentati 1976) zodat ook drie chromosomen in de haploïde set kan beschouwd worden als de plesiomorfe situatie voor de Proseriata.

Uit grondige vergelijking van de twintig karyotypen met drie chromosomen blijkt dat vijftien van deze soorten een karyotype vertonen dat erg op elkaar lijkt en bestaat uit één groot metacentrisch chromosoom, één chromosoom met gemiddelde lengte en eveneens metacentrisch, en één klein chromosoom dat acrocentrisch of subtelocentrisch is. Deze vijftien soorten zijn in tabel 2 (app. 2) aangeduid met een sterretje. Fig. II-2 geeft een idiogram van dit karyotype gebaseerd op de gemiddelde relatieve waarden van deze vijftien soorten.

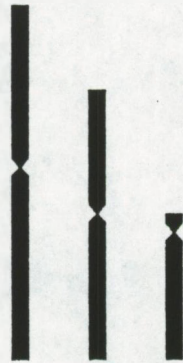


Fig. II-2.: Basiskaryotype voor de Monocelididae.

Dit karyotype is aanwezig bij soorten uit vier van de vijf subfamilies. Alleen in de Monocelidinae ontbreekt het. Door "ingroup comparison" kan besloten worden dat dit karyotype de plesiomorfe conditie is voor de Monocelididae. Bij de bespreking van de karyotypen van de andere Proseriata zullen nog meer argumenten voor deze hypothese worden aangevoerd. Dit betekent dat alle andere karyotypen gevonden in de familie geëvolueerd zijn uit dit "basiskaryotype" via verschillende karyologische evolutiemechanismen en dat deze mechanismen eventueel kunnen fungeren als apomorfieën voor de subtaxa van de Monocelididae.

Binnen de Monocelididae varieert de gemiddelde lengte van het haploïde karyotype tussen 6.30 μm en 13.93 μm met een gemiddelde van 10.2 μm (fig. II-1B). De lengte voor de soorten met een basisset varieert van 6.80 μm tot 13.93 μm met een gemiddelde van 9.7 μm .

Voor de subfamilie Boreocelidinae is slechts het karyotype van twee soorten gekend nl. *Boreocelis filicauda* en *Boreocelis urodasyoides* (pl. 81). Het karyotype van *B. filicauda* heeft de morfologie van het monocelidide basiskaryotype zodat gesteld kan worden dat er geen bijzonder karyologische mechanismen aan de basis lagen bij het ontstaan van deze subfamilie. Het karyotype van *B. urodasyoides* is erg afwijkend en een eenduidig evolutiemechanisme kan niet gegeven worden

Binnen de Monocelidinae zijn er uitsluitend karyotypen aanwezig met twee of drie chromosomen. Opvallend is dat binnen het genus *Monocelis* beide aantallen aanwezig zijn en dat in vergelijking met de andere Monocelididae (of met het basiskaryotype) de haploid genoomlengte steeds klein is nl. variërend tussen 5.30 en 7.25 μm . Daarentegen is binnen het genus *Pseudomonocelis*, alle met drie chromosomen, de haploide genoomlengte groot nl. variërend van 12.87 tot 15.61 μm .

Binnen het genus *Monocelis* vertonen *M. fusca* en *M. lineata* een erg op elkaar gelijkend karyotype dat tevens het minst afwijkt van het Monocelididae basiskaryotype. Indien dit karyotype wordt vergeleken met het basiskaryotype van de Monocelididae is het eerste chromosoom korter en

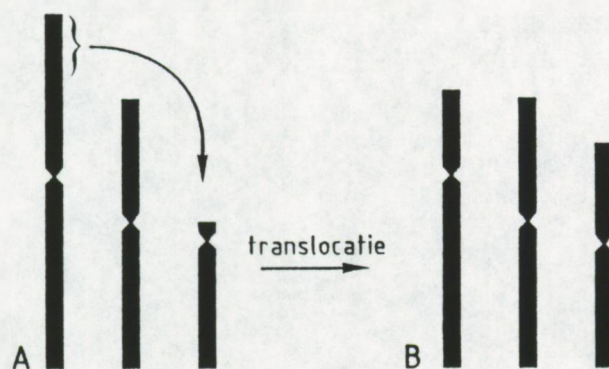


Fig. II-3 : Schematische voorstelling van de hypothese waarbij het karyotype zoals aangetroffen bij *M. fusca* en *M. lineata* (B) zou ontstaan zijn door translocatie uit het Monocelididae basiskaryotype (A).

meer submetacentrisch terwijl het derde chromosoom relatief langer is en meer metacentrisch is. Dit karyotype zou geëvolueerd kunnen zijn uit het basiskaryotype door een translocatie van het eerste chromosoom naar het derde. Fig. II-3 geeft deze translocatie schematisch weer.

In het genus *Pseudomonocelis* vinden we niet datzelfde karyotype terug (er is verschil in de centomerische indices en absolute lengte zie pl. 84).

Toch is de relatieve lengte van de afzonderlijke chromosomen ongeveer gelijk aan dit van beide bovenvermelde *Monocelis* soorten. Dit zou kunnen betekenen dat eenzelfde karyotype aan de basis ligt van het genus *Pseudomonocelis* maar dat na de translocatie nog andere karyologische wijzigingen hebben plaatsgevonden zoals pericentrische inversies en toenames van de totale genoomlengte evenredig verspreid over de drie chromosomen.

De kleine genoomlengte (ten opzichte van basiskaryotype) voor het genus *Monocelis* kan verklaard worden doordat er na de translocatie een reductie van het genoom heeft plaatsgehad, ook hier uniform verdeeld over de drie chromosomen. Gelijkwaardige genoomwijzigingen bij verwante soorten is meermaals vermeld in de literatuur, zowel bij planten als dieren (zie McGregor 1981 en Rees 1972 (een review)).

Uit het bovenstaande kan volgende globale hypothese geformuleerd worden. Door translocatie is uit het Monocelididae basiskaryotype een karyotype ontstaan dat aan de basis ligt van de Monocelidinae. De (relatieve) morfologie van dit karyotype komt overeen met het karyotype van *M. fusca* en *M. lineata*. Na de translocatie liggen processen van genoomtoenames en genoomafnamen aan de basis van nieuwe karyotypen respectievelijk een vergroot karyotype voor het genus *Pseudomonocelis* en een verkleind karyotype voor het genus *Monocelis*. Fig. II-4 geeft schematisch deze hypothese weer.

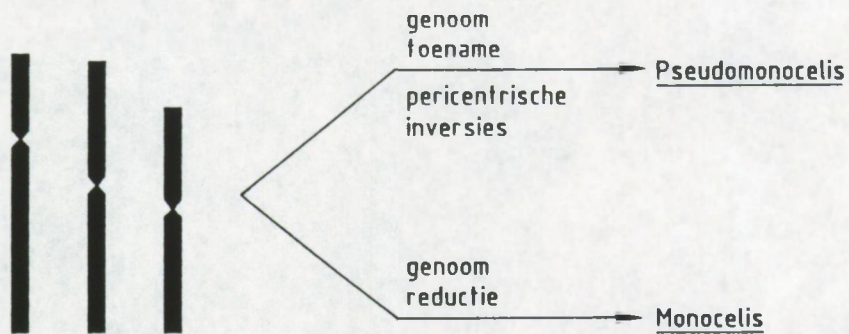


Fig. II-4 : Schematische voorstelling van de karyologische evolutie aan de basis van de genera *Monocelis* en *Pseudomonocelis* vertrekkend vanuit een hypothetisch basiskaryotype voor de subfamilie.

Binnen het genus *Monocelis* kunnen nu verschillende evolutiemechanismen vooropgesteld worden (zie fig II-5).

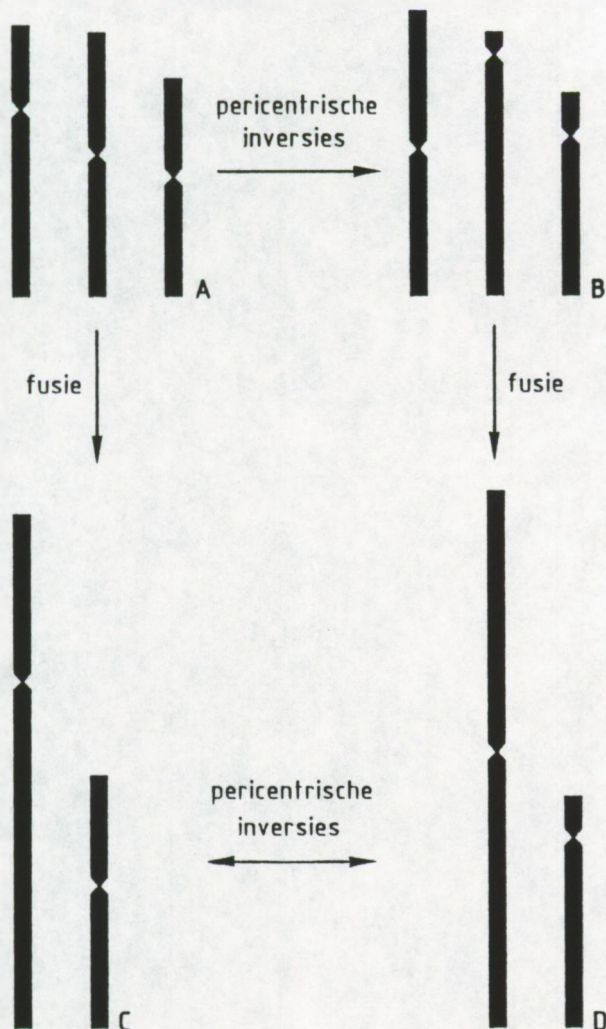


Fig. II-5 : Mogelijke karyologische evoluties binnen het genus *Monocelis*. A. Karyotype zoals bij *M. lineata* en *M. fusca* (*Monocelis* basiskaryotype). B. Karyotype zoals bij *M. longistyla*. C. Karyotype zoals bij *M. isabella*. D. Karyotype zoals bij *M. dioculata*

Het karyotype van *M. longistyla* vertoont dezelfde relatieve lengten van de chromosomen als bij *M. fusca* en *M. lineata*. De centromerische indices verschillen echter. Het karyotype van *M. longistyla* zou kunnen ontstaan zijn uit het *Monocelis* basiskaryotype door pericentrische inversies (zie Martens & Curini-Galletti 1987). Het karyotype van beide soorten met twee chromosomen (*M. isabella* en *M. dioculata*) lijken erg op elkaar wat betreft de relatieve en absolute lengten van de chromosomen. De lengte van het eerste chromosoom komt overeen met de som van de lengte van de twee eerste chromosomen van de andere *Monocelis*-soorten. Een fusie van het eerste met het tweede chromosoom kan gesuggereerd worden. Vanuit de centromerische indices zijn echter twee mogelijke evolutiewegen te hypothetizeren. Fusie van de eerste twee chromosomen van het *Monocelis* basiskaryotype leidt tot een karyotype zoals dat van *M. isabella*; fusie van de eerste twee chromosomen van een karyotype zoals gevonden bij *M. longistyla* leidt tot

een karyotype zoals vermeld voor *M. dioculata*. Beide fusies zijn niet noodzakelijk gebeurd, één enkele volstaat. Beide karyotypen met twee chromosomen kunnen van elkaar afgeleid worden door pericentrische inversies. In dit laatste geval zijn beide soorten zuster-soorten en is de fusie een synapomorfie. De morfologie van beide soorten maakt deze hypothese waarschijnlijker; de alternatieve hypothese dat *M. lineata* en *M. isabella*, versus *M. longistyla* en *M. dioculata* zuster-soorten zouden zijn wordt door de morfologie niet ondersteund.

Binnen het genus *Pseudomonocelis* vertonen beide onderzochte soorten een sterk gelijkend karyotype (pl. 84). Voor *Pseudomonocelis ophiocephala* werden drie verschillende populaties onderzocht. Deze van Plage de l'Alga (een volledig geïsoleerd strandje in de baai van Calvi) vertoont een afwijkend karyotype. Uit een grondige morfologische studie, zowel van levend als van coupemateriaal, blijken er geen morfologische verschillen te bestaan tussen de verschillende populaties (Schockaert & Martens, 1987). Uit reproductie- en productiviteitsexperimenten blijkt dat de populatie van Plage de l'Alga verschilt in reproductiestrategie en productiviteit ten aanzien van de andere populaties (Curini-Galletti pers. med.). Uit deze verschillen kan besloten worden dat het hier gaat om sibling-species (Mayer 1969).

Voor de Minoninae werden soorten onderzocht behorende tot drie verschillende genera. Bijna alle karyotypen vertonen op enkele kleine afwijkingen na alle het Monocelididae basiskaryotype (pl. 85 en tab. 5-6 (app. 2)), zodat geen karyologische noch fylogenetische besluiten kunnen geformuleerd worden (Curini-Galletti et al. 1985). De absolute lengte van het totale genoom kan wel sterk verschillend zijn. De grote lengte bij *Duplominona longicirrus* (13.0 μm) en bij *Duplominona corsicana* (13.9 μm) kan verklaard worden door toenamen van het genoom door uniforme verdeling over de verschillende chromosomen (Curini-Galletti et al. 1985). Binnen het genus *Minona* vertoont *M. trigonopora* (een brakwatersoort) een afwijkend karyotype.

Het karyotype van *Ectocotyla multitesticulata* en *Ectocotyla hirudo* twee ectoparasieten uit deze subfamilie vertoont sterke afwijkingen : $n=6$ en de lengte is tot 10X langer dan bij de vrijlevende soorten (Fleming en Burt 1978b en Fleming pers. com.). Deze aberrante karyotypen zijn waarschijnlijk gekorreleerd met de parasitaire levenswijze en laten voorlopig geen besluitvorming toe.

Zowel in de subfamilie Promonotinae als in de Archiloinae worden soorten aangetroffen met drie, vier en vijf chromosomen in hun haploid karyotype (pl. 79-82 tab. 7-12 (app. 2)). De meeste soorten met het chromosoomaantal $n=3$ vertonen een karyotype dat sterk overeenkomt met het Monocelididae basiskaryotype. Een licht gewijzigde chromosomenmorfologie kan verklaard worden door kleine herschikkingen zoals translocaties en pericentrische inversies.

Voor de soorten met vier chromosomen is het opvallend dat hun grootste chromosoom (chrom. 1) metacentrisch is en bijna identisch met het tweede chromosoom uit het Monocelididae basiskaryotype (bij *Promonotus arcassonensis* is dit het tweede grootste chromosoom). Dit betekent dat het eerste metacentrisch chromosoom uit het Monocelididae basiskaryotype ontbreekt. Anderzijds vinden we in deze karyotypen dat de andere chromosomen heterobrachiaal zijn, voornamelijk bij *Archiloa petiti* en *Archiloa westbladi*. Het kleinste chromosoom (chromosoom 4) op zijn beurt komt sterk overeen met het kleinste chromosoom uit de basisset. De som van de relatieve lengten van de twee middenste chromosomen (chrom. 2 en 3) komt sterk overeen met de relatieve lengte van het grote metacentrisch chromosoom (chrom. 1) van het Monocelididae basiskaryotype. Deze observaties suggereren een mogelijke fissie van het groot metacentrische chromosoom van het basiskaryotype, waardoor twee kleine nieuwe telocentrische chromosomen zijn ontstaan (zie fig. II-6).

In de karyotypen met $n=5$ zijn de meeste chromosomen heterobrachiaal en is er geen metacentrisch chromosoom dat uitgesproken langer is dan de andere. De relatieve lengte van het eerste chromosoom komt overeen met dat van het tweede chromosoom uit de sets met $n=4$. Anderzijds is het kleinste chromosoom (chromosoom 5) beduidend kleiner dan het kleinste uit de sets met $n=3$ of $n=4$. Men kan dus vooropstellen dat het karyotype met $n=5$ ontstaan is door fissie van beide metacentrische chromosomen uit de basisset waarbij wordt aangenomen dat dit proces stapsgewijze is gebeurd. Dit proces van stapsgewijze fissie is schematisch voorgesteld in fig. II-6)

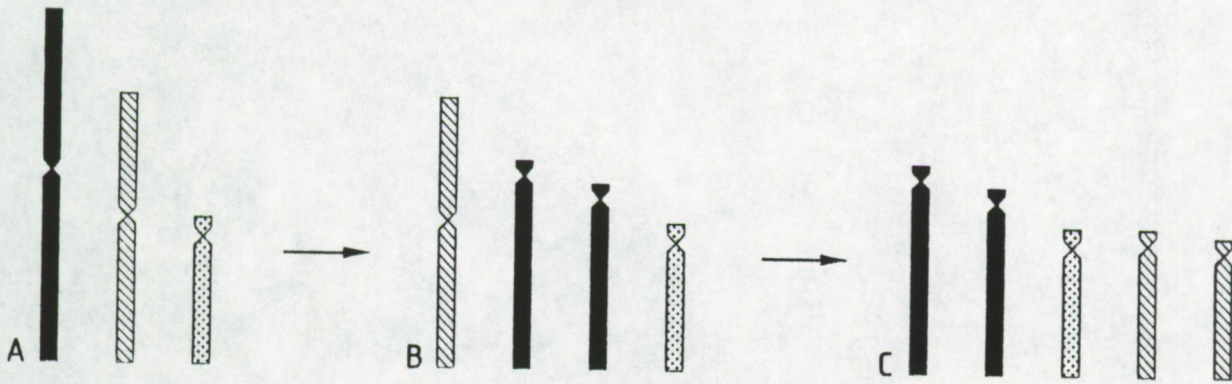


Fig. II-6 : Schematische voorstellingen van de karyologische evolutie door fissie binnen de subfamilies Promonotinae en Archiloinae.

Niet alle soorten met $n=4$ en $n=5$ beantwoorden aan de chromosoommorfologie zoals die ontstaan is na de bovenvermelde fissies. Door kleine wijzigingen in de centromerische positie tijdens een latere fase kan het sterk heterobrachiaal karakter van de chromosomen verminderen cfr. de karyotypen van *Promonotus arcassonensis*, *Inaloea cirrifera*, *Archiloea rivularis*, *Promonotus marci*, *Monocelopsis septentrionalis*, *Monocelopsis otoplanoides*, *Archilopsis arenaria* en *A. unipunctata* (voor een uitvoerige discussie zie Curini-Galletti et al. 1988 en Martens et al. 1988). Zo is bij beide *Monocelopsis*-soorten geen enkel chromosoom nog acrocentrisch (een synapomorfie voor beide soorten). We hebben ook uitvoerig geïllustreerd dat binnen het genus *Archilopsis* een pericentrische inversie aan de basis ligt van het ontstaan van een submetacentrisch chromosoom (chrom. 2) (Martens et al. 1988). Dit proces van speciatie heeft geleid tot het ontstaan van de stamsoort voor *A. unipunctata* en *A. arenaria*. Fig. II-7 illustreert deze pericentrische inversie.

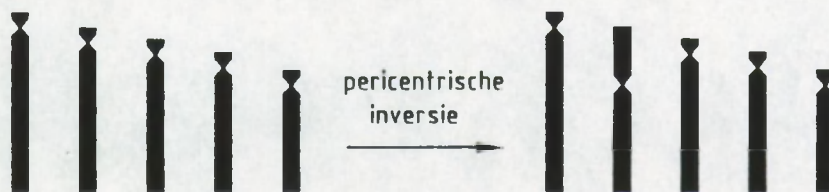


Fig. II-7 : Schematische voorstelling van de karyologische evolutie door pericentrische inversie binnen het genus *Archilopsis*. A. Karyotype zoals bij *A. spinosa* en *A. marifuga* (plesiomorf karyotype). B. Karyotype zoals bij *A. arenaria* en *A. unipunctata* (apomorf karyotype).

Een bijkomend evolutiemechanisme, nl. van uniforme genoom aangroei, wordt gesuggereerd door verschil in absolute lengte. Dit is waarschijnlijk het geval voor de twee populaties van *Archiloa petiti*. Voorlopig wordt er op systematisch vlak geen conclusie getrokken uit de karyologische verschillen bij deze twee populaties van *Archiloa petiti*. We hebben dit proces ook teruggevonden binnen de Minoninae en de Monocelidinae (McGregor 1981; Curini-Galletti et al. 1985).

Op basis van morfologische kenmerken worden de Promonotinae en Archiloinae als afzonderlijke monofyletische taxa beschouwd (zie deel III) wat betekent dat we dienen uit te gaan van de veronderstelling dat het karyologisch evolutieproces van fissie dat geleid heeft tot karyotypen met $n=4$ en $n=5$ meermaals heeft plaatsgehad; minstens éénmaal in elk van beide subfamilie.

Gebruikmakend van morfologische kenmerken (zie deel III), zijn er voor de Archiloinae geen argumenten om te veronderstellen dat de fissie van drie naar vier en van vier naar vijf meer dan éénmaal heeft plaatsgehad. Alle soorten uit de genera *Inaloea* en *Archiloea* hebben vier chromosomen in hun haploid genoom en deze uit *Archilopsis* en *Monocelopsis* hebben er vijf. Dit betekent dat de eerste fissie, met als gevolg een toename van drie naar vier chromosomen in het haploid genoom, een synapomorfie is voor de genera *Inaloea*, *Archiloea*, *Monocelopsis* en *Archilopsis*. De tweede fissie met een toename van vier naar vijf chromosomen in het haploid genoom is een synapomorfie voor de genera *Monocelopsis* en *Archilopsis*.

Algemeen kunnen we besluiten dat Robertsoniaanse mechanismen (fissie en fusie), translocaties, pericentrische inversies en genoomgroei of -reductie aan de basis liggen van de karyologische evolutie van de Monocelididae. Deze mechanismen werden reeds veelvuldig vermeld voor andere Platyhelminthes taxa (Benazzi & Benazzi Lentati 1976; Benazzi 1982; Galleni & Puccinelli 1986) en liggen ook aan de basis van de evolutie van vele andere diergroepen (Bickham & Baker 1979; King 1984). Volgens Bickham & Baker (1979) zullen de karyotypen bekomen na Robertsoniaanse mechanismen gestabiliseerd geraken in de nieuw ontstane taxa en zal verdere speciatie voornamelijk gebeuren zonder deze karyotypen te wijzigen. Binnen de Monocelididae heeft Robertsiaanse fissie geleid tot het ontstaan van nieuwe taxa maar is in meerdere gevallen gevolgd door pericentrische inversie waardoor acrocentrische chromosomen evolueerden tot submetacentrisch of metacentrisch.

3.1.2. Non-Monocelididae

Zoals reeds vermeld is het niet de bedoeling van dit werk om een beschrijving te geven van alle karyotypen van de onderzochte non-Monocelididae. De studie van deze groep ten aanzien van dit proefschrift is bedoeld als element voor "outgroup comparison" en om een idee te krijgen van de plesiomorfe toestand binnen de Proseriata evenals van de relatie tussen de verschillende Proseriata taxa.

Een samenvatting van de resultaten voor de non-Monocelididae wordt gegeven onder de vorm van twee histogrammen in Fig. II-8. Fig. II-8A geeft een frequentiedistributie van het aantal chromosomen in de haploide set voor de non-Monocelididae en fig. II-8B geeft een frequentiedistributie voor de genooomlengte.

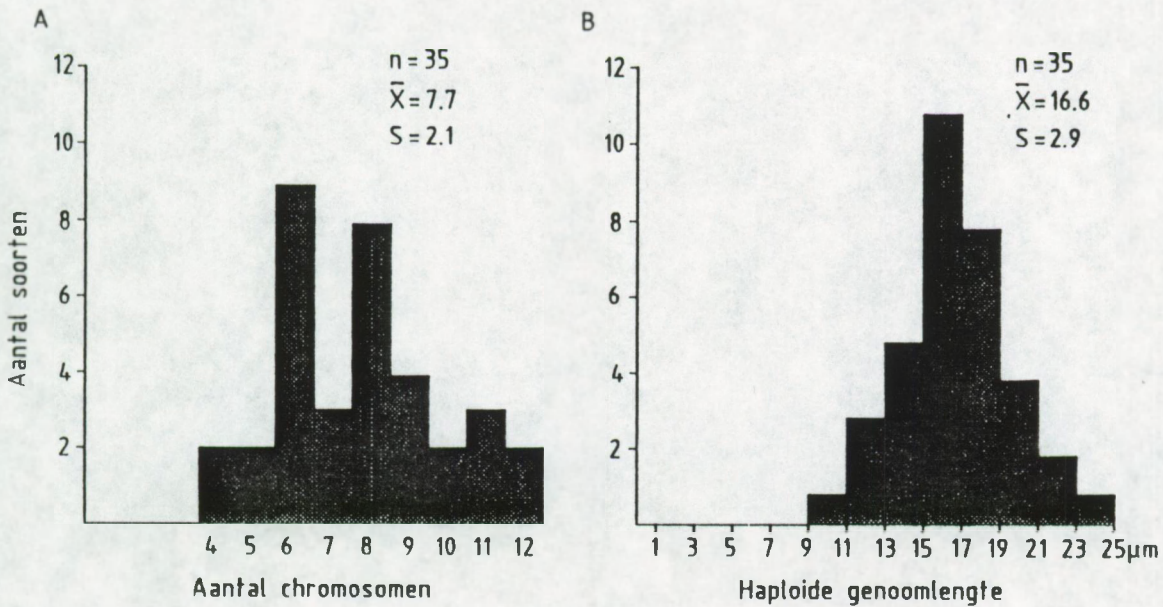


Fig. II-8 : A. Frequentiedistributie voor het aantal chromosomen per soort in het haploid genoom bij de non-Monocelididae. B. Frequentiedistributie voor de haploid genooomlengte per soort bij de non-Monocelididae.

Binnen de non-Monocelididae varieert het aantal chromosomen in de haploid genoomset van $n=4$ tot $n=12$, waarbij $n=6$ het meest frequent aanwezig is. Een karyotype met $n=6$ wordt gevonden bij negen soorten (25.7% van de onderzochte non-Monocelididae soorten) verspreid over de verschillende taxa (families). Het is tevens het enige aantal dat wordt teruggevonden in al deze taxa. Karyotypen met $n=4$ en $n=5$ worden elk in slechts twee soorten aangetroffen. Deze vier soorten behoren alle tot de Otoplanidae.

De gemiddelde lengte van het haploid genoom (gemiddelde voor alle soorten) varieert van 10.70 tot 23.73 μm met een gemiddelde van 16.6 μm . Het gemiddelde voor de negen soorten met $n=6$ is 15.4 μm .

Binnen de Archimonocelididae werd het karyotype bestudeerd van zes soorten behorend tot twee verschillende genera nl. *Archimonocelis* (4 soorten) en *Calviria* (2 soorten) (pl. 91, tab. 14 app. 2). Uitsluitend karyotypen met $n=6$ en $n=12$ werden aangetroffen. Twee *Archimonocelis*-soorten, *A. mediterranea* en *A. staresoi*, hebben beide 12 chromosomen de andere twee *A. oostendensis* en *A. esachroma* en de beide *Calviria*-soorten, *C. solaris* en *C. sublitoralis*, bezitten zes chromosomen in hun haploide set. De totale chromosoomlengte voor de soorten met $n=12$ ligt binnen de spreiding van de soorten met $n=6$. Om enig inzicht te krijgen in de karyologische evolutie binnen deze familie is het noodzakelijk dat eerst de plesiomorfe conditie wordt achterhaald om een idee te krijgen over de polariteit van de karyologische processen.

Voor de non-Monocelididae bemerkt men onmiddellijk (tab 2 app. 2) dat een karyotype met $n=6$ voorkomt binnen elk van de grote taxa. Fig. II-9 geeft de idiogrammen in absolute lengte van vier soorten elk afkomstig uit een verschillend taxon van de non-Monocelididae : *Archimonocelis oostendensis* (Archimonocelididae), *Parotoplana renatae* (Otoplanidae), *Carenscoilia bidentata* (Coelogynoporidae) en *Nematoplana sp.* (Ungiuphora).

De volgende karakteristieken zij terug te vinden in de haploide toestand van deze karyotypen.

1. De chromosomen kunnen twee aan twee gegroepeerd worden met telkens dezelfde lengte (alleen de eerste twee chromosomen van *Nematoplana sp.* zijn beduidend verschillend in lengte).
2. De centromerische indices binnen de eerste twee koppels zijn telkens praktisch gelijk en metacentrisch. Alleen het vierde chromosoom van *A. oostendensis* en het derde van *Nematoplana sp.* zijn licht verschillend. De uniformiteit in het derde koppel is minder duidelijk.

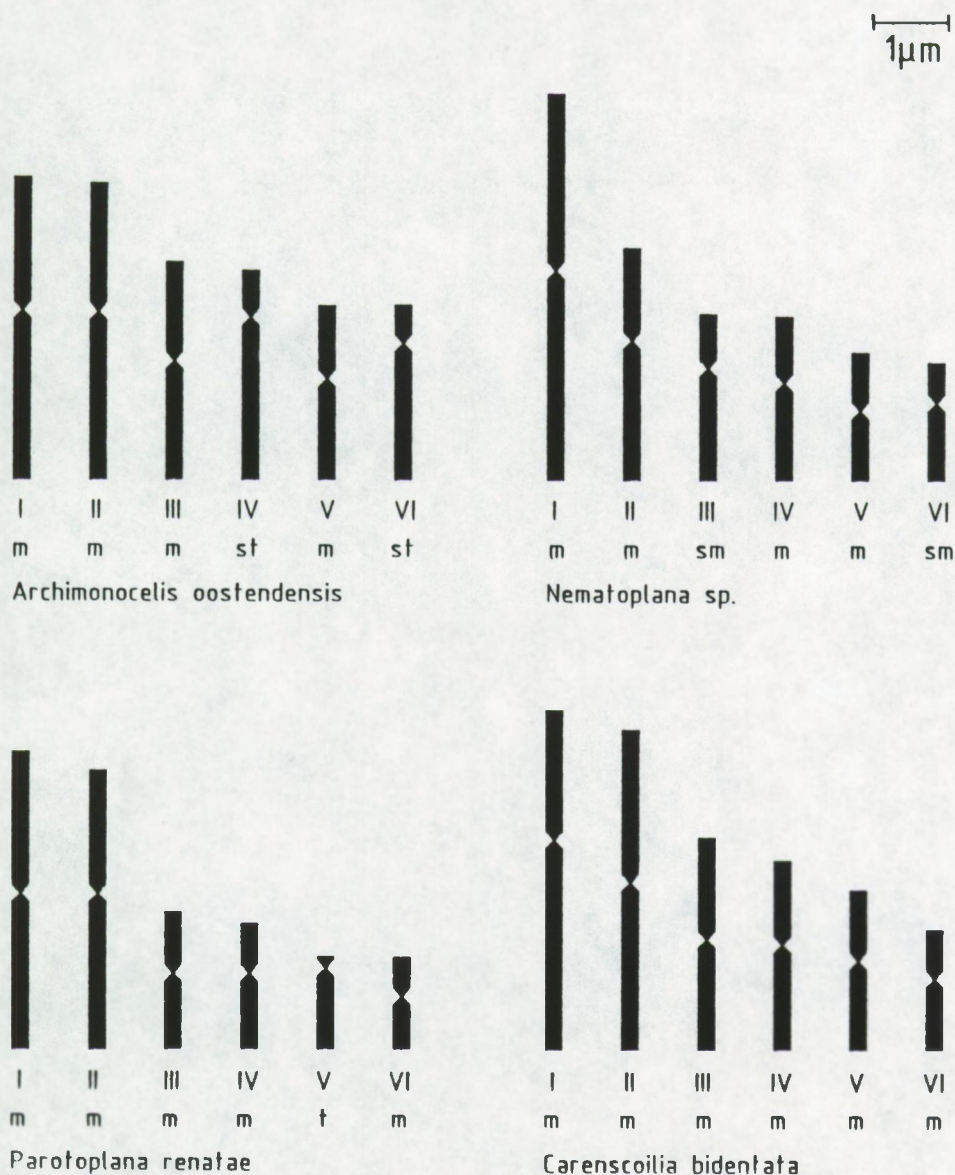


Fig. II-9 : Idiogrammen gebaseerd op de absolute haploid genomelengte voor vier niet-Monocelididae elk afkomstig uit een verschillend taxon.

Deze gelijkenissen zijn de belangrijkste die we kunnen herkennen binnen de gehele groep van de non-Monocelididae en die aanwezig zijn binnen de verschillende taxa. Op basis van deze "ingroup comparison" kunnen de gelijkenissen beschouwd worden als de plesiomorfe situatie binnen de non-Monocelididae. Aldus kan een plesiomorf karyotype met volgende kenmerken vooropgesteld worden : zes chromosomen in de haploide set bestaande uit twee lange metacentrische chromosomen, twee metacentrische chromosomen met gemiddelde lengte en twee kleine chromosomen waarvan de centromeren positie niet kan gegeven worden. Fig. II-10 geeft dit hypothetisch plesiomorf (basis) karyotype voor de non-Monocelididae.

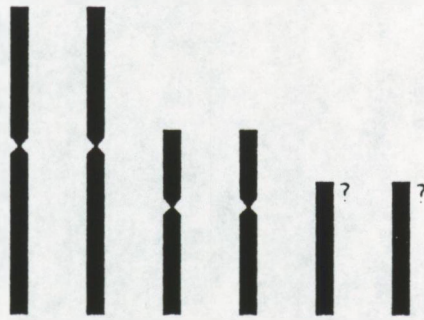


Fig. II-10 : Schematische voorstelling van een hypothetisch basiskaryotype voor de non-Monocelididae.

Afwijkingen van dit basiskaryotype kunnen verklaard worden door diverse karyologische evoluties : zo kan het eerste, extreem lange chromosoom van *Nematoplana sp.* verklaard worden door een translocatie van chromosoom II naar chromosoom I, en kunnen de niet metacentrische chromosomen zoals chromosoom VI bij *Archimonocelis oostendensis* en chromosoom III bij *Nematoplana sp.* ontstaan zijn door pericentrische inversies.

Het vergelijken van dit hypothetisch basiskaryotype voor de non-Monocelididae met het basiskaryotype van de Monocelididae suggereert sterk dat het basiskaryotype van de non-Monocelididae zou kunnen ontstaan zijn door polyploidie uit een karyotype dat erg lijkt op het basiskaryotype van de Monocelididae. Uit DNA-metingen (zie verder) blijkt ook dat de kern van de non-Monocelididae *grosso modo* de dubbele hoeveelheid DNA bevat van de kernen van de Monocelididae. We stellen dan ook de hypothese voorop dat het karyotype van de stamsoort van de non-Monocelididae ontstaan is uit een karyotype zoals het basiskaryotype van de Monocelididae na polyploidie

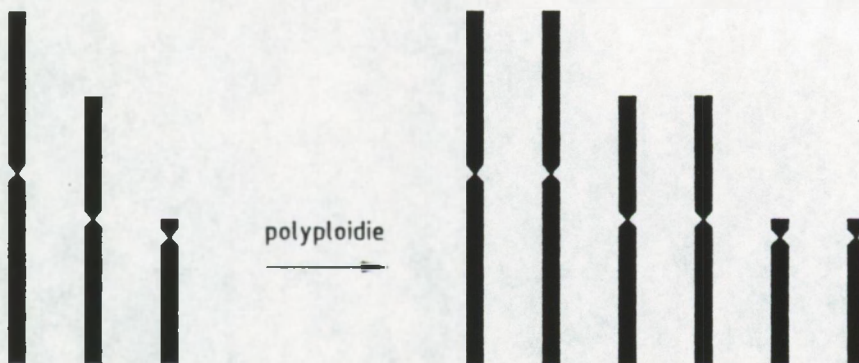


Fig. II-11 : Schematische voorstelling van polyploidie bij het basiskaryotype van de Monocelididae.

Deze hypothese leidt tot de volgende beluiten :

1. Een gemeenschappelijk basiskaryotype kan herkend worden voor de Monocelididae en de non-Monocelididae. Het bestaat uit een haploide set met drie chromosomen van verschillende lengte : het grootste chromosoom is metacentrisch, het chromosoom met de gemiddelde lengte is eveneens metacentrisch, de centromerische indices van het kleinste chromosoom kan niet achterhaald worden. Dit karyotype is het karyotype van de stamssoort van de Proseriata (plesiomorfie binnen de Proseriata).
2. Daar de centromerische index van dit derde chromosoom niet gekend is kan er niet besloten worden of het basiskaryotype van de Monocelididae een apomorfe of plesiomorfe conditie is.
3. Het basiskaryotype voor de non-Monocelididae is een apomorfe conditie voor de Non-Monocelididae dat als monofyletisch kan gehypothetiseerd worden : de Paramonocelida taxon n., zuster-taxon van de Monocelididae.

Deze karyologische besluiten worden weergegeven in fig. II-12.

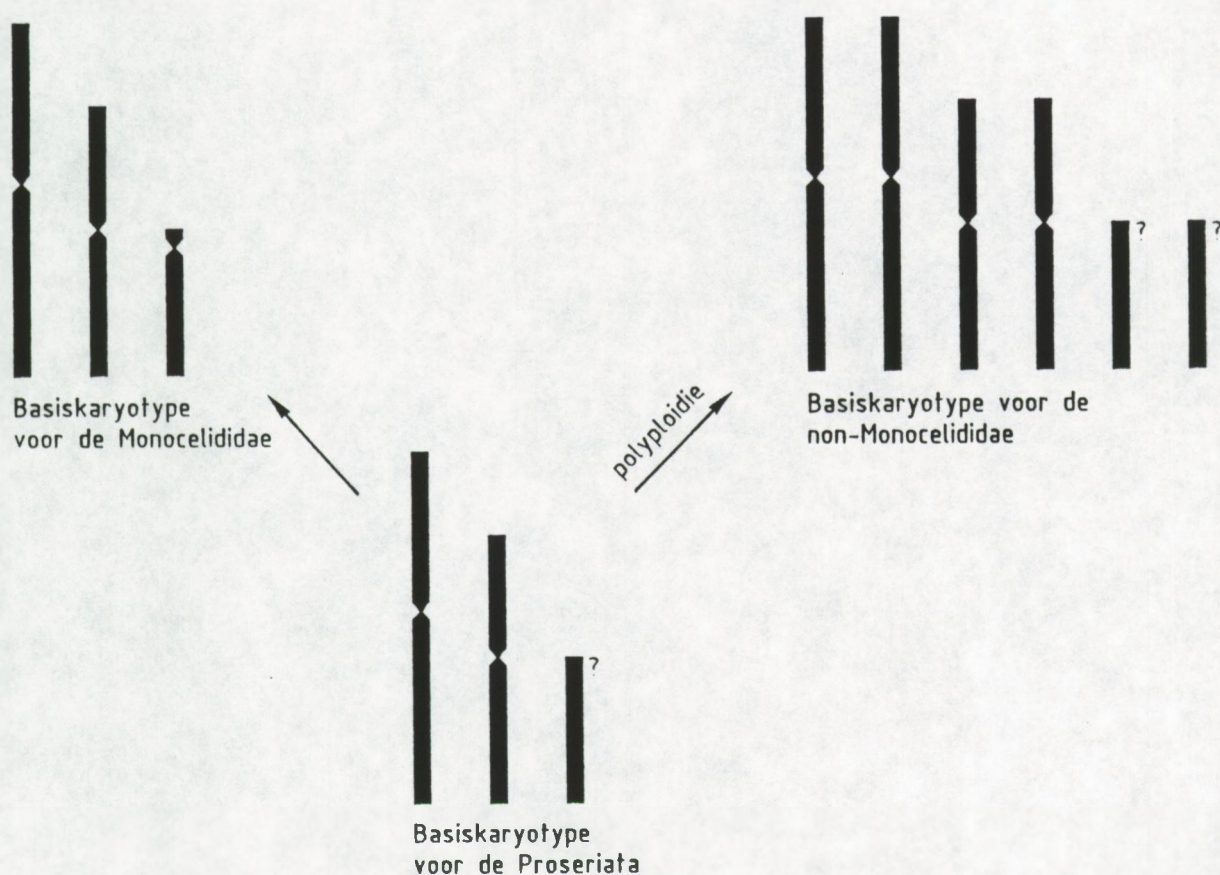


Fig. II-12 : Hypothetische karyologische evolutie die geleid heeft tot het basiskaryotype van de Monocelididae en de non-Monocelididae.

Rekening houdend met het basiskaryotype voor de non-Monocelididae kunnen nu enkele conclusies genomen worden voor de familie Archimonocelidae. Binnen het genus *Archimonocelis* vertonen *A. oostendensis* en *A. hexachroma* het plesiomorf aantal chromosomen terwijl *A. mediterranea* en *A. staresoi* het dubbel aantal chromosomen in hun haploide set bezitten. Doordat de haploide genomelengte van beide soorten met $n=12$ niet langer is dan bij de soorten met $n=6$ wordt verondersteld dat deze toename in aantal chromosomen het gevolg is van fissie van de verschillende chromosomen van de basisset. Voor het genus *Calviria* is het opvallend dat voor beide soorten het eerste chromosoom langer is dan het tweede (synapomorfie) hetgeen verklaard kan worden door een translocatie van twee naar een.

3.2. DNA-metingen

Ter ondersteuning van de hypothese over polyploidie werd de hoeveelheid DNA (genoomgrootte) gemeten bij vijf Monocelididae soorten en vijf non-Monocelididae soorten.

Tabel II-2 vermeldt de resultaten van deze DNA-metingen voor de tien onderzochte soorten en geeft een overzicht van de belangrijkste karyologische gegevens van deze soorten (aantal chromosomen, genomelengte, "fundamental number"). Zowel de gemeten relatieve genoomgrootte voor de C-, 2C- en 4C-kernen in arbitraire eenheden (A.U.) evenals de berekende relatieve en absolute waarden worden vermeld.

Soort	Karyologische gegevens			Genoomgrootte in AU			Absolute grootte pg	AU/ μ m
	n	μ m	N.F.	C	2C	4C		
Monocelididae								
<i>Monocelis lineata</i>	3	6.34 \pm 0.79	6	43.4 \pm 7.6	116.8 \pm 14.4	224.6 \pm 51.4	1.0	18.42
<i>Duploperacellatus circocirrus</i>	3	8.64 \pm 0.40	5	64.1 \pm 11.3	130.3 \pm 12.8	265.1 \pm 24.1	1.2	15.08
<i>Archilina deceptrix</i>	3	11.94 \pm 2.96	5	68.5 \pm 8.2	164.9 \pm 21.8	340.9 \pm 24.2	1.5	13.81
<i>Archilopsis marifuga</i>	5	13.21 \pm 2.39	5	-	213.2 \pm 19.9	-	1.9	16.41
<i>Archilina petiti</i>	4	12.06 \pm 1.42	5	121.0 \pm 13.5	257 ^a	543.4 \pm 63.7	2.3	20.40
Non-Monocelididae								
<i>Archotopiana holotricha</i>	7	15.30 \pm 0.70	11	105.7 \pm 14.8	269.9 \pm 19.2	495.1 \pm 66.3	2.4	17.64
<i>Calviria solaris</i>	6	17.80 \pm 2.04	11	-	362.4 \pm 44.6	766.6 \pm 73.9	3.3	20.36
<i>Carenscoilla biforamen</i>	8	15.85 \pm 1.47	13	-	390.1 \pm 40.6	-	3.5	25.38
<i>Otoplana truncaspina</i>	9	16.98 \pm 0.41	15	213.0 \pm 13.3	454 ^a	964.8 \pm 178.0	4.1	26.88
<i>Archimonocelis staresoi</i>	12	16.92 \pm 1.39	16	221.9 \pm 30.1	531.4 \pm 71.4	1090.1 \pm 149.2	4.8	31.41
<i>Homo sapiens</i>	-	-	-	-	778.8 \pm 54.4	-	7.0	-

Tab. II-2 : Samenvatting van de karyologische basisgegevens en de bekomen resultaten van de DNA-metingen.

Voor twee soorten is de relatieve hoeveelheid DNA voor de 2C-kernen berekend vanuit de gemeten waarden van de C- en 4C-kernen. In de laatste kolom wordt de verhouding relatieve genomgrootte en haploide genomlengte gegeven (in arbitraire eenheden per μm).

Uit de verhoudingen tussen de C-, 2C- en 4C-kernen evenals uit de standaarddeviatie blijkt dat de gebruikte methode betrouwbaar is. Voor verdere discussie zal de relatieve 2C-waarden gebruikt worden.

De absolute genomgrootte (C-waarde) bij de onderzochte soorten varieert van 1.0 tot 4.8 pg. Deze waarnemingen liggen binnen de spreiding van observaties bij andere Turbellaria en lagere organismen. De variabiliteit van de genomgrootte bij invertebraten en lagere vertebraten is zeer groot. Anderzijds is, verspreid over het hele dierenrijk, een sterke variabiliteit terug te vinden bij nauw verwante soorten (zie Pellicciari et al. 1986, Cavalier-Smith 1982 en Olmo 1983).

Binnen de Monocelididae varieert de relatieve hoeveelheid DNA van de 2C cellen van 117 tot 257 A.U. met een gemiddelde van 176 A.U.. Voor de non-Monocelididae is dit van 270 tot 531 A.U. met een gemiddelde van 402 A.U.

De bekomen waarden van deze DNA-metingen weerleggen onze hypothese van polyploidie niet. Integendeel ze ondersteunen deze hypothese. De gemiddelde waarde van de non-Monocelididae ligt zeer dicht bij het dubbel van de gemiddelde waarde van de Monocelididae (1/2.3).

Vanuit fylogenetisch methodologisch standpunt is het echter beter soorten te vergelijken met een basiskaryotype in plaats van de gemiddelde waarden voor beide groepen. Dit betekent dat we de waarden van *Archilina deceptrix* of *Duploperaclistus circocirrus* met deze van *Calviria solaris* dienen te vergelijken. Deze verhoudingen zijn dan respectievelijk 1/2.2 en 1/2.7.

Wanneer de gemiddelde haploide genomlengte van de Monocelididae met basiskaryotype (9.71 μm) wordt vergeleken met de gemiddelde lengte van de negen non-Monocelididae met $n=6$ (15.40 μm) is er geen verdubbeling in lengte terug te vinden maar slechts een toename van 5.69 μm (ratio 1/1.58). Anderzijds kan uit de verhouding relatieve hoeveelheid DNA en genomlengte (zie tab. II-2) besloten worden dat deze verhouding niet constant is maar toeneemt naarmate de hoeveelheid DNA toeneemt. Dit betekent dat de hoeveelheid DNA per lengteëenheid toeneemt naarmate de totale lengte van het genoom toeneemt of met andere woorden dat bij toenemende hoeveelheid

DNA de graad van DNA-condensatie (packing) toeneemt. Deze relatie wordt eveneens weergegeven in fig. II-13, waar de haploide genoomlengte wordt uitgezet tegen de log van de relatieve genoomgrootte.

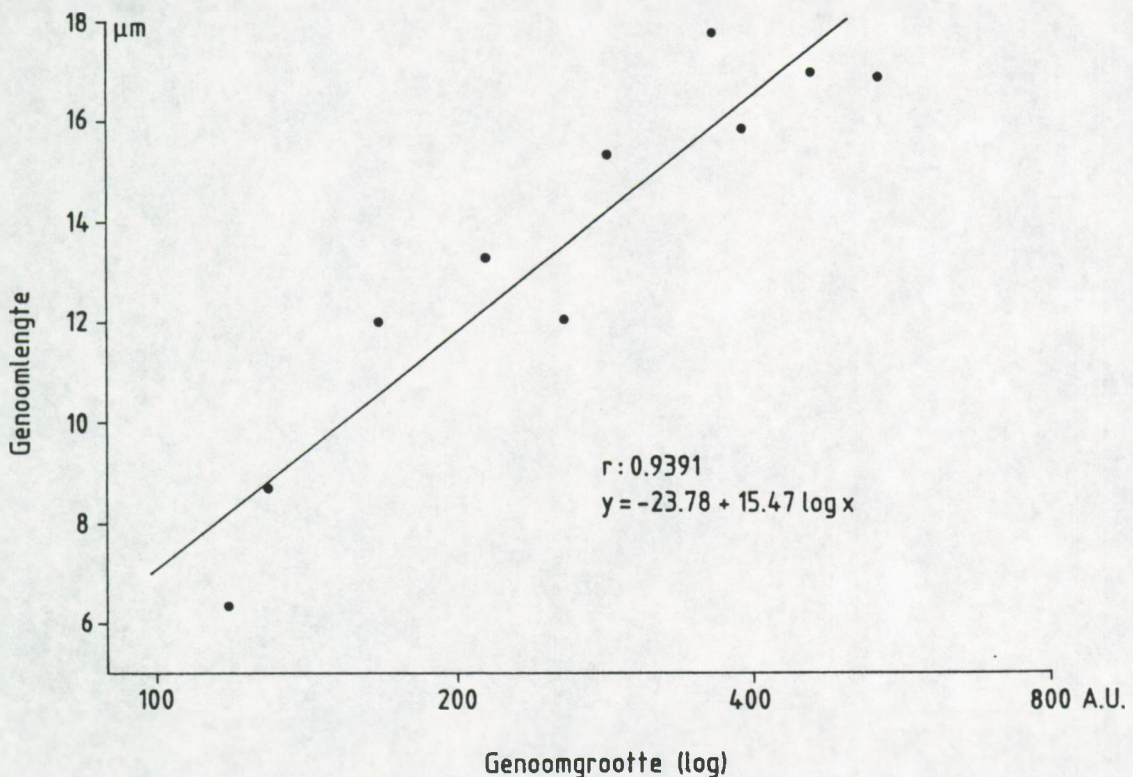


Fig. II-13 : Relatie tussen de genoomlengte en log van de genoomgrootte

Een lineaire regressie met correlatiecoëfficiënt van 0.9334 wordt beschreven. Deze regressielijn impliceert bij een verdubbeling van de genoomgrootte een toename in lengte van het haploid genoom met 4.7 μm. Rekening houdend met deze trend kan besloten worden dat er na de polyploidie een selectie is geweest die deze DNA-condensatie bevordert heeft waardoor de huidige non-Monocelididae soorten een haploide genoomlengte bezitten die kleiner is dan het dubbele van de haploide genoomlengte van de Monocelididae.

3.3. Beschouwingen omtrent polyploidie

Polyploidie is grondig bestudeerd bij planten (zie Stebbins 1950, 1971 en Grant 1971). Voor het dierenrijk is dit minder; doch polyploidie werd ook hier reeds meermaals vermeld.

Binnen de Platyhelminthes is polyploidie voornamelijk bestudeerd bij de Tricladida (Dham 1958; Gourbault 1981; Okie et al. 1981), maar ook binnen

andere ordines zoals Macrostomida en Typhloplanoida (Jones 1944; Luther 1950; Papi 1959 zie ook Benazzi & Benazzi-Lentati, 1976).

Benazzi (1982) benadrukt dat binnen de zoet water tricladen polyploidie zo frequent is dat het hier een zeer belangrijk speciatiemechanisme is. De goede documentatie omtrent polyploidie binnen de Platyhelminthes (en voornamelijk binnen de Tricladida) is waarschijnlijk het rechtstreeks gevolg dat polyploidie relatief vrij frequent aanwezig is binnen de Platyhelminthes. Dit laatste wordt verklaard door de hermafrodite conditie die zelfbevruchting mogelijk maakt en het regelmatig voorkomen van partenogenese (Benazzi & Benazzi-Lentati, 1976, White 1973, 1978).

Polyploidie is inderdaad meermaals geassocieerd met hermafroditisme en met parthenogenetische reproductie bv. bij oligochaeten, snuitkevers, kriebelmuggen (Simulidae) en pulmonate mollusken (White 1978; Lokki & Saura 1979; Gibby 1981). Deze eigenschappen laten toe dat het individu ontstaan na polyploidie zich kan voortplanten.

Anderzijds is polyploidie ook gekend bij verschillende vertebraten taxa zoals bij teleosten en amfibieën (Schultz 1979; Bogart 1979).

Niettegenstaande deze talrijke observaties zijn auteurs zoals White (1978) en Stebbins (1977) er sterk van overtuigd dat polyploidie in het beste geval slechts een secundaire rol vervult in de evolutie bij dieren. Als belangrijkste argumenten geven zij :

- de grote hoeveelheid genduplicatie in polyploide organismen "verdunt" het effect van nieuwe mutaties zodat de kans op nieuwe aanpassingen zeer klein is.
- polyploidie bij dieren is voornamelijk aanwezig bij dieren met ongeslachtelijke voortplanting (evolutionaire eindpunten).
- het aantal polyploide dieren t.o.v. diploide dieren is klein.

Daartegenover staan verschillende auteurs zoals Ohno (1970, 1974), Ralin & Selander (1979) en Schultz (1979) die van mening zijn dat polyploidie wel degelijk een belangrijke rol heeft gespeeld in de evolutie binnen het dierenrijk. Meestal ontbreken echter directe aanwijzingen vanuit de morfologie van de karyotypen. Hun aanwijzingen zijn meestal afkomstig van chromosomenaantallen, DNA-metingen en experimentele hybridisatie.

Volgens deze school zijn er wel degelijk genetische voordelen bij polyploide organismen. Genduplicatie leidt tot een verhoogde heterozygose

en buffert het effect van schadelijke recessieve mutaties. Polyploide organismen kunnen talrijke van deze mutaties accumuleren. Anderzijds leidt genduplicatie tot redundantie van loci zodat bij deze loci mutatieaccumulatie uiteindelijk kan leiden tot loci met nieuwe functies. Zij zijn ervan overtuigd dat zulke processen (gepaard gaande met polyploidie om voldoende genduplicatie te hebben) aan de basis liggen van hogere taxa o.a. verschillende vissentaxa, amfibieën en zelfs de zoogdieren (Ohno 1970, 1974; Schultz 1979).

Het is algemeen aanvaard dat polyploidie een vorm van speciatie is. Het is een vorm van sympatrische speciatie. Polyploide organismen ontstaan in contact met hun voorouders (stamsort). Dit betekent dat om te kunnen overleven zij onmiddellijk moeten aangepast zijn aan een nieuwe niche (om competitie met de stamsort te vermijden) of zij moeten beter aangepast zijn dan hun stamsort. Verschillende auteurs hebben aangetoond dat polyploidie kan leiden tot succesvolle taxa met een toenemende morfologische en/of ecologische range resulterend in een hogere stresstolerantie en een ruimer habitat dan hun diploide verwanten (Grand 1971; Bogart 1979; Lokki & Saura 1979; Schultz 1979).

Zoals reeds vermeld ontbreken meestal de karyologische aanwijzingen dat polyploidie aan de basis van hogere taxa zou liggen. Als polyploidie geleid zou hebben tot de stamsort van een hoger taxon (boven het genusniveau) dan is dit niet gemakkelijk te detecteren omdat het oorspronkelijk karyotype in de verschillende afstammelingslijnen evolueerde op verschillende manieren. De herkenning van polyploidie op basis van karyometrische analyses zal meestal beperkt blijven tot het species en zelden tot het genusniveau.

Het feit dat wij eventueel polyploidie hebben herkend als speciatiemechanisme voor de stamsort van de non-Monocelididae was naar ons inziens enkel mogelijk omdat :

- de karyologische evolutie binnen de Proseriata eerder traag verloopt waardoor het chromosomenpatroon in het tetrapolyploide taxon en in het diploide zustertaxon niet al te sterk gewijzigd werd
- de karyologie van de Proseriata door onze studie uitzonderlijk goed gekend is.

3.4. Ecologie en karyologie

Voor verschillende taxa zijn er door verschillende auteurs relaties beschreven tussen de ecologische - en karyologische evolutie. Tijdens onze studie werden een aantal opmerkelijke parallellismen waargenomen. Deze trends zullen hier alleen vermeld worden. Een meer kwantitatieve studie (niet-parametrische statistische analyse) zal in de toekomst moeten uitwijzen of deze trends significante relaties vertegenwoordigen. Anderzijds wensen we te benadrukken dat tot heden enkel verwerkte karyologische gegevens ter beschikking zijn van de Atlantische oceaan met inbegrip van aanverwante wateren.

3.4.1. Monocelididae

Van de vijftien soorten met het basiskaryotype (zie tab 2 app. 2) komen er elf voor in het sublitoraal. De overige vier verblijven alle op min of meer beschermde plaatsen : *Duploeraclistus circocirrus* in het sublitoraal en beschermde kusten (baai), *Archilina etrusca*, *Promonotus schultzei* en *Promonotus ponticus* zijn bewoners van beschutte brakwaterbiotopen.

De *Monocelis*-soorten (n=2 of n=3) en de *Pseudomonocelis*-soorten (n=3) zijn voornamelijk bewoners van het litoraal. Ze leven op meer beschutte plaatsen o.a. onder stenen en algen, in zand en slibrijke substraten van beschutte stranden (zand- en slikwadden), baaien, havens en estuaria. Binnen het genus *Monocelis* zijn er verschillende soorten die bewoners zijn van het sublitoraal.

Anderzijds zijn de Monocelididae met vier en vijf chromosomen in hun haploide set alle bewoners van het litoraal en bezetten minder beschutte niches : stranden met gemiddelde dynamiek, estuaria met sterke getijdenwerking.

Zo zijn *Promonotus arcassonensis* (n=4) en *Promonotus marci* (n=5) de enige Promonotinae van de open stranden waarbij *P. arcassonensis* een bewoner is van zuiver fijn zand, terwijl *P. marci* dit is van gemiddeld tot grof zand. De drie soorten van het genus *Inaloea* (n=4) zijn bewoners van grof zanderige substraten (zelfs met keien) van de kust, telkens met zoet water infiltratie (monding van kleine beekjes of rivieren).

De soorten uit het genus *Archiloa* (n=4) zijn verder verwijderd van het echte marien milieu. *Archiloa rivularis* is een zoetwatersoort (onder keien) terwijl de andere twee soorten uit het genus nl. *A. petiti* en *A. westbladi* beide zanderige substraten bewonen uit het brak water.

De twee soorten van het genus *Monocelopsis* (n=5) zijn beide bewoners van de open kust : *M. otoplanoides* is een vertegenwoordiger van het midden en hoog mediolitoraal (voornamelijk fijn zand) terwijl *M. septentrionalis* aangetroffen wordt in gemiddeld tot grof zand van het hoog mediolitoraal.

In het genus *Archimonocelis* (n=5) vinden we zowel bewoners van de kust *A. arenaria* en *A. spinosa* als bewoners uit het brakwatergebied *A. unipunctata* en *A. marifuga*.

Binnen de Minoninae zijn niet alle soorten afkomstig uit het sublitoraal. Voornamelijk in de tropen en het zuiderlijk halfrond zijn er talrijke soorten beschreven voor het litoraal. Deze soorten blijken daar de niches in te nemen die overeenkomen met niches die in de koude en gematigde streken worden bezet door de Promonotinae en de Archiloinae met vier en vijf chromosomen. Deze trend werd waargenomen door Prof. Schockaert in Somalië, door Dr. Curini-Galletti in Australië en Israël (Rode Zee en Middellandse Zee) (beide pers. med.) en door mijzelf in Indonesië. Ax en medewerkers hebben voor de Galapagoseilanden en Bermuda verschillende Minoninae beschreven. Ook zij melden geen Promonotinae of Archiloinae uit de genera met vier of vijf chromosomen (Ax & Ax 1977; Ax & Sopott-Ehlers 1985; Sopott-Ehlers & Ax 1985). Recent heeft Dr. Curini-Galletti in Australië en Israël deze Minoninae karyologisch onderzocht en vond soorten met vier en vijf chromosomen in hun haploide set (pers. med.). Deze gegevens zijn echter nog onvoldoende uitwerkt.

Uit het bovenvermelde blijkt dat de meeste soorten met een basiskaryotype vertegenwoordigers zijn van het sublitoraal. Binnen iedere subfamilie zijn er vertegenwoordigers in het sublitoraal en is er binnen elk van deze subfamilies afzonderlijk een evolutietendens geweest waarbij er soorten zijn ontstaan die zich zijn gaan vestigen in het litoraal (dikwijls in min of meer beschermde localiteiten). Voor de subfamilies Minoninae, Promonotinae en Archiloinae treedt deze ecologische evolutie gelijktijdig op met een karyologische evolutie nl. het toenemen van het aantal chromosomen in de haploide set van drie naar vijf door fissie van de

metacentrische chromosomen uit de basisset. Een globaal beeld van de karyologische evolutie binnen de Monocelididae wordt gegeven in plaat 92.

3.4.2. Non-Monocelididae

De verschillende non-Monocelididae taxa zijn gekend als belangrijke bewoners van de meer dynamische habitaten voornamelijk uit het litoraal. Hun habitus vertoont duidelijk aanpassingen aan deze hoog dynamische milieus. Ofwel is het lichaam kort, voorzien van talrijke kleefpapillen en bewegen de dieren zich zeer snel voort zoals bij de Otoplanidae ofwel gaat het om zeer lange organismen die zich sterk kunnen oprollen zoals bij de Coelogynoporidae, Archimonocelididae, Nematoplanidae en Polystyliphoridae (Ax 1963, 1966; Busch 1968; Martens & Schockaert 1986)

Sommige non-Monocelididae kunnen zelfs de dominerende metazoa zijn in de meest dynamische zone van een strand : de "swash zone". Deze zone wordt daarom de "*Otoplana* - zone" (Remane 1933) of de "*Nematoplana* - zone" (Rieger & Ott 1971) genoemd.

In vergelijking met de Monocelididae wensen we te besluiten dat de non-Monocelididae beter zijn aangepast aan biotopen met een hoge dynamiek.

Deze trend kan in verband gebracht worden met de polyploide toestand van de non-Monocelididae. Polyploidie kan geleid hebben tot een soort die beter aangepast was aan een meer dynamisch milieu; m.a.w. de stamsoort die aan de basis lag van een succesvol taxon in staat een totaal nieuwe omgeving te koloniseren.

Deel 3 : Kenmerkenbespreking en fylogenetische conclusies

1. Inleiding

In dit derde deel wordt een kenmerkenanalyse uitgevoerd met als doel het opstellen van een fylogenetisch systeem. Deze analyse betreft voornamelijk morfologische kenmerken, de analyse van de karyologische gegevens werden in deel II uitgevoerd. De fylogenetische analyse (systematiek) hier toegepast werd oorspronkelijk geformuleerd door Hennig (zie Hennig 1950, 1965, 1966 en latere werken) en is later door verschillende auteurs bediscussieerd en aangevuld zie o.a. Ax (1984); Farris (1974, 1986); Maddison et al. (1984); Saether (1983, 1986); Wiley (1980, 1981). Deze methode is gebaseerd op kenmerkenevolutie, het onderscheiden van monofyletische taxa en het achterhalen van zustergrupprelaties.

De polariteit van kenmerkenevolutie is hier wegens gebrek aan ontogenetische en paleontologische gegevens uitsluitend bepaald door "ingroup-" en "outgroup comparison". "Outgroup comparison" voor verschillende morfologische kenmerken werd enigszins vergemakkelijkt door reeds bestaande kenmerkenanalyses (Ax 1984, Ehlers 1985a en 1985b).

Met de gekende kenmerken is het niet mogelijk een goed fylogenetisch systeem te construeren (cf. Hennig 1965 : "a phylogenetic system of species groups should only contain monophyletic taxa"). Voor verschillende kenmerken (voornamelijk met betrekking tot de voortplantingsstructuren) is het na "in- en outgroup comparison" niet mogelijk de plesiomorfe of

apomorfe conditie met zekerheid te achterhalen. Het gebruik van deze kenmerken leidt dan ook gemakkelijk tot "conflicting characteristics". Het is noodzakelijk de aanwezigheid van "conflicting characteristics" te onderlijnen eerder dan ze te verdoezelen. In gevallen waar de fylogenetische principes niet geleid hebben tot het herkennen van apomorfieën en zustergroeprelaties werden groepen verenigd op basis van globale gelijkenis om alzo homogene morfologische taxa te bekomen. We zijn er ons van bewust dat deze gelijkenissen kunnen gebaseerd zijn op plesiomorfieën of homoplasies en dat de desbetreffende taxa para- of polyfyletisch kunnen zijn. Toch mag het ons niet weerhouden een aantal hypothesen te formuleren die een werkmiddel kunnen zijn voor verdere studie.

2. Kenmerkenbespreking

2.1. Habitus

De Monocelididae en de Archimonocelididae zijn zoals de meeste mariene bentische microturbellariën enkele mm groot, bilateraal symmetrisch en rond op doorsnede. Dit is de plesiomorfe toestand voor de Platyhelminthes (Ax 1984, 1985). Van de Monocelididae meten de meeste soorten tussen de 1 á 2 mm en bevinden zich zowel de kleinste als de grootste soorten binnen de subfamilie Archiloinae : *Archilina brachycirrus* en *Monocelopsis otoplanoides* minder dan 1 mm lang en *Inaloea anguicirrus* en *Archiloea rivularis* meer dan 5 mm. De gemiddelde lengte bij de Archimonocelididae is 2 á 4 mm en kan maximaal meer dan 1 cm zijn (o.a. bij *Archimonocelis staresoi* en *Calviria solaris*). Het vooreinde, meestal afgerond, kan door een kleine invaginatie voor de hersenen afgezet zijn tot een "kop". Dit is het meest uitgesproken in het genus *Boreocelis* maar is ook aanwezig in andere genera o.a. bij *Duplominona ensifer* en *Archilina deceptrix*. Het achtereinde, meestal rond tot licht driehoekig, is doorgaans voorzien van kleefpapillen. Door de werking van deze laatste is het achtereinde variabel van vorm. Bij *Boreocelis* is het achtereinde draadvormig verlengd en over de hele lengte bezet met kleefpapillen. Deze lange staart met talrijke kleefpapillen is een synapomorfie voor de *Boreocelis*-soorten. Bij *Asilomaria ampullata* zijn kleefpapillen aanwezig over het hele lichaam (Karling 1966a p. 518). Bij de overige soorten zijn de kleefpapillen beperkt tot het caudale einde. Zij kunnen het hele achtereinde bezetten, beperkt zijn tot de terminale tip of gelegen zijn net voor het terminale

einde of uitsluitend aan de laterale en/of ventrale zijde (zie o.a. fig. B pl. 2; fig. A pl. 6; fig. A pl.15; fig. B pl. 20).

Sporadisch zijn binnen beide families lichtmicroscopisch tastharen waarneembaar die uitgesproken langer zijn dan de gewone ciliën : o.a. op het achtereinde bij de *Duploperaclistus*-soorten (fig. C pl. 26; fig. B pl. 28). Doordat de rostrale tip minder dens gecilieerd is zijn bij levende dieren deze ciliën, en voornamelijk de beweging ervan, beter te observeren waardoor een opvallend beeld ontstaat (zie o.a. fig. C pl. 3; fig. 2 pl. 5 en fig. A pl. 11).

De voortbeweging kan glijdend zijn ten gevolge van de ciliënwerking of met bruuske bewegingen waarbij het lichaam sterk verandert van vorm ten gevolge de werking van de lichaamsmusculatuur. Brak- en zoetwatersoorten die op algen of onder stenen leven bewegen zich meestal trager (o.a. *Monocelis lineata*, *Archiloa rivularis*) dan de interstitiële mariene vormen waarbij sommige een echt "otoplanoid" habitus aannemen. Dit is uitgesproken aanwezig bij *Monocelopsis otoplanoides* en *M. septentrionalis* een synapomorfie voor beide soorten. Bij verstoring in de petrischaal gaan de lange Archimonocelididae zich meestal sterk oprollen, een algemeen kenmerk voor lange soorten. De wijze van beweging, vorm van het lichaam en verspreiding van tastharen en kleefpapillen zijn meermaals gekorreleerd met het milieu en de dynamiek ervan (zie Ax 1963a, 1966a; Bush 1968; Martens & Schockaert 1986).

2.2. Epidermis en geassocieerde structuren

2.2.1. Epidermis

De epidermis van de Seriata is cellulair. Intra-epitheliale kernen zijn plesiomorf (door "outgroup comparison"). Bij de niet-monocelide Proseriata families en de Tricladida kunnen de kernen secundair bij verschillende subtaxa uitgezakt zijn (autapomorfie voor de betreffende taxa). Dit is o.a. het geval in sommige subfamilies van de Otoplanidae (Ax 1956b p. 525), binnen de Coelogynoporidae in het genus *Vannuccia* (zie Marcus 1948, 1949; Tajika 1982b), bij enkele Archimonocelididae o.a. *A. koinocystis* (zie Karling 1966a) en in het genus *Nematoplana* waar plaatselijk enkele uitgezakte epidermiskernen werden beschreven nl. de verankercellen van de kleefpapillen (Sopott-Ehlers 1979). In de Boreocelidinae zijn de kernen over het hele lichaam intra-epidermaal : de plesiomorfe conditie. Bij de

andere Monocelididae subfamilies (Monocelidinae, Minoninae, Promonotinae en Archiloinae) zijn de kernen uitgezakt : een synapomorfie voor deze subfamilies. (Het niet-gecilieerd epitheel van het achtereinde bevat bij de meeste soorten verschillende kernen, E.M.-observaties, deze cellen worden hier buiten beschouwing gelaten). Secundair kunnen binnen deze subfamilies de kernen intra-epidermaal gelegen zijn o.a. in beperkte lichaamsdelen bij enkele soorten uit het genus *Monocelis* (Karling 1966a p. 503) en over het hele lichaam met uitzondering van het vooreinde en ter hoogte van het copulatieorgaan zoals in het genus *Mesoda* (apomorfie voor het genus?) en bij *Monocelopsis septentrionalis*.

Bij de Seriata en ook bij andere taxa zijn deze uitgezakte epidermiscellen dikwijls aanwezig in lichaamsgebieden onderhevig aan een sterke mechanische stress o.a. het vooreinde van bijna alle monoceliden, de kruipzool bij otoplaniden (Bedini & Papi 1974) en tricladen (Curtis et al. 1983). Volgens Tyler (1984) is de regeneratie van de epidermis met uitgezakte kernen gemakkelijker hetgeen een belangrijk voordeel is in lichaamsdelen met kans op sterke beschadiging door mechanische stress.

2.2.2. Ciliatie

De multiciliaire epidermiscellen en de complete lichaamsiliatie zijn de plesiomorfe situatie voor de Platyhelminthes in hun geheel (Ax 1984, 1985). Reductie van de ciliatie treedt parallel op binnen verschillende Seriata taxa : dorsale zijde bij verschillende tricladden en bij de otoplaniden waar alleen nog een kruipzool en een typische "kop"-ciliatie blijft bestaan (Ax 1956b) (met uitzondering van *Archotoplana* Ax, 1956). Bij de Tricladida, Unguiphora, Archimonocelididae en de Coelogynoporidae is het caudaal einde gecilieerd. Bij de Monocelididae is het achtereinde niet voorzien van ciliatie : een autapomorfie voor de Monocelididae.

Bij de meeste Platyhelminthes (met uitzondering van de Acoelomorpha en de Neodermata) bezitten de epidermisciliën één lange verticale en één lange horizontale ciliënwortel zie Bedini & Papi 1974; Rieger 1981; Ehlers 1985a en Klima 1961 : de plesiomorfe situatie. Secundaire verschillen binnen de verschillende taxa zijn mogelijk (Ehlers 1985a). In de Proseriata is de verticale ciliënwortel kort en de horizontale zeer lang, waarbij alle horizontale ciliënwortels van éénzelfde cel convergeren naar een wigvormige uitstulping in de rostrale wand van de cel (Bedini & Papi 1974 en Ehlers

1985a voor de Otoplanidae; Schockaert, E. Martens en Sopott persoonlijke mededeling voor de andere Proseriata taxa). Het convergeren van alle horizontale ciliënwortels naar een rostraal punt van de cel is een synapomorfie voor de Proseriata taxa (Ehlers 1985a).

2.2.3. Klieren verbonden met de epidermis

2.2.3.1. Rhabdieten, rhamnieten en rhabdoidklieren.

Naar Meixner (1938a) en Hyman (1951) kan de volgende omschrijving gegeven worden. Rhabdieten zijn staaf- tot bolvormige secreties (rhabdoide secreties) die korter zijn dan de hoogte van de epidermis en geproduceerd worden door de epidermis (epidermale rhabdieten) of door het onderliggend weefsel (adenale rhabdieten). Rhamnieten (=rhammieten) zijn rhabdoide secreties die langer zijn dan de hoogte van de epidermis en steeds van adenale oorsprong zijn.

In latere studies, voornamelijk elektronenmicroscopische studies, worden de verschillende namen meermaals verschillend gebruikt en blijkt de homologie van structuren met eenzelfde naam niet zeker te zijn.

De volgende indeling kan aangehouden worden (Smith et al. 1982; Tyler 1984 en Ehlers 1985a). Alle structuren in de epidermis : ultramicroscopisch of microscopisch worden omschreven als epitheliosomen (Tyler 1984). De parenchymcellen met staafvormig secret (adenale rhabdieten) worden rhabdoidklieren genoemd en worden onderverdeeld in deze die echte rhabdieten produceren - eng gedefinieerd door Smith et al. 1982 - en deze die geen echte rhabdieten produceren ("non-rhabdite rhabdoids" : Tyler 1984).

Smith et al. (1982) onderscheidt voor de echte rhabdieten drie verschillende types, waarvan het lammelaire type apomorf is voor de Rhabditophora (Ehlers 1985a). De secundaire afwezigheid van lammelaire rhabdieten binnen de verschillende Proseriata taxa beschouwt Sopott-Ehlers (1985) als een synapomorfie. Hier is de besluitvorming van Sopott-Ehlers oppervlakkig. Ook Ehlers (1985a) stelt zich de vraag of de structuren door haar bestudeerd en door Lanfranchi (1978) en Martin (1978) afgeleid zijn van (en aldus homoloog met) het lammelaire type of analoge structuren zijn.

In de door ons onderzochte species werden drie verschillende soorten rhabdoïde secreties aangetroffen : dermale rhabdiëten (kortweg rhabdiëten genoemd in de tekst), rhabdoïdklieren van het type gg_1 die waarschijnlijk overeenkomen met de adenale rhabdiëten en de rhabdoïdklieren van het type gg_3 die waarschijnlijk overeenkomen met de rhamniëtenklieren. Voor de eerste structuur werd de oorspronkelijke naam aangehouden omdat deze tot heden steeds werd gebruikt in alle lichtmicroscopische beschrijvingen. De beide andere rhabdoïdklieren werden niet benoemd omdat in de recentere elektronenmicroscopische studies de adenale rhabdoïde secreties zeer eng werden gedefinieerd en onderverdeeld hoewel de overeenkomsten tussen de E.M. bestudeerde structuren en de lichtmicroscopisch waargenomen elementen niet duidelijk zijn. Het is zelfs voor de Proseriata helemaal niet duidelijk welk van de rhabdoïde secreties nu behoren tot de echte of de niet-echte rhabdiëten zoals gedefinieerd door Smith et al. (1982).

De dermale rhabdiëten (epitheliosomen) zijn binnen de Monocelididae wijd verspreid en zijn sterk variabel in vorm : recht (*Promonotus sphaerobursa*), sferisch (*Archilina brachycirrus*) tot grotere komma of banaanvormige insluitsels die afzonderlijk of gegroepeerd in de epidermis aanwezig zijn. Deze laatste zijn opvallend in het genus *Monocelis* waar bij de meeste soorten de epidermis dens voorzien is van deze dermale rhabdiëten. In de Archimonocelididae zijn dermale rhabdiëten weinig ontwikkeld en slechts aanwezig in enkele soorten o.a. *Archimonocelis semicircularis* (Karling 1966a).

De rhabdoïdklieren van het type gg_1 zijn het meest opvallend en vertonen bij levend materiaal steeds een bundeling van zeer fijne en lange staafvormige structuren, langer dan de epidermis m.a.w. het zijn rhamniëten volgens de oude definitie. Deze lange structuren vullen de gehele kliercel. In lichtmicroscopisch coupemateriaal zijn verschillende verschijningsvormen mogelijk doch door de grootte en de ligging zijn deze klieren steeds te herkennen als klieren van het type gg_1 . De gehele kliercel kan bijna leeg zijn en nog slechts homogeen lichtgeel tot bruin gekleurd zijn (fig. G pl. 76) (zie o.a. Ax 1954 p. 235); of de cel is gevuld met een duidelijk eosinofiel secretie waar meestal geen staafvormige structuur in te herkennen is en waarbij perifeer een zeer dun laagje cyanofiel cytoplasma aanwezig is met de kern (fig. H pl. 76); of in een aantal gevallen is de staafvormige structuur van de celinhoud nog duidelijk te herkennen (fig. G pl. 29 en fig. E-F pl. 76). Deze rhabdoïde secreties kunnen zowel eosinofiel als cyanofiel zijn. Deze klieren worden door

Marcus (1949) in "*Monocelis scalopura*" en *Mesoda gabriellae* als rhamnietenklieren beschreven, doch Marcus interpreteert ze foutief als elementen van de kleefpapillen. Rhabdoidklieren van het type gg_1 zijn buiten de Monocelididae zeker aanwezig bij de Coelogynoporidae (nl. in de genera *Coelogynopora*, *Invenusta* en *Vannuccia*). Voor deze klieren wordt zowel de naam rhamnieten- (Tajika 1982a) als rhabdietenklieren (Ax & Sopott-Ehlers 1979) gebruikt. Bij de Otoplanidae, indien we de frontale rhamnieten ("rhabditenstrasse") buiten beschouwing laten, zijn er enkele aanwijzingen dat rhabdoidklieren van het type gg_1 aanwezig zijn. Zo zijn de rhabdieten beschreven bij *Napoliplana cinctata* (Ax et al. 1978) volledig te vergelijken met onze gg_1 klieren en waarschijnlijk ook de klieren bestudeerd door Lanfranchi (1978) bij *Parotoplana macrostyla*. Dit betekent dat deze klieren zoals hier beschreven zeker plesiomorf zijn binnen de Proseriata. Deze gg_1 klieren zijn zeker niet aanwezig bij de Archimonocelididae en de Unguiphoridae : een synapomorfie voor beide taxa.

Meer vergelijkende studies zowel op licht- als op elektronenmicroscopisch vlak zullen moeten uitmaken of deze rhabdoidklieren van het type gg_1 ook aanwezig zijn buiten de Proseriata en of deze klieren homoloog zijn met andere rhabdoide secreties.

De rhabdoidklieren aangeduid als gg_3 zijn bij levende exemplaren gevuld met druppel- tot staafvormige secreties, korter dan de epidermis (m.a.w. adenale rhabdieten volgens de oude definitie). In coupemateriaal zijn deze als dusdanig te herkennen maar worden soms ook gekenmerkt door een licht eosinofiel of cyanofiel homogeen secret. Lichtmicroscopisch lijken deze klieren erg op de meeste adenale rhabdietenklieren zoals aanwezig bij talrijke Rhabditophora.

De elektronenmicroscopische gegevens zijn voor de Proseriata zo schaars dat geen correlatie mogelijk is met onze lichtmicroscopische waarnemingen.

Naast deze rhabdoidklieren wordt er meermaals gesproken van cyanofiele en eosinofiele muceuse huid- of slijmklieren (Meixner 1938a; Maristo 1938; Hyman 1951; Ax 1956b). Het onderscheid tussen de rhabdoidklieren en muceuse klieren is op coupemateriaal niet altijd even duidelijk. De rhabdoidklieren geobserveerd bij levende dieren zijn soms niet te herkennen op coupemateriaal omdat het secret een homogeen uitzicht heeft gekregen na preparatie, waardoor deze klieren beschreven worden als eosinofiele of cyanofiele slijmklieren.

2.2.3.2. Subepidermale vesiculae

Dit zijn uitgezakte cellen voorzien van een grote "lege" vacuole en een denser perifeer gelegen cytoplasma met kern (fig. A pl. 74, pl. 71 en fig. A pl. 76). Door een smalle uitloper dringen ze tussen het epitheel en reiken tot aan het oppervlakte. Ook dit smal deel is gevuld door de vacuole (fig. B pl. 76). Ze zijn uitsluitend terug te vinden bij de twee *Calviria*-soorten : een apomorfie voor het genus. Elektronenmicroscopisch onderzoek zal de exacte structuur moeten ophelderen en enig inzicht geven over de eventuele homologie met andere structuren (o.a. paracniden bij Coelogynoporidae).

2.2.3.3. Frontaalklieren

Het frontaalorgaan bestaat lichtmicroscopisch uit een groep mucoïde kliercellen (meestal cyanofiel) waarvan de cellichamen reiken tot achter de hersenen. Deze klieren monden terminaal of subterminaal al dan niet in een lichte instulping van de epidermis die hier minder gecilieerd kan zijn (cf. fig. D pl. 76). Samen met deze frontaalklieren kunnen rhabdoidklieren uitmonden. Elektronenmicroscopisch blijkt dat dit orgaan vergezeld kan zijn van ciliaire receptorcellen (zie Ehlers 1985a, 1986 met referenties). Het frontaalorgaan is een apomorfie voor de Euplathelminthes (Ehlers 1985a, 1986) m.a.w. een plesiomorfie voor de Seriata. De afwezigheid binnen bepaalde Seriata taxa is te wijten aan secundair verlies o.a. bij verschillende tricladden (Ehlers 1986). Bij gebrek aan voldoende ultramicroscopische gegevens is de detailstructuur van het frontaalorgaan binnen de verschillende taxa niet te vergelijken. Hierdoor is er geen informatie ter beschikking met betrekking tot de exacte homologie van de verschillende klieren en zintuigcellen die deel uitmaken van het orgaan.

2.2.3.4. Kitklieren

Achter de vrouwelijke porus zijn bij tal van soorten klieren geassocieerd met de epidermis. Deze klieren werden in de tekst beschreven als klieren van het type gg₂. Ze worden in de literatuur beschreven als kleefklieren ("kittdrüsen" : Meixner 1938a; Meixner 1943; Ax 1959b) en worden beschouwd als een deel van het vrouwelijk voortplantingsstelsel (zie aldaar).

2.2.3.5. De kleefpapillen

Kleefklieren zijn elektronenmicroscopisch goed onderzocht. De aanwezigheid van kleeforganen van het "duo-gland" type (Thyler 1976, 1977) is een autapomorfie voor de Rhabditophora Ehlers, 1984 (Ehlers 1984, 1985a). Voor de Seriata zijn er verschillen gekend in de bouw van het kleeforgaan (Ehlers 1985a), doch deze kennis is nog te beperkt en laat geen fylogenetische conclusies toe. Indien de ankercellen van de kleeforganen boven de epidermis reiken vormen ze kleefpapillen. De ankercellen kunnen ook licht ingezonken zijn en vormen dan geen kleefpapillen waardoor het moeilijk wordt de kleeforganen te observeren met de lichtmicroscop.

2.2.4. Cnidosacs

Cnidosacs zijn epidermale of subepidermale structuren met cnidocysten, afkomstig van het voedsel, en begeleidende cellen (zie de bespreking van het genus *Archimonocelis* deel I). Binnen de Seriata worden cnidosacs aangetroffen in twee families : bij de Archimonocelididae in het genus *Archimonocelis* en bij de Nematoplanidae in het genus *Ezoplana* (Tajika 1982c) en bij *Nematoplana nigrocapitulata* (Ax 1966b). Bij *Ezoplana* en *N. nigrocapitulata* zijn twee tot vier dorsale rijen met cnidosacs aanwezig terwijl in *Archimonocelis* slechts één medio-dorsale rij aanwezig is. De mogelijkheid tot het verwerven van cnidosacs wordt hier beschouwd als een parallellisme en de aanwezigheid ervan in het genus *Archimonocelis* is een apomorfie voor het genus.

2.3. Lichaamsspieren

Onder de basale lamina van de epidermis bevinden zich de uitwendige circulaire en inwendige longitudinale spieren. De circulaire spieren bestaan doorgaans uit smalle dicht tegen elkaar gelegen vezels, terwijl de longitudinale spieren brede banden vormen die verder uit elkaar gelegen zijn. Doorgaans zijn dorsaal de longitudinale spieren minder sterk ontwikkeld dan ventraal. Diagonaalverlopende spieren werden niet geobserveerd. Fijne dwarsverlopende spiertjes doorheen het lichaamsparenchym worden voornamelijk aangetroffen in het voor- en achtereinde. Vanaf elementen van het voortplantingsstelsel (atrium, vagina, copulatieorgaan) kunnen dwarse spieren vertrekken naar de

huidspierzak. Tussen de onderzochte taxa werden er geen noemenswaardige verschillen geobserveerd.

2.4. Zenuwstelsel en zintuigen

2.4.1. Zenuwstelsel

De grondige morfologische studie van het zenuwstelsel vereist bijzondere histologische preparaties (o.a. vitaalkleuringen : Reisinger 1933). Recent zijn ook immunologische technieken van toepassing die voornamelijk meer informatie hebben verschaft over de zenuwplexussen en de fysiologie (Reuter et al. 1984, 1986). Het zenuwstelsel is slechts voor enkele Monocelididae grondig onderzocht : *Monocelis lineata*, *M. fuhrmanni*, *M. balanocephala* (Midelburg 1908); *Paramonotus hamatus*, *Archilopsis unipunctata* (Maristo 1938).

In de meeste lichtmicroscopische preparaten zijn naast de hersenen en de overlangslopende zenuwen nog enkele dwarsverbindingen terug te vinden evenals één tot twee paar "kopzenuwen" en de dorsale en/of de ventrale zenuwen (Maristo 1938 en eigen waarnemingen zowel bij de Monocelididae als bij de Archimonocelididae). De kopzenuwen staan voornamelijk in verbinding met de in het vooreinde gelegen klieren en de epidermis. De andere staan voornamelijk in verbinding met drie zenuwplexussen nl. de subepitheliale, de submusculaire plexus en de stomatogastrische plexus (Ehlers 1985a). Vanuit de overlangse zenuwen vertrekken ter hoogte van de farynx aftakkingen naar deze laatste. In het distale deel van de farynx zijn beide zenuwstrengen met elkaar verbonden door een dorsale en ventrale commissure : de zenuwring.

Het meest opvallende verschil tussen het zenuwstelsel van de Monocelididae en de Archimonocelididae is de aanwezigheid van een hersenkapsel bij de Archimonocelididae. Dit hersenkapsel is rijk aan intercellulaire vezels en scheidt de hersenen van het omliggend parenchymweefsel. Zulk hersenkapsel is binnen de Proseriata ook aanwezig bij de Unguiphora, Otoplanidae en de Coelogynoporidae. Bij de Tricladida is het afwezig evenals bij de meeste andere Platyhelminthes met uitzondering van de Polycladida en sommige Prolecithophora (Ehlers 1985a). Wij beschouwen de aanwezigheid van het hersenkapsel binnen de Proseriata als een synapomorfie voor de Unguiphora, Archimonocelididae, Coelogynoporidae en Otoplanidae die samen een monofyletisch taxon vormen nl. de Paramonocelida (Martens & Schockaert

1988) (congruent met de polyploidie zoals besproken in deel twee). De aanwezigheid van een hersenkapsel bij de Polycladida en Prolecithophora is een convergentie (Ehlers 1985a).

2.4.2. Ciliaire receptoren

De elektronenmicroscopisch geobserveerde ciliaire receptoren bij de Seriata zijn monociliaire "collar"-receptoren (kraagreceptoren) waarbij het cilium omgeven is door acht microvilli (Ehlers 1977; Ehlers & Ehlers 1977; Sopott-Ehlers 1984). Deze receptoren zijn ook aanwezig bij de Prolecithophora en de Rhabdozoela en zijn een synapomorfie voor deze taxa (m.a.w. plesiomorf voor de Seriata) (Ehlers 1985a). Binnen de Paramonocelida zijn bij de Unguiphora (zowel voor de Nematoplanidae als de Polystyliphoridae) en de Archimonocelididae de "collar"-receptoren van een bijzonder type (Sopott-Ehlers 1985). In het distaal deel van de receptorcel bevindt er zich intracellulair een elektrodense manchet. Sopott-Ehlers (1985) beschouwt de aanwezigheid van deze bijzondere structuur als een convergentie voor de Unguiphora en *Archimonocelis* (beide taxa hebben in haar systeem geen zustertaxarelatie). Wij beschouwen de Archimonocelididae en de Unguiphora als zustertaxa binnen de Paramonocelida en de aanwezigheid van de manchet in de "collar-receptoren" is een synapomorfie voor de Unguiphora en de Archimonocelididae.

Bij de Catenulida, Acoelomorpha, Macrostomida en larvale Polycladida eindigt het distaal uiteinde van de receptorcellen tussen de epidermiscellen. Dit is dus de plesiomorfe situatie voor de Platyhelminthes. Binnen de adulte Polycladida en de Neophora (zustertaxon van de Polycladida) penetreren de uiteinden van de "collar-receptoren" door de epidermis : een synapomorfie m.a.w. plesiomorfe situatie voor de Seriata. Bij de Archimonocelididae en de Unguiphora liggen de "collar"-receptoren tussen de epidermiscellen. De afwezigheid van penetrerende "collar"-receptoren (of de aanwezigheid van intercellulaire "collar"-receptoren) is hier secundair en is een synapomorfie voor beide taxa.

Naast de monociliaire "collar"-receptoren zijn er in de Seriata en andere Platyhelminthes nog andere epidermale receptoren. De kennis van deze is vrij beperkt en grondige elektronenmicroscopische studies zullen in de toekomst uitmaken of deze structuren gebruikt kunnen worden in het verbeteren van de bestaande fylogenetische systemen.

2.4.3. Statocyst

Binnen de Seriata is de statocyst afwezig bij de Botrioplanidae, de Tricladida en de Unguiphora. Bij alle andere taxa is een statocyst aanwezig met eenzelfde bouwplan dat duidelijk verschilt van dit van de statocyst bij de Catenulida, de Acoela en de Nematodermatida (Sopott-Ehlers 1985; Ehlers 1985a). Sopott-Ehlers (1985) beschouwt de aanwezigheid van de statocyst als een synapomorfie voor de Monocelididae (incl. Archimonocelididae), Coelogynoporidae, Otoplanidae, Monotoplanidae en Otomesostomatidae en verenigt deze in het taxon Lithophora. Naar onze mening zijn de Lithophora een parafyletische groep. Op basis van reeds eerder vermelde synapomorfieën hebben we de zustergroeprelatie aangetoond tussen de Archimonocelididae en de Unguiphorida. Deze is in contradictie met Sopott-Ehlers (1985) waar de zustergroep van de Unguiphora de Lithophora zijn. Als gevolg van onze hypothese moet de statocyst als een synapomorfie voor alle Proseriata worden beschouwd en is deze secundair verdwenen bij de Unguiphora (apomorfie voor de Unguiphora). Om reden van parsimonie is onze hypothese te verkiezen boven deze van Sopott-Ehlers (1985) omdat de eenmalige reductie van de statocyst meer evident is dan de homoplasie van **alle** kenmerken die door ons beschouwd worden als synapomorfieën voor de Unguiphora en de Archimonocelididae (zie 3.1 van dit deel).

2.4.4. Ogen

Binnen de Monocelididae en de Archimonocelididae zijn gepigmenteerde oogjes uitsluitend aanwezig bij sommige soorten uit het genus *Monocelis* (Monocelidinae) en *Minona* (Minoninae) en bij alle soorten uit de genera *Sabazius* (monospecifiek genus) en *Pseudomonocelis* (beide Monocelidinae). Meestal zijn twee pigmentvlekken aanwezig. Bij *Monocelis fusca*, *M. lineata*, *Pseudomonocelis agilis* en *P. ophiocephala* kunnen deze verenigd zijn tot één diffuse oogvelk (populatie-variabel). Lichtmicroscopisch zijn er weinig bijzonderheden gekend van deze oogjes. De oogjes bij *Monocelis fusca* werden elektronenmicroscopisch onderzocht (Sopott-Ehlers 1984).

Sopott-Ehlers (1984a) en Ehlers (1985a) stellen dat ogen van het rhabdomere type en bestaande uit één of meerdere receptorcellen omgeven door één of meerdere mantelcellen de plesiomorfe situatie is voor de Neoophora en mogelijk zelfs voor de Rhabditophora. Binnen de Seriata zijn zowel

gepigmenteerde oogjes als niet-gepigmenteerde oogjes onderzocht bij de Tricladida, Monocelididae, Nematoplanidae, Coelogynoporidae en Otoplanidae. Alleen bij tricladen en *Nematoplana*-species is pigment aangetroffen in de mantelcellen. Het pigment is bij de gepigmenteerde oogjes van *Monocelis fusca* niet aanwezig in de mantelcel maar wel in ventraal van het oog gelegen parenchymcellen. Deze cellen vormen samen een soort gepigmenteerd schild. Vanuit de lichtmicroscopische observaties kan besloten worden dat dit type van oogjes geldt voor alle gepigmenteerde oogjes bij de Monocelididae.

Noch Sopott-Ehlers (1984a) noch Ehlers (1985a) besluiten of de aan- of afwezigheid van pigment in de mantelcellen de plesiomorfe situatie is en wel omdat de aan- en afwezigheid van pigment discontinu verspreid is binnen de Rhabditophora. Sopott-Ehlers (1984a) vermeldt de afwezigheid van pigment in de mantelcel binnen de statocystdragende Proseriata (een apomorfie voor de Lithophora : zie Ehlers 1985a p. 172). Pigment in de mantelcel is wel aanwezig bij *Nematoplana coelogynoporoides* (Sopott-Ehlers 1984b).

Naar onze mening is de aanwezigheid van pigment in de mantelcellen de plesiomorfe conditie. Vooreerst doordat dit kenmerk sterk verspreid is binnen de Rhabditophora. Ten tweede lijkt de veelvuldige reductie van een kenmerk of het meermaals niet tot expressie komen van éénzelfde genencomplex meer waarschijnlijk dan het meermaals ontstaan van dat genencomplex. Als gevolg van onze hypothese betreffende de verwantschap van de Nematoplanidae met de andere Proseriata families moeten wij besluiten dat binnen de Proseriata de reductie van pigment in de mantelcel meermaals heeft plaatsgehad; ofwel dat het slechts éénmaal heeft plaatsgehad (geen genexpressie) en aldus een synapomorfie is voor de Proseriata waarbij dan secundair binnen de Nematoplanidae (Unguiphora) dit kenmerk weer tot expressie is gekomen (apomorfie binnen de Nematoplanidae).

De aanwezigheid van pigment buiten de mantelcellen (cf. *Monocelis fusca*) is niet beschreven voor rhabdomere oogjes bij andere Platyhelminthes. Dit kenmerk is waarschijnlijk enkel aanwezig bij de Monocelidinae en de Minoninae en dan uitsluitend bij de Minoninae met een copulatieorgaan van het simplex-type. Beide kenmerken suggereren een monofylie van de desbetreffende soorten. Wij houden ons niet aan deze zienswijze. We geven fylogenetisch meer waarde aan het accessorisch orgaan waardoor de Minoninae verenigd zijn tot een monofyletisch taxon en beschouwen het copulatieorgaan

van het simplex-type als parallel en secundair ontstaan (zie later). Toch zullen de oogjes van beide taxa beter onderzocht moeten worden aangezien we hier mogelijks te doen hebben met "conflicting characteristics" behalve wanneer we de aanwezigheid van dit pigment buiten de mantelcellen zelf als een convergentie beschouwen of als we het beschouwen als een synapomorfie voor de Monocelididae minus de Boreocelidinae. Er is dan zowel binnen de Monocelidinae, Minoninae als voor de Promonotinae en de Archiloinae een reductie geweest van dit kenmerk.

2.5. Protonefridia

Lichtmicroscopisch zijn bij mariene Platyhelminthes elementen van het excretiestelsel moeilijk waar te nemen en gegevens hierover zijn bijzonder schaars. Voor de Monocelididae zijn enkele observaties gekend : Francotte (1882) voor *Monocelis fusca* en Maristo (1938) voor *Archilopsis unipunctata*).

Het excretiestelsel bij Platyhelminthes is een protonefridiaalsysteem. Primair voor de Rhabditophora bestaat dit stelsel uit één paar excretieporieën van waaruit een excretiekanaal ontspringt dat eindigt in terminale vlamcellen. De vlamcel is multiciliair en vormt een "fuikstelsel" ten opzichte van het omgevend parenchym (Ehlers 1985a). Dit fuikstelsel wordt ofwel uitsluitend door de terminale cel gevormd ofwel door de terminale cel en de proximale kanaalcel. Beide toestanden zijn verspreid aanwezig binnen de Rhabditophora. De tweede toestand werd eerst aanzien als plesiomorf voor de Rhabditophora (Ehlers 1985b; Ax 1984, 1985) later werd deze hypothese herzien en werd het tweecellig fuikstelsel beschouwd als secundair (convergent) ontstaan binnen verschillende Rhabditophora taxa (Ehlers 1985a; Ehlers & Sopott-Ehlers 1986, 1987). Binnen de Proseriata is dit tweecellig fuikstelsel aanwezig bij de Monocelididae, Otoplanidae en de Coelogynoporidae volgens Ehlers & Ehlers-Sopott een synapomorfie voor deze drie taxa. Het fuikstelsel is unicellulair bij de Archimonocelididae en de Unguiphora.

Deze hypothese is niet in overeenstemming met onze hypothese over de fylogenetische relaties. Gezien de verspreiding van beide kenmerken binnen de Rhabditophora mag hieraan niet teveel belang gehecht worden. Met hetzelfde probleem van verschillende parallelle evoluties zoals bij de hypothese van Ehlers en Sopott zouden wij het tweecellig systeem als

plesiomorf kunnen beschouwen en het aanwezig zijn van het ééncellig fuikstelsel bij Nematoplanidae en Archimonocelididae als een synapomorfie voor beide taxa beschouwen. Geen van beide hypothesen kan op basis van "parsimonie" geprefereerd worden. Wel wordt de laatst genoemde hypothese gesteund door de reeds eerder vermelde zustergroep-relatie tussen beide taxa.

2.6. Spijsverteringsstelsel

Bij de twee onderzochte families bestaat het spijsverteringsstelsel uit een meestal blindeindigend darmkanaal dat door middel van een buisvormige farynx van het plicatus-type verbonden is met de buitenwereld.

Met uitzondering van het genus *Ectocotyla* is de farynx gelegen in het tweede en zelfs meestal in het derde lichaamsdeel. De farynx ligt in beide families horizontaal, parallel met de lengteas van het lichaam en staat cephaalwaarts in verbinding met de darm en caudaalwaarts open naar de buitenwereld. Deze farynx tubiformis is een synapomorfie voor de Seriata (Karling 1974a; Sopott-Ehlers 1985) en kan secundair binnen de Seriata gemodificeerd zijn. Zo is de farynx in het genus *Ectocotyla* en *Meidiama* kort en bijna verticaal georiënteerd (een apomorfie voor beide genera (parallele evolutie)).

De farynx is gelegen in een holte : de prefaryngale holte ("Pharyngealtasche", "Pharynxtasche", "pharyngeal cavity"). Deze holte staat naar buiten open doorheen een weinig gespierde mond. Het epitheel van de prefaryngale holte is niet gecilieerd, afgeplat en met intra-epitheliale kernen. De prefaryngale holte is niet omgeven door spieren.

De farynx (zie pl. 78) is voorzien van een gecilieerd, zeer dun epitheel met uitgezakte kernen. De distale tip waar de faryngale klieren uitmonden is niet gecilieerd. In het farynxlumen stopt de ciliatie ter hoogte van de oesofagus. In het genus *Archimonocelis* is het farynxlumen niet of slechts over een klein distaal deel gecilieerd (zie fig. C pl. 73). Deze reductie van de ciliatie in het farynxlumen is een autapomorfie voor het genus *Archimonocelis*.

De ligging van de faryngale spieren is omgekeerd ten opzichte van deze van de lichaamswand : longitudinale spieren uitwendig, circulaire spieren inwendig. Tussen de buitenste en binnenste faryngale spieren verlopen

talrijke radiaire spiertjes doorheen het parenchym. De circulaire inwendige spieren kunnen proximaal iets sterker ontwikkeld zijn en vormen dan een sfincter aan de basis van de farynx.

Meestal eindigen de spieren aan de basis van de farynx. Bij *Calviria* en *Asilomaria* (zie fig. A-B pl. 73 en Karling 1966a) staan de longitudinale spieren rond het lumen in verbinding met de lichaamsspieren en vormen een septum aan de basis van de farynx (retractoren?). Dorsaal van de farynx is dit septum voorzien van een gespierd diafragma rond de darm (fig. A pl. 73). Dit prefaryngaal septum staat niet in verbinding met de uitwendige faryngale spieren waardoor het faryngaal weefsel niet volledig van het parenchym en de gastrodermis wordt gescheiden (cfr. septum bij de farynx van het *bulbosus*-type : Ax 1963b). Het prefaryngaal septum, gevormd door de retractorspieren, is evenmin te vergelijken met de retractorspieren van de *Coelogynoporidae* (Tajika 1982a) en de *Otoplanidae* (Ax 1956b) die voornamelijk ventraal van de farynx gelegen zijn en een voortzetting zijn van de uitwendige faryngale longitudinale spieren. De aanwezigheid van dit prefaryngaal septum, gevormd door de verderzetting van de inwendige faryngale spieren, wordt hier beschouwd als een synapomorfie voor de genera *Asilomaria* en *Calviria* : de *Calviriinae* subfam.n..

Het proximaal epitheel van het farynxlumen kan bestaan uit een niet-gecilieerd hoog cilindrisch epitheel met intra-epitheliale kernen; het is voorzien van kliercellen en/of celnekken van kliercellen. Dit deel wordt doorgaans beschreven als oesofagus. Dit oesofagaal deel is meestal kort en beperkt tot het meest proximale deel van de farynx, zoals bij de *Coelogynoporidae* en de *Otoplanidae* (Ax 1956b; Tajika 1982a). Dit is de plesiomorfe situatie voor de *Proseriata*. De aanwezigheid van een goed ontwikkeld oesofagaal deel binnen verschillende *Monocelididae*-taxa en bij *Archimonocelis* is het gevolg van parallelle evolutie en is een autapomorfie voor de respectievelijke taxa.

Aan de basis van de farynx liggen verschillende klieren. Enkele hiervan kunnen in verbinding staan met het oesofagaal deel van de farynx (oesofagale klieren), maar de meeste celnekken van deze klieren lopen doorheen het parenchym van de farynx en monden in de niet-gecilieerde distale tip naar buiten (faryngale klieren).

In het parenchym van het distaal derde van de farynx is steeds een zenuwring terug te vinden (zie bespreking van het zenuwstelsel).

Het darmkanaal strekt zich van achter de hersenen uit tot achter het copulatieorgaan. De darm is een rechtlijnige zak die onderverdeeld wordt in drie delen : het pre-, supra-, en postfaryngaal deel. Bij grote soorten o.a. *Paramonotus hamatus* is het prefaryngaal deel van de darm voorzien van talrijke divertikels die gelegen zijn tussen de testes. Bij de meeste soorten zijn deze divertikels beperkt tot lichte welvingen tussen de testes.

De gastrodermis is hoog cilindrische tot polygonaal, niet-gecilieerde en bestaat uit twee soorten cellen : de verteringscellen en de darmkliercellen ("Minotische Zellen"). De verteringscellen bevatten talrijke korrels van verschillende grootte, meestal donkergekleurd (cyanofiel). Deze cellen zijn over de gehele darm van dezelfde bouw en zijn doorgaans minder hoog in het suprafaryngaal deel en ter hoogte van het copulatieorgaan (beperkte ruimte). De darmkliercellen liggen verspreid tussen de verteringscellen en zijn voorzien van dicht op elkaar gestapelde grote eosinofiele secretiegranula (fig. K pl. 76).

De darm kan onderbroken zijn door een transversaal septum met centraal diafragma, een eind achter de farynx gelegen en onafhankelijk ervan. Dit postfaryngaal septum is wijd verspreid binnen de Monocelididae en de Archimonocelididae en is soms op levend materiaal waar te nemen (o.a. bij *Archimonocelis hasanuddin*, *Duplominona canariensis bermudensis*, *Archilina vanderlandi*, *Minona indonesiana*). Op coupemateriaal is het septum moeilijk terug te vinden (fig. E-F pl. 61, fig. A pl. 77), waardoor deze structuur vaak over het hoofd wordt gezien indien geen informatie ter beschikking is van levende exemplaren. Het septum wordt gevormd door het parenchym en fijne spiertjes die in verbinding staan met de lichaamsspieren (Tajika 1981; Karling 1966c). Deze spiertjes zijn moeilijk te observeren (cfr. *Archimonocelis mediterranea*).

Dit septum is aanwezig bij de meeste *Archimonocelis*-soorten. Karling (1966c) brengt de aanwezigheid ervan in verband met de anale porus en beschouwt het geheel als een ontlastingsapparaat : "defecation apparatus" (zie de discussie bij het genus *Archimonocelis*). Gelijkaardige structuren zijn ook aanwezig in het genus *Ezona* (Coelognoporidae) en de genera *Myozona* en *Myozonaria* (Macrostomida) en worden ook hier in verband gebracht met de spijsvertering (Marcus 1951; Ax 1956c; Rieger 1971). Rieger (1986) ziet deze structuren als een relict van de ongeslachtelijke voortplanting door paratomie. Voorlopig wensen wij ons niet uit te laten over de

homologie van deze structuur en geven er op dit ogenblik geen fylogenetische betekenis aan.

Een anale porus is binnen de door ons onderzochte families enkel aanwezig in het genus *Archimonocelis* (zie de genusdiscussie). Ze wordt aanzien als een functionele anus en is ook gekend voor enkele andere taxa met grote lichaamslengte (*Haplopharynx*, *Tabaota* en *Polystyliphora* : Karling 1965, 1966c; Marcus 1950; Ax & Ax 1974) of groot lichaamsvolume (Polycladida, Digenea : Hyman 1951; Ehlers 1985a). De aanwezigheid van een anus wordt aanzien als een secundair kenmerk dat in de verschillende taxa afzonderlijk is ontstaan door parallelle evolutie (Ehlers 1985a).

Een kopdarm wordt aangetroffen bij de Archimonocelididae en binnen enkele Monocelididae genera o.a. *Boreocelis*, *Mesoda* en *Monocelopsis*. Deze bestaat uit grote cellen met weinig of niet gekleurd cytoplasma en grote ovale kern. Deze cellen liggen rostraal van de gastrodermis, verlopen over de hersenen en reiken tot aan de statocyst of verder en kunnen dan het hele vooreinde opvullen (fig. I pl. 76). Ze zijn duidelijk te onderscheiden van de parenchymcellen en van de gastrodermiscellen. Ax (1957, 1966a, 1966b) en Ax & Ax (1969) stellen dat deze cellen afkomstig zijn van het entoderm en zij omschrijven dit weefsel als een "chordoides Gewebe" dat een belangrijke rol speelt als "stootkussen" bij het voortbewegen in de interstitiële ruimten. Dit weefsel kan ook aanwezig zijn achter de darm ("Schwanzdarm") zoals bij *Boreocelis*-soorten, *Mesoda gabriellae* en *Monocelopsis septentrionalis* (fig. J pl. 76). Hier draagt het bij aan de vorming van het verlengde spitse achtereinde (staart). De kopdarm is wijd verspreid binnen de Seriata en kan beschouwd worden als een autapomorfie voor de Seriata. De afwezigheid binnen de meeste Monocelididae taxa is het gevolg van secundaire reductie die waarschijnlijk meermaals heeft plaatsgehad. Deze beperkte aanwezigheid binnen de Monocelididae kan ook verklaard worden door een embryonale onderdrukking van dit kenmerk (autapomorfie voor de Monocelididae) waarbij in een aantal gevallen deze onderdrukking is weggevallen en waardoor het kenmerk secundair toch tot expressie komt (autapomorfie). Potentieel is dit kenmerk steeds aanwezig gebleven en alleen daar waar er functionele voordelen zijn is het tot expressie gekomen.

2.7. Voortplantingsstelsel

2.7.1. Mannelijk voortplantingsstelsel

2.7.1.1. Testes en vasa deferentia

Bij de beide onderzochte families zijn de testes follikulair aangelegd en ventraal gelegen. Zij kunnen aanwezig zijn vanaf het begin van de darm tot vóór de farynx. Binnen de Monocelididae varieert het aantal testes van zes (*Duplominona sulawesiensis*) tot meer dan 100 (o.a. bij *Monocelis lineata*). Bij de Archimonocelididae is deze variatie van dezelfde orde van grootte : 10 testes bij *Archimonocelis hasanuddin* en meer dan 60 bij *A. exachroma*. De testes kunnen perfect parig gerangschikt zijn in twee rijen, alterneren of in één enkele mediane rij gelegen zijn (fig A pl. 18; fig. B pl. 41; fig. A pl. 61). Aantal en ligging kan sterk verschillen bij nauw verwante soorten en fylogenetische conclusies kunnen hieruit niet getrokken worden. De testes zijn omgeven door een tunica propria die op coupepreparaten zeer dun is en soms moeilijk te observeren. Deze tunica bestaat uit een afgeplat epitheel met intra-epitheliale kernen (E.M. observaties Schockaert pers. med.). De spermatogenese voltrekt zich volledig in de testes en de verschillende fasen zijn op coupemateriaal waar te nemen. De spermatozoiden zijn biflagelair met een axonema van het 9+1 type (autopomorfie voor de Trepaxonemata Ehlers 1984, 1985a). Uit onze lichtmicroscopische observaties van levende spermatozoiden blijken geen verschillen aanwezig te zijn bij de verschillende taxa (zie o.a. fig. E-G pl. 54).

De vasa deferentia zijn doorgaans niet of moeilijk waar te nemen en alleen in geval van aanwezigheid van spermatozoiden zijn ze met zekerheid aantoonbaar. De wand is zeer dun, niet gespierd en het lumen is niet gecilieerd. De tunica propria vormt ventraal van de testes een kleine vas efferens die uitmondt in de vas deferens. Voor een aantal soorten is hiervan de parigheid over de gehele lengte aangetoond. Er kan niet worden bevestigd of er voor de soorten waarbij de testes mediaan gelegen zijn in één rij er slechts één vas deferens is tot aan de farynx en dan later splitst in twee, zoals bij de Coelogynoporidae.

2.7.1.2. Copulatieorgaan

Aangezien het copulatieorgaan uitvoerig behandeld wordt in de soortbeschrijvingen zullen we ons hier beperken tot de algemene interpretaties in functie van ons fylogenetisch systeem. Plaat 80 en 81 geven schematisch de verschillende copulatieorganen weer zoals we die hebben aangetroffen in beide onderzochte families. Elektronenmicroscopische gegevens zijn te vinden bij E. Martens (1985, 1986)

2.7.1.2.1. Monocelididae

Bij de Monocelididae kunnen voor het copulatieorgaan twee verschillende hoofdtypes onderscheiden worden nl. het simplex- en het duplex-type. (Voor meer bijzonderheden betreffende deze onderverdeling zie Karling 1956, 1980.)

Bij het simplex-type bestaat het copulatieorgaan uit een enkelvoudig gespierde bulbus waarvan het proximaal gedeelte gedifferentieerd is tot vesicula seminalis. Distaal hiervan is er een weinig ontwikkeld vesicula granulorum of prostaatblaas. Deze blijft meestal beperkt tot een secretorisch epitheel dat bestaat uit de celnekken van de prostaatklieren waarvan de cellichamen doorgaans buiten de bulbus gelegen zijn. Het meest distale deel van de bulbus is gedifferentieerd tot een omstulpbare penis of een permanent gespierde penispapil die eventueel vervangen is door een stilet hetgeen homoloog is met de penis (E. Martens, 1985). Een stilet wordt o.a. aangetroffen bij *Monocelis fusca*, *M. longistyla*, *M. nitida* en *Minona bistylifera*.

Bij het duplex-type is de bulbus door een tweede spiermantel omgeven, die onafhankelijk kan werken van de eerste. Beide staan distaal in verbinding met elkaar waardoor het distale deel van de ductus ejaculatorius een grotere mobiliteit heeft en een uitstulpbare cirrus vormt, die meestal bezet is met stekels. De cirrus wordt uitgestulpt doordat de uitwendige spieren samentrekken waardoor de inwendige spieren naar buiten worden getrokken. Ter hoogte van de cirrus bevindt er zich tussen de beide spierlagen parenchym en/of intercellulaire vloeistof (Karling 1956, 1963). Deze vloeistof vormt samen met de spiermantel één functioneel systeem (hydrostatisch skelet) (fig. A-A' pl. 80). Het mechanisme van uitstulping is hier totaal verschillend in vergelijking met de omstulpbare penis van het simplex-type (zie fig. B-B' pl.80). Binnen het duplex-type kan de

vesicula granulorum eveneens beperkt zijn tot het meest distale deel van de vesicula seminalis, doch kan er ook van gescheiden zijn (zie later). Talrijke variaties zijn mogelijk binnen het duplex-type. Deze worden later besproken.

Karling (1956 p. 191, 1980 p. 262) suggereert een evolutie van het simplex-type naar het duplex-type door het ontstaan van een bijkomende spierlaag. Het lijkt ons niet evident dat deze evolutietrend telkens binnen alle Platyhelminthes taxa met beide systemen opnieuw is ontstaan. Vele taxa hebben zelfs geen simplex-type. Binnen de Monocelididae is het mogelijk dat het simplex-type afgeleid is van het duplex-type doordat beide spierlagen zich met elkaar zijn gaan verenigen en één enkele dikke mantel vormen bestaande uit talrijke lagen. Deze hypothese kan verklaren waarom de bulbus van het simplex-type dikker is en uit meerdere lagen bestaat dan deze van het duplex-type.

"Outgroup comparison" leidt trouwens tot dezelfde conclusie. Het duplex-type kent doorheen de Platyhelminthes een grotere verspreiding dan het simplex-type en in verschillende taxa is er uitsluitend een duplex-type aanwezig.

Copulatieorganen van beide types zijn aanwezig binnen de Minoninae, terwijl binnen de Monocelidinae uitsluitend het simplex-type aanwezig is. Bij de Boreocelidinae, Promonotinae en Archiloinae vindt men uitsluitend het duplex-type. Door "ingroup comparison" binnen de Monocelididae blijkt aldus het duplex-type de plesiomorfe conditie te zijn; een extra argument voor de algemene plesiomorfe conditie van het duplex-type.

In het door ons voorgestelde fylogenetisch systeem moet het simplex-type ten minste tweemaal ontstaan zijn binnen de Monocelididae. Een copulatieorgaan van het simplex-type is voor de subfamilie Monocelidinae een apomorfie, congruent met onze karyologische gegevens. Binnen de Minoninae is een copulatieorgaan van het simplex-type bij vier van de zeven Minoninae-genera aanwezig nl. *Minona*, *Peraclistus*, *Ectocotylo* en *Premimona*. Het is niet mogelijk te hypothetiseren dat dit een synapomorfie voor deze vier genera is. Binnen de subfamilie zou de reductie van het duplex- naar het simplex-type meermaals kunnen gebeurd zijn. Dit kenmerk is namelijk binnen de subfamilie een "conflicting character" ten opzichte van andere kenmerken (zie discussie van de subfamilie Minoninae in deel 1).

Binnen de Monocelididae (met uitzondering van de Boreocelidinae) maar ook bij de andere Seriata liggen de vesicula seminalis en vesicula granulorum in elkaars verlengde (conjuncta-type : Karling 1956) de plesiomorfe conditie. Bij de Boreocelidinae zijn binnen de bulbus de vesicula seminalis en vesicula granulorum van elkaar gescheiden en liggen beide niet in elkaars verlengde, maar zijn naast elkaar gelegen en monden elk afzonderlijk in de ductus ejaculatorius die een penispapil vormt al dan niet voorzien van een stilet (zie genus discussie). Het copulatieorgaan van de Boreocelidinae is aldus van het divisa-type (zie Karling 1956) : een apomorfie voor de Boreocelididae. Het is afgeleid van het conjuncta-type doordat de prostaatklieuren unilateraal zijn uitgezakt en een aparte prostaatblaas vormen (fig. C-C' pl. 80).

De algemene bouw van het copulatieorgaan bij de Monocelididae, zoals hierboven geschetst, is duidelijk verschillend van deze van de zustergroep : de Paramonocelida en van de nauw verwante (in tweede graad : Ax 1984; Sopott-Ehlers 1985) Tricladida en Botrioplanidae. Deze algemene bouw is een autapomorfie voor de Monocelididae (het Monocelididae-type) (zie fig A-A' pl. 80).

Bij zowel het copulatieorgaan van het simplex-type en in deze van het duplex-type bij de Minoninae, Promonotinae en in de genera *Mesoda*, *Archilina*, *Monocelopsis* is de vesicula granulorum beperkt tot het distaal deel van de vesicula seminalis en het proximaal deel van de ductus ejaculatorius. De prostaat vormt geen echte blaas en is ten hoogste door een dun gespierd septum afgezonderd van de vesicula seminalis. Deze conditie is plesiomorf binnen de Monocelididae ("ingroup comparison").

In de genera *Inaloea* en *Archiloea* zijn de in- en uitwendige spierlaag bijna over de hele bulbus van elkaar gescheiden. De cirrus is zeer lang en ligt al dan niet opgerold. De vesicula granulorum en de vesicula seminalis vormen twee aparte blazen die door de inwendige spierlaag volledig omgeven worden en van elkaar gescheiden zijn door een gespierd diafragma (fig. F. pl. 44, fig G-I' pl. 80). De extreme scheiding van de uit- en inwendige spierlaag, de zeer lange cirrus en het opsplitsen van de vesicula seminalis en vesicula granulorum zijn synapomorfieën voor de genera *Inaloea* en *Archiloea*.

In het genus *Archiloea* bezitten de drie soorten een accessorische cirrus die te beschouwen is als een divertikel van het mannelijk atrium voorzien met

stekels (pl. 44-45; fig. H pl.80) Deze accessorische cirrus is een autapomorfie voor het genus *Archiloa*.

In het genus *Archilopsis* zijn de vesicula seminalis en vesicula granulorum eveneens van elkaar gescheiden door een gespierd septum. De vesicula granulorum vormt echter geen aparte sferische blaas zoals bij *Archiloa* en *Inaloa*. De celnekken van de prostaatklieren monden niet rechtstreeks uit in het mannelijk kanaal (ductus ejaculatorius) maar verenigen links en rechts van de ductus ejaculatorius tot twee aparte kanaaltjes : de prostaatkanalen, die op hun beurt openen in de ductus ejaculatorius (fig. I-I' pl. 80). De aanwezigheid van deze prostaatkanalen is uniek en dus een autapomorfie voor het genus *Archilopsis*.

Bij verschillende soorten uit verschillende genera (*Duplominona*, *Duploperaclistus*, *Archilina* en *Archilopsis*) wordt een stilet in de cirrus waargenomen. In al de onderzochte soorten bestond het stilet steeds uit een invaginatie van de ductus ejaculatorius in de cirrus waarbij de buitenrand van dit geïnvagineerd gedeelte verhard is (zie later). De graad van verharding maakt het stilet al dan niet goed zichtbaar (zie o.a. de bespreking van het genus *Archilopsis*). Binnen de verschillende taxa is dit stilet afzonderlijk ontstaan (parallele evolutie) en kan zelfs binnen één enkel taxon meermaals ontstaan zijn (zie de discussie van het genus *Duplominona*).

2.7.1.2.2. Archimonocelididae

In *Archimonocelis* en *Meidiama* wordt een copulatieorgaan aangetroffen zoals dat ook bij sommige Coelogynoporidae en bij de Otoplanidae voorkomt. Het bestaat uit van elkaar gescheiden vesicula(e) seminalis(es) en vesicula granulorum (prostaatblaas). Ze zijn niet omgeven door een gemeenschappelijke spiermantel zoals in het Monocelididae-type. De ductus ejaculatorius eindigt in een stilet dat in het mannelijk atrium gelegen is en omgeven wordt door verschillende stekels. Door "ingroup comparison" blijkt dit de plesiomorfe situatie te zijn voor de Paramonocelida. Het stilet kan in verschillende taxa secundair verdwenen zijn. De afwezigheid is een synapomorfie voor de genera *Asilomaria* en *Calviria* : de Calvirinae subfam.n. Ook de stekels kunnen secundair afwezig zijn : een autapomorfie voor *Asilomaria*, voor sommige *Archimonocelis*-soorten en voor de Unguiphora.

2.7.1.3. Accessorisch glandulair orgaan of prostatoid

Binnen de Monocelididae zijn er verschillende genera met een accessorisch orgaan. Dit accessorisch orgaan is bij de genera *Minona*, *Duplominona*, *Duploperaclistus*, *Pseudominona*, *Preminona*, *Peraclistus* en *Ectocotyta* van gelijke bouw (Karling 1978; E. Martens 1985) en is een synapomorfie voor deze genera : de Minoninae Karling, 1978. Het orgaan bestaat uit een gespierde bulbus waarin de celnekken van de klieren gelegen zijn en opent naar buiten via een stilet : het accessorisch stilet. De ligging van dit accessorisch glandulair orgaan kan verschillend zijn en wordt o.a. gebruikt ter onderscheiding van de genera (zie de bespreking van de subfamilie Minoninae).

Accessorische organen van een ander type werden aangetroffen bij *Pseudomonocelis cavernicola* (zonder secreet en zonder stilet) (fig. C pl. 6; fig. A pl. 7) en *Monocelis isabella* (zonder stilet) (fig. B pl. 4). Deze accessorische organen verschillen in bouw en samenstelling van elkaar en van dit van de Minoninae en worden daardoor niet als homoloog beschouwd (zie bespreking van het genus *Pseudomonocelis*).

Bij een aantal *Archimonocelis*-soorten, *Asilomaria* en *Calviria* is ook een accessorisch glandulair orgaan aanwezig (prostatoid). Dit orgaan is oorspronkelijk geassocieerd met het mannelijk stelsel en is volledig verschillend van de accessorische structuren bij de Monocelididae. Het bestaat uit een aantal kliercellen waarvan de celnekken verenigd zijn in een gespierde bulbus. Deze bulbus staat in verbinding met het mannelijk atrium en is waarschijnlijk ontstaan door een uitstulping van dat atrium. Rond het accessorisch glandulair orgaan kunnen afzonderlijke stekels gelegen zijn. Dit accessorisch glandulair orgaan is een autapomorfie voor de Archimonocelididae en kan secundair verdwenen zijn o.a. bij *Meidiama* en enkele *Archimonocelis*-soorten (een (syn)apomorfie voor deze taxa; zie de discussie bij de familie Archimonocelididae). Binnen de Calviriinae is de ligging van het accessorisch glandulair orgaan verschillend; bij *Asilomaria* is het verbonden met het mannelijk atrium; in *Calviria* is het gescheiden van het mannelijk atrium : een apomorfie voor het genus *Calviria*.

2.7.2.4. Harde structuren

E. Martens (1984, 1985 en 1986) heeft bijzondere aandacht geschonken aan de ontogenie en fylogenie van de harde structuren binnen de Proseriata. Zij

besluit dat plesiomorf voor de Proseriata de harde structuren intracellulaire differentiaties zijn (zie ook Brüggemann 1985). Daarentegen zijn zowel de stekels, het stilet als het accessorisch stilet bij de Monocelididae basale lamina differentiaties. Zij beschouwt de basale lamina-structuren als een autapomorfie voor de Monocelididae en vermeldt dat subepitheliale copulatiestructuren niet aanwezig zijn bij andere Turbellaria (E. Martens 1985 p. 75).

Dit betekent dat de stamsort van de Monocelididae drager is geweest van subepitheliale harde structuren en dat de harde structuren bij de verschillende Monocelididae species homoloog zijn.

Welke harde structuur is een synapomorfie voor de Monocelididae? Noch het accessorisch stilet noch het stilet komen hiervoor in aanmerking omdat beide structuren secundair ontstaan zijn binnen de familie. Er resten enkel nog de cirrusstekels. Deze kunnen binnen de Monocelididae homoloog zijn maar of het de plesiomorfe conditie is binnen de Monocelididae is twijfelachtig. Een cirrus met stekels is afwezig bij de Boreocelidinae en de Monocelidinae maar is wel aanwezig bij de Promonotinae, Minoninae en Archiloinae. Aangezien binnen de Seriata geen enkel ander taxon voorzien is van een cirrus met stekels van basale lamina oorsprong wordt de combinatie van beide kenmerken als een apomorfie beschouwd voor de Promonotinae, de Minoninae en de Archiloinae. Uit dit alles kan besloten worden dat het copulatieorgaan van de stamsort van de Monocelididae mogelijks geen harde structuren had m.a.w. een duplexorgaan met omstulpbare ductus ejaculatorius (cirrus) zonder stekels (zie fig. A-A' pl. 80).

Binnen de zustergroep van de Proseriata en namelijk bij de mariene Tricladida zijn er soorten met een stilet o.a. uit het genus *Cercyra* en *Cerbussowia*. Meixner (1928 p. 604-605) beschrijft dit stilet waaruit blijkt dat het duidelijk gaat om subepitheliale structuren m.a.w. om basale lamina differentiaties. Dit gegeven werd door E. Martens over het hoofd gezien. Het betekent echter niet dat deze structuur homoloog is met deze van de Monocelididae. Wel kan gesteld worden dat basale lamina differentiaties aanwezig kunnen zijn in copulatieorganen buiten de Proseriata. Basale lamina differentiaties zijn ook aanwezig in de proboscis (Doe 1976; Rieger & Doe 1975). Hierbij komt nog dat het niet steeds duidelijk is of men al dan niet te doen heeft met een harde structuur. Omdat basale lamina differentiaties een verdikking zijn van de basale lamina die alle mogelijke gradaties kan aannemen.

Uit bovenstaande blijkt dat de potentiële mogelijkheid om basale lamina differentiaties te krijgen mogelijks algemeen is en geen synapomorfie is voor de Monocelididae-soorten. Het optreden ervan is o.a. het resultaat van fysische interacties, dikwijls aanwezig op sterk gespierde plaatsen. Indien intracellulaire harde structuren aanwezig zijn is deze basale lamina differentiatie niet meer noodzakelijk; hetgeen meestal het geval is voor het copulatieorgaan. De afwezigheid van intracellulair harde structuren bij de Monocelididae kan de noodzaak aan basale lamina differentiaties verklaren. Het is daarom beter de afwezigheid van intracellulaire harde structuren als een apomorfie te beschouwen voor de Monocelididae i.p.v. de basale lamina differentiatie. Deze afwezigheid is parallel in verschillende andere taxa aanwezig o.a. bij de Tricladida.

2.7.2. Vrouwelijk voortplantingsstelsel

2.7.2.1. Ovaria en vitellaria

Zoals bij de andere Seriata taxa zijn de vitellaria follikulair in de beide door ons onderzochte families. De talrijke follikels liggen geordend in twee laterale rijen. Iedere follikel bestaat uit verschillende vitellocyten volgepropt met eosinofiele dooiergranulae. De follikels zijn omgeven door een tunica propria waarin afgeplatte kernen aanwezig zijn. Deze tunica propria staat in verbinding met de vitelloduct. De vitelloducten zijn parig en verlopen ventraal tot medio-ventraal van de follikels. De vitelloducten zijn doorgaans moeilijk te herkennen. Het zijn niet-gespierde kanaaltjes met een epitheel met intracellulaire kernen. De vitelloducten staan in de omgeving van de ovaria in verbinding met de oviducten (zie later).

De vitellaria strekken zich doorgaans uit vanaf het voorste deel van de darm (dus naast de testes) tot aan het copulatieorgaan. Het aantal follikels (meestal meer dan 10 tot 20 paar) is in verhouding met de lichaamslengte. Deze sterk uitgestrekte vitellaria met talrijke follikels zijn niet alleen aanwezig binnen de beide door ons onderzochte families maar ook bij de Coelogynoporidae en verschillende Otoplanidae : plesiomorfe conditie binnen de Proseriata. Bij een aantal soorten zijn geen follikels aanwezig langsheen de farynx (secundaire reductie). Een uiterst gering aantal follikels, nl. vier paar, alle gelegen achter de testes en waarbij

slechts één paar voor de farynx ligt en de andere erachter, wordt aangetroffen in het genus *Monocelopsis* : een autapomorfie voor het genus.

Alle soorten uit beide families hebben slechts één paar ovaria. Deze zijn bij de meeste Monocelididae, de Calviriinae, maar ook bij de Coelogynoporidae en een aantal Otoplanidae gelegen aan de basis van de farynx **tussen** de vitellaria : de plesiomorfe conditie bij de Proseriata. In de subfamilie Archimonocelidinae liggen de ovaria **steeds vóór** de vitellaria; dit kan aan de basis van de farynx zijn zoals bij *Meidiama lutheri* en *Archimonocelis itoi* of zoals bij de meeste *Archimonocelis*-soorten vooraan, achter de hersenen. De ligging van de ovaria **vóór** de vitellaria is een apomorfie voor de Archimonocelididae.

In de genera *Pseudomonocelis* (Monocelidinae), *Pseudominona* en *Ectocotyla* (beide Minoninae) liggen de ovaria achter de farynx. In het genus *Pseudomonocelis* en *Pseudominona* is het duidelijk dat de ovaria naar achter gemigreerd zijn en liggen in de omgeving van de bursa en zijn de parige oviducten zeer kort. Doordat beide genera op basis van andere kenmerken behoren tot twee verschillende monofyletische taxa is de postfaryngale ligging van de ovaria in beide genera een parallellisme en is ze een autapomorfie voor zowel *Pseudomonocelis* als voor *Pseudominona*. In *Ectocotyla* is er een duidelijke migratie van de farynx. Deze is gelegen achter de hersenen aan het begin van de darm en ligt voor de gonaden. De ovaria liggen ver voor het copulatieorgaan en de parige oviducten zijn lang. In het genus *Ectocotyla* is het dus niet de migratie van de gonaden maar wel deze van de farynx die beschouwd moet worden als de apomorfie.

Zoals bij de andere Seriata (Tajika 1982a; Ax 1956b) zijn de ovaria omgeven door een tunica propria die zich verderzet in de oviducten. Aan de overgang ovaria en oviducten vormt het proximaal deel van de oviducten meestal een verbrede ruimte, receptaculum seminis, waarin spermatozöiden aanwezig kunnen zijn. De bevruchting gebeurt in de ovaria (Sopott-Ehlers 1986).

2.7.2.2. Vrouwelijk genitaal kanaal en vrouwelijke porus

Zowel bij de Monocelididae, de Archimonocelididae als bij de Unguiphora versmelten steeds beide oviducten (germovitelloducten) tot een gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal dat uitmondt in een aparte genitale porus, de vrouwelijke porus, die gelegen is achter de mannelijke porus.

Een korte, gemeenschappelijke oviduct is ook doorgaans aanwezig bij de Tricladida, de Coelogynoporidae en de Otoplanidae. In deze taxa mondt echter dit kanaal caudaal uit in het gemeenschappelijk genitaal atrium.

Binnen de Platyhelminthes is de aanwezigheid van gescheiden genitale poriën of van een gemeenschappelijke genitale porus zo sterk verspreid dat het op basis van "outgroup comparison" onmogelijk is te achterhalen welke de plesiomorfe conditie is. Zie onder andere de controversie Ax (1963b) en Karling (1974a) omtrent de gonopori bij de archetype reconstructie. Ehlers (1985a, 1985b) bespreekt dit onderwerp niet.

In het door ons voorgesteld fylogenetisch systeem is de digonoporie binnen de Seriata secundair ten minste tweemaal ontstaan (bij de Monocelididae en bij de Archimonocelididae + Unguiphora) of is de monoporie secundair ten minste tweemaal ontstaan (bij de Tricladida en bij de Otoplanidae + Coelogynoporidae). Vermits de vrouwelijke porus bij de Monocelididae en de Archimonocelididae identiek is (zowel de morfologie als de ligging) kunnen we deze als homoloog beschouwen : een argument voor plesiomorfe conditie. De aanwezigheid van één enkele genitale porus bij de Paramonocelidida, Otoplanidae en Coelogynoporidae zou dan een synapomorfie zijn.

Binnen de Monocelididae, met uitzondering van Boreocelidinae, monden de vitelloducten uit in het proximaal deel van de oviducten (fig. C pl. 79)) een toestand die wordt teruggevonden bij de Coelogynoporidae (Tajika 1982a) en bij sommige Otoplanidae. Bij de Archimonocelididae (fig. A pl. 79), waarschijnlijk ook bij de Boreocelidinae (fig. B pl. 79) maar zeker bij de Tricladida, de Unguiphora en sommige Otoplanidae (Meixner 1938a; Tajika 1982a, 1982c; Ax 1956b) zijn vitellaria en ovaria aangesloten op hetzelfde kanaal. Door de verspreiding van deze kenmerken is het onmogelijk de plesiomorfe conditie voor de Proseriata te achterhalen.

Een lang gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal ontstaan door versmelten van beide oviducten achter de farynx wordt aangetroffen in alle subfamilies van de Monocelididae (plesiomorfe situatie binnen de familie) en bij de Archimonocelidinae. Binnen de Minoninae is het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal kort bij de genera *Peraclistus* en *Ectocotyla* een synapomorfie voor beide genera. Of een lang gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal ook de plesiomorfe conditie is voor de Proseriata wordt later besproken.

Binnen de Paramonocelida en Tricladida zijn de oviducten en het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal doorgaans weinig gespierd en voorzien van een gecilieerd epitheel met intra-epitheliale kernen. Dit is de plesiomorfe conditie voor de Seriata.

Binnen de Monocelididae zijn de oviducten indien waarneembaar doorgaans gecilieerd doch dit kenmerk is niet steeds even duidelijk. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal vertoont bij de Boreocelidinae een heel bijzondere bouw en is alleen postvaginaal gecilieerd. Prevaginaal is dit gemeenschappelijk kanaal sterk gespierd, voorzien van een bursa met gespierd bursamondstuk. Deze aparte bouw van het vrouwelijk kanaal is een apomorfie voor de Boreocelidinae en wordt hier niet meer in detail besproken (zie de bespreking bij de subfamilie Boreocelidinae). Voor de andere subfamilies - Monocelidinae, Minoninae, Archiloinae en Promonotinae - is meestal het vrouwelijk kanaal bezet met een niet-gecilieerd epitheel met intra-epitheliale kernen en vertoont prepeniaal een vacuolaire structuur : bursa. Deze modificatie van het prepeniaal gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal tot een bursa van het resorberend type is een synapomorfie voor de Monocelidinae, Minoninae, Promonotinae en de Archiloinae. Binnen deze subfamilies kan secundair bij sommige soorten een deel van het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal opnieuw gecilieerd zijn of kan het epitheel slechts zwak vacuolair zijn (observatie bij adulte specimen).

3.7.2.3. Vagina en bursa

Karling (1966a) beschouwt de vagina als weinig bruikbaar voor de systematiek in tegenstelling met Ball & Hay (1977). Hij twijfelt aan de homologie van deze structuur en volgens hem is de structuur niet steeds permanent. Uit onze observatie blijkt dat de vagina, indien aanwezig, bij een soort steeds wordt teruggevonden bij alle volwassen exemplaren van die soort. Het is echter vaak moeilijk om de vagina te observeren bij levend materiaal.

Bij de Monocelididae is een prepeniale vagina aanwezig bij vertegenwoordigers uit alle subfamilies behalve de Promonotinae. In overeenstemming met ons fylogenetisch systeem is de aanwezigheid van de vagina plesiomorf voor de Monocelididae. Bij de Archimonocelididae, o.a. bij verschillende soorten uit het genus *Archimonocelis* is er ook een

prepeniale vagina terug te vinden. In beide families kan de vagina bestaan uit een eenvoudige verbinding van het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal met de buitenwereld. Deze vagina is weinig gespierd en niet voorzien van een secretorisch epitheel. De ligging en de bouw is voor beide families dezelfde waardoor deze vagina als homoloog kan beschouwd worden en plesiomorf zou zijn voor de Proseriata. Dit betekent dat secundair de bouw van de vagina gewijzigd is in verschillende taxa of dat de vagina dikwijls gereduceerd is.

Bij de Monocelididae kan de vagina in het mannelijk atrium uitmonden, de interne vagina, of kan de vagina uitwendig uitmonden, de externe vagina. Door "outgroup comparison" met de Archimonocelidinae blijkt dat de externe vagina de plesiomorfe conditie is.

Het is evident dat de aanwezigheid van een prepeniale vagina gekorreleerd is met de aanwezigheid van een lang gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. Bovenvermelde homologie van de vagina impliceert dan ook een homologie van het lange gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal (m.a.w. plesiomorf voor de Proseriata). We zijn er ons van bewust dat "outgroup comparison" ook kan leiden tot het besluit dat de afwezigheid van de vagina en een kort gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal plesiomorf zijn voor de Proseriata. Deze kenmerken worden dan ook niet opgenomen in ons systeem.

Binnen de Monocelididae is de vagina o.a. afwezig bij verschillende *Monocelis*- en *Minona*-soorten (zie tab. 2 en 3 app 1). Op basis van andere kenmerken behoren deze soorten tot hun respectievelijke genera, zelfs subfamilie, zodat de afwezigheid van de vagina hier een parallellisme is. Binnen de Promonotinae zijn alle soorten zonder vagina. Op basis van hun andere kenmerken kunnen deze soorten niet ondergebracht worden binnen de andere subfamilies en is de afwezigheid van de vagina hier een autapomorfie voor de Promonotinae.

Binnen de Monocelidinae is de vagina ofwel dicht bij de farynx gelegen nl. op de plaats waar beide oviducten met elkaar versmelten (afstand $a < b$ waarbij a de afstand tussen de farynx en de vagina is en b deze tussen de vagina en het copulatieorgaan; zie tab. 2 app. 1), of is deze verbonden met het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal en dicht bij het copulatieorgaan gelegen (afstand $a > b$). In al de andere subfamilies is de vagina dicht bij het copulatieorgaan gelegen en aangesloten op het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. De migratie van de vagina naar voor toe is binnen het

genus *Monocelis* secundair ontstaan of het een synapomorfie is voor de betreffende soorten kan in vraag gesteld worden (zie o.a. bespreking van het genus *Monocelis*).

Binnen de Minoninae ligt de vagina in de genera *Duploperaclistus* en *Peraclistus* postpeniaal. De morfologie van de vagina in beide genera is sterk verschillend waardoor deze postpeniale ligging als een parallellisme wordt beschouwd. In *Peraclistus* is de vagina eenvoudig en weinig gespierd en is de postpeniale ligging waarschijnlijk gekorreleerd met het korte gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal. In *Duploperaclistus* is de vagina sterk gespierd, bezet met een gecilieerd epitheel en vormt een grote sferische bursa. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal is hier niet gereduceerd.

Binnen de Archiloinae is de vagina, steeds prepeniaal, sterk gespierd en geassocieerd met een secretorisch epitheel en een bursa : de vaginale bursa (zie later). Deze complexere toestand t.o.v. de andere Monocelididae is een synapomorfie voor de Archiloinae. Bij verschillende genera is dit basisbouwplan secundair gewijzigd. De bespreking hiervan gebeurt later gezien deze structuren geassocieerd zijn met een bursa. Voor een schematische voorstelling per genus zie pl.82.

Binnen de Monocelididae zijn verschillende structuren aangesloten op het vrouwelijk kanaal die de naam bursa krijgen. Bij de door ons onderzochte soorten kunnen drie verschillende bursale structuren worden teruggevonden : de prepeniale verbreding van het vrouwelijk kanaal met epitheel van het resorberend type, de verbredingen ter hoogte van de vagina met secretorisch epitheel (vaginale bursa) en het postpeniaal genito-intestinaal systeem.

Bij de Tricladida en bij de verschillende proseriaten families is een postpeniale structuur terug te vinden, telkens met de grootste verscheidenheid. Over de ontogenie met inbegrip van de homologie en fysiologie van deze structuren zie o.a. Ax 1956a; Bresslau 1928-33; Hyman 1951; Karling 1964; Reisinger 1926, 1929; Remane 1951; Steinböck 1924; en Tajika 1982a. Door de grote verscheidenheid, zowel morfologisch als wat de ligging en grootte betreft, blijft het nog steeds een open discussie of deze structuren homoloog zijn en zo ja welke de plesiomorfe conditie is.

De postpeniale structuren door ons waargenomen bij de Monocelididae en de Archimonocelididae kunnen bestaan uit een directe verbinding van het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal met de darm : het genito-intestinaal

kanaal (o.a. *Sabazius brattströmi*, *Paramonotus hamatus*, *Archimonocelis oostendensis*) of een buisvormige structuur met daaraan een blaasvormige bursa omgeven door een resorberend epitheel al dan niet in verbinding met het gastrodermis (zoals in het genus *Archilopsis*). Doch de bursa kan ook beperkt zijn tot een geringe verbreding van het vrouwelijk kanaal (o.a. bij de genera *Mesoda* en *Monocelopsis*). Doordat er meestal geen rechtstreekse verbinding is met het darmlumen maar wel een onrechtstreekse verbinding met de gastrodermis, hebben we deze structuren aangeduid als genito-intestinaal systeem i.p.v. genito-intestinaal kanaal. De variabiliteit (reductie ?) van deze bursa zoals wij die hebben waargenomen voor de Monocelididae en de Archimonocelididae is ook vermeld voor de Coelogynoporidae (Tajika 1982), Otoplanidae (Ax 1956a, 1961, 1966a; Karling 1964) en Tricladida (Holmquist & Karling 1972; Ball 1977a, 1977b). Door deze sterke variabiliteit (binnen een familie) is het moeilijk te achterhalen wanneer eenzelfde ontwikkelingsstadium van deze structuur een synapomorfie of een parallellisme is.

Een tweede bursa werd reeds besproken bij het vrouwelijk kanaal. Het is de prepeniale verbreding van het vrouwelijk kanaal waarbij het epitheel sterk vacuolair is, aangesloten ligt tegen de gastrodermis en een resorberende functie heeft : synapomorfie voor de Monocelidinae, Minoninae, Promonotinae en Archiloinae. Deze bursa van het resorberend type kan geassocieerd zijn met de vagina zoals bij sommige *Monocelis*-soorten (zie tab. 2 app. 1) of is prevaginaal gelegen zoals bij de andere Monocelidinae, de meeste Minoninae en Archiloinae. Secundair kan deze bursa zich min of meer gaan afzonderen van het vrouwelijk kanaal zoals o.a. bij *Pseudomonocelis cavernicola* en *Pseudomonocelis pardii* (een synapomorfie voor beide soorten) en in het genus *Archiloa* (een apomorfie voor het genus).

De derde bursa is de vaginale bursa. Binnen de Archiloinae is de vagina sterk gespierd en is ter hoogte van de verbinding met het vrouwelijk kanaal verbreed (vaginale bursa) en voorzien van een secretorisch epitheel : een apomorfie voor de Archiloinae. Binnen de subfamilie is de meest plesiomorfe conditie aanwezig bij de genera *Mesoda*, *Monocelopsis* en bij enkele *Archilina*-soorten o.a. *A. vanderlandi*, *A. brachycirrus*. Binnen het genus *Archilina* is secundair bij enkele soorten deze conditie gewijzigd (zie de genusdiscussie in het eerste deel).

In het genus *Inaloa* is de vagina sterk verlengd en is verbonden met de prepeniale bursa van het resorberend type die beperkt is tot een klein

gebied ter hoogte van de fusie van beide oviducten. Het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal dat zich verderzet naar de vrouwelijke porus vertrekt vanuit de prepeniale bursa van het resorberend type (bij *I. juliae*) of vanuit de vagina (o.a. bij *I. cirrifera* en *I. scalopura*). Ook in het genus *Archiloa* is de vagina sterk verlengd en verbonden met de bursa van het resorberend type die beperkt is tot een sferisch gebied; beide kenmerken zijn synapomorfieën voor de genera *Inaloea* en *Archiloea*. In het genus *Archiloea* komt daarbij dat de bursa geïsoleerd is van het vrouwelijk kanaal : een apomorfie voor het genus (pl. 82).

In het genus *Archilopsis* is de vagina (interne vagina) distaal verbreed : de vaginale bursa. Proximaalwaarts versmalt de vagina en staat door een lang kanaal (vaginaal kanaal) postpeniaal in verbinding met het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal : een apomorfie voor het genus *Archilopsis*. Het is op dit vaginaal kanaal dat de postpeniale bursa (genito-intestinaal systeem) is aangesloten. Hierdoor wordt het moeilijk te achterhalen welk kanaal overeenstemt met het oorspronkelijk vrouwelijk kanaal, het vaginaal kanaal of hetgeen we beschreven hebben als gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal (zie pl. 82)

2.7.2.4. Vrouwelijke klieren en eieren

Naast de klieren aangetroffen ter hoogte van de bursale structuren zijn er nog twee verschillende groepen van klieren waargenomen nl. deze rond de vrouwelijke porus (de vrouwelijke klieren) en de klieren van het type gg₂ achter de vrouwelijke porus gelegen.

Meixner (1928, 1938a) maakt een onderscheid tussen schaalklieren (cfr. klieren van Mehlis) en kitklieren. Deze laatste zijn niet steeds aanwezig. De schaalklieren bij de *Seriata* zijn steeds aanwezig rond het terminaal deel van het vrouwelijk kanaal (gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal) terwijl de kitklieren, indien gescheiden van de eerste, steeds distaal van deze gelegen zijn en dit in het allerlaatste deel van het vrouwelijk kanaal, of in het gemeenschappelijk atrium, of rond of achter de porus. Doordat de schaalklieren en de kitklieren met elkaar kunnen verenigd zijn is het niet steeds duidelijk of er kitklieren aanwezig zijn.

Volgens deze gegevens komen aldus de vrouwelijke klieren overeen met de schaalklieren (al dan niet vermengd met kitklieren) en zijn de klieren van het type gg₂ geïsoleerde kitklieren. Binnen de subfamilies *Minoninae*,

Promonotinae, Boreocelidinae en Archiloinae bezitten soorten uit bijna alle genera achter de vrouwelijke porus deze klieren van het type gg_2 . De afwezigheid van deze klieren bij de Monocelidinae kan beschouwd worden als een apomorfie ("ingroup comparison" binnen de Monocelididae).

Het secreet van de klieren van het type gg_2 is goed te onderscheiden van de vrouwelijke klieren. De secreetgranulae zijn kleiner, dener en doorgaans donkerder gekleurd. De aanwezigheid van deze klieren in het genus *Mesoda* is niet zeker (secundaire reductie?). Bij *Mesoda thelura* zijn deze klieren zeker afwezig, bij *Mesoda gabriellae* is de aanwezigheid niet met zekerheid te achterhalen daar de vrouwelijke klieren tot ver achter de porus reiken. Bij de Boreocelis-soorten zijn deze gg_2 klieren dicht aangesloten bij de vrouwelijke klieren (fig. G pl. 77) en zijn alleen te herkennen na grondige observatie. Bij de meeste andere soorten met gg_2 klieren zijn deze klieren goed te onderscheiden van de vrouwelijke klieren (fig. E-F pl. 77).

Van de schaalklieren is geweten dat deze de schaal niet produceren, dit gebeurt door de vitellocyten. Schaalklieren dragen wel bij in het ontstaan van de schaal.

De aanwezigheid van kleefsubstantie kan enerzijds afgeleid worden uit het kleefvermogen van de eieren en anderzijds met behulp van een eenvoudige eosinekleuring. Giesa (1966) toonde aan dat zuiver schaalmetaal (eikapsel) niet kleurbaar is met eosine, terwijl het kleefmetaal dit wel is. Zo zijn bij *M. fusca* (Giesa 1966) de eitjes omgeven door een niet kleurbare schaal en aan één zijde voorzien van een kleurbare kleefsubstantie. Beide kliertypen zijn aldus aanwezig maar liggen samen rond het terminaal deel van het gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal, waarbij de kleefklieren het meest distaal zijn gelegen en de porus omringen. Later werden door Giesa (1968) en Sopott (1973) nog verschillende eieren en eitypes besproken bij de Proseriata. Onderstaande tabel vermeldt de verschillende Monocelididae waarvan de eieren gekend zijn. Deze aangeduid met een asterisk zijn niet eerder gepubliceerde gegevens afkomstig van Curini-Galletti (pers. med.). Drie verschillende types kunnen onderscheiden worden : eieren met een pedunculus voor de vasthechting, eieren die meestal aan één zijde gedeeltelijk afgeplat zijn en voorzien zijn van een kleefsubstantie en niet-klevende eieren.

Soort	niet-kl.	klevend	met pedunculus	gg ₂ klieren
<i>Monocelis fusca</i>		X		-
<i>Monocelis lineata</i>		X		-
<i>Monocelis isabella</i> *		X		-
<i>Monocelis sp.*</i>		X		-
<i>Pseudomonocelis ophiocephala</i> *		X		-
<i>Pseudomonocelis agilis</i>		X		-
<i>Pseudomonocelis sp.</i>		X		-
<i>Minona trigonopora</i> *	X			-
<i>Minona sp.*</i>	X			?
<i>Promonotus marci</i>			X	+
<i>Promonotus arcassonensis</i>			X	+
<i>Archiloa petiti</i> *			X	+
<i>Archiloa rivularis</i> *		X		+
<i>Inaloe cirrifera</i> *			X	+
<i>Mesoda septentrionalis</i>	X			-
<i>Archilopsis unipunctata</i>			X	-

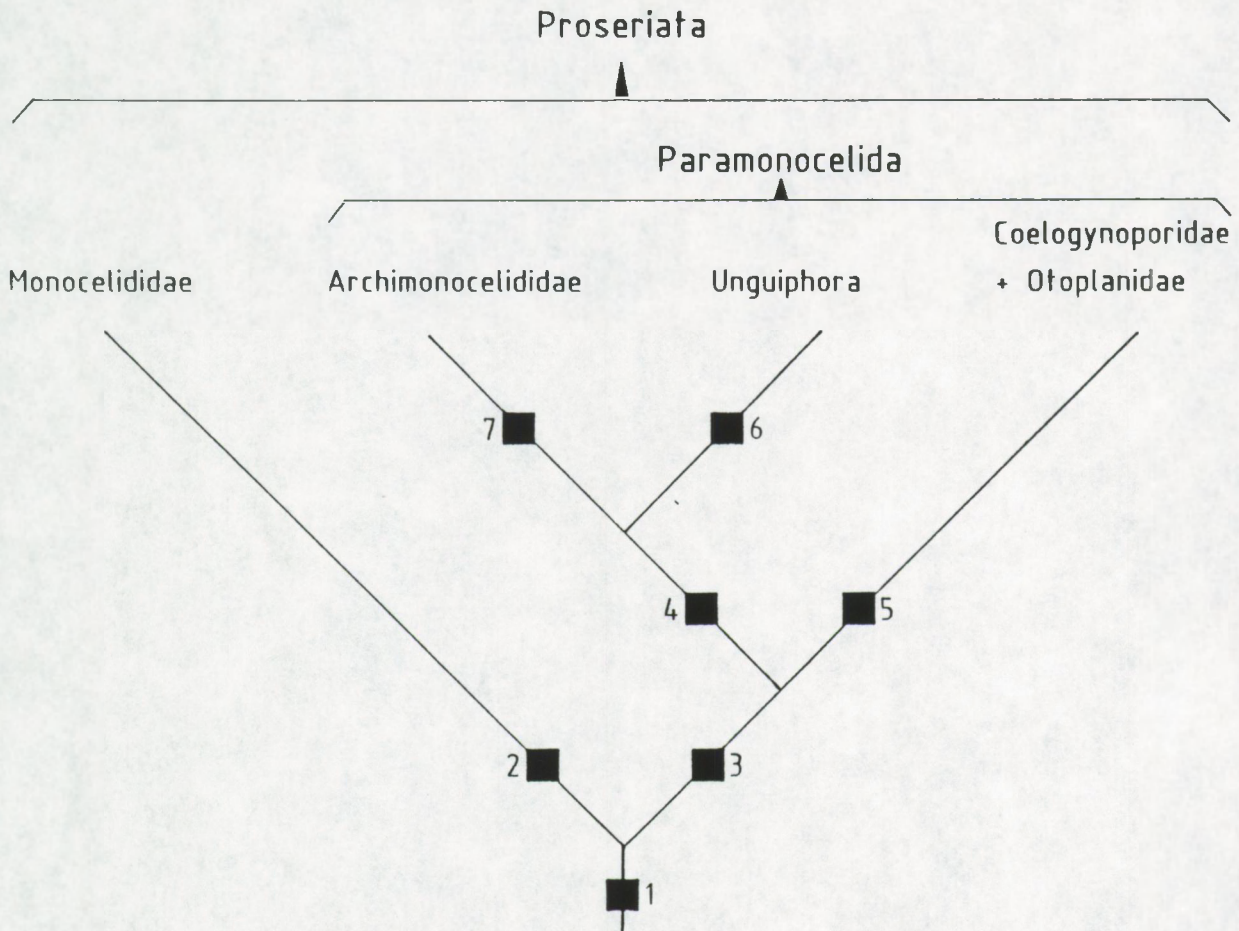
Bij *Promonotus marci* kleurt zowel de schaal als de pedunculus rood en is er geen afzonderlijke kleefsubstantie te observeren (Sopott 1973). Volgens Sopott (1973) zijn er geen kleefklieren aanwezig en is het secreet van de schaalklieren ook verantwoordelijk voor het kleven. Uit observatie van coupemateriaal, zowel typemateriaal afkomstig van Göttingen als eigen materiaal, blijkt dat bij *Promonotus marci* wel klieren van het type gg₂ aanwezig zijn (fig. H pl.77)

Aldus blijkt uit de tabel dat bij alle soorten waarvan de eieren voorzien zijn van een pedunculus er klieren van het type gg₂ zijn. Doch deze klieren kunnen aan- of afwezig zijn bij soorten met klevende eieren niet voorzien van een pedunculus. Zeker is dat bij dieren met eieren die niet kleven de gg₂ klieren niet aanwezig zijn.

Direkte observaties zijn niet gekend waaruit de functie van de gg₂ klieren blijkt. Vandaar dat wij voorlopig deze klieren niet benoemd hebben als kleefklieren of kitklieren en we ons afvragen : welke de exacte functie is van deze klieren en of deze klieren homoloog zijn met de kleefklieren aanwezig tussen de eischalkklieren (vrouwelijke klieren) bij soorten zonder gg₂ klieren maar met klevende eieren.

3. Verwantschapscladogrammen

3.1. Cladogram voor de belangrijkste Proseriata-taxa.



Proseriata Meixner, 1938 (blok 1)

- horizontale ciliënwortels convergeren naar een rostraal punt in de cel
- statocyst van het Proseriata-type

Monocelididae Hofsten, 1907 (blok 2)

- achtereinde niet gecilieerd
- copulatieorgaan van het Monocelididae-type
- afwezigheid van intracellulaire harde structuren

Paramonocelidida Martens & Schockaert 1988 (blok 3)

- hersenkapsel
- haploide set met zes chromosomen ontstaan na polyploidie

N. N. (blok 4)

- afwezigheid van rhabdoidklieren van het type gg_1 (rhamnietenklieren)
- collar-receptoren met elektronendense manchet
- secundair interepitheliaal liggende "collar"-receptoren
- protonefridia met ééncellig fuikstelsel

N. N. (blok 5)

- één enkele gonoporus ?

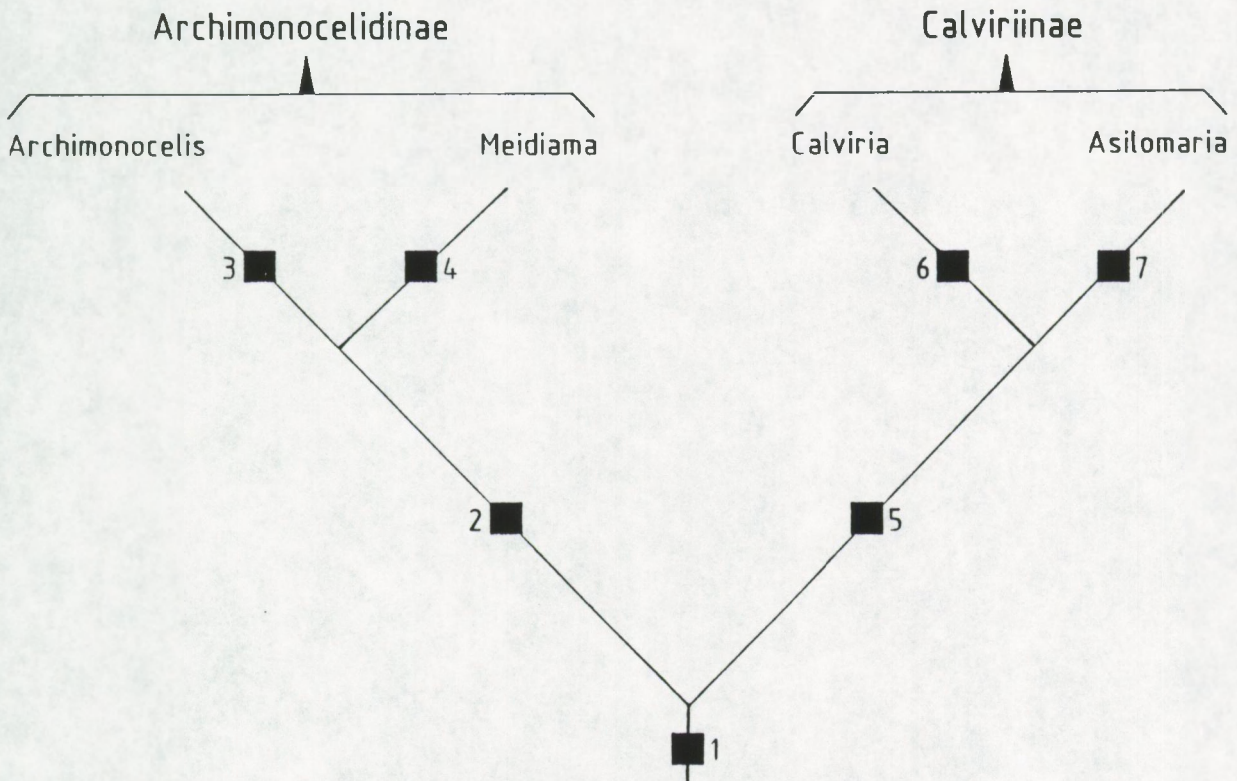
Unguiphora Sopott-Ehlers, 1985 (blok 6)

- reductie van de statocyst
- multiplicatie van ovaria

Archimonocelididae Meixner, 1938 grad.n. (blok 7)

- met accessorisch glandulair orgaan dat deel uitmaakt van het mannelijk atrium

3.2. Cladogram voor de Archimonocelididae



Archimonocelididae Meixner, 1938 grad.n. (blok 1)

- zie boven

Archimonocelidinae Meixner, 1938 (blok 2)

- ovaria vóór de vitellaria

Archimonocelis Meixner, 1938 (blok 3)

- cnidosacs in één medio-dorsale rij
- farynx met goed ontwikkeld oesofagaal deel
- reductie van ciliatie in het farynxlumen

Meidiama Marcus, 1946 (blok 4)

- korte verticaal georiënteerde farynx
- reductie van het accessorisch orgaan

Calviriinae subfam.n. (blok 5)

- prefaryngaal septum
- copulatieorgaan zonder stilet

Calviria gen.n (blok 6)

- subepidermale vesiculae
- accessorisch glandulair orgaan geïsoleerd van het mannelijk atrium
- met prepeniale kliercomplexen

Asilomaria Karling, 1966 (blok 7)

- geen stekels rond het copulatieorgaan

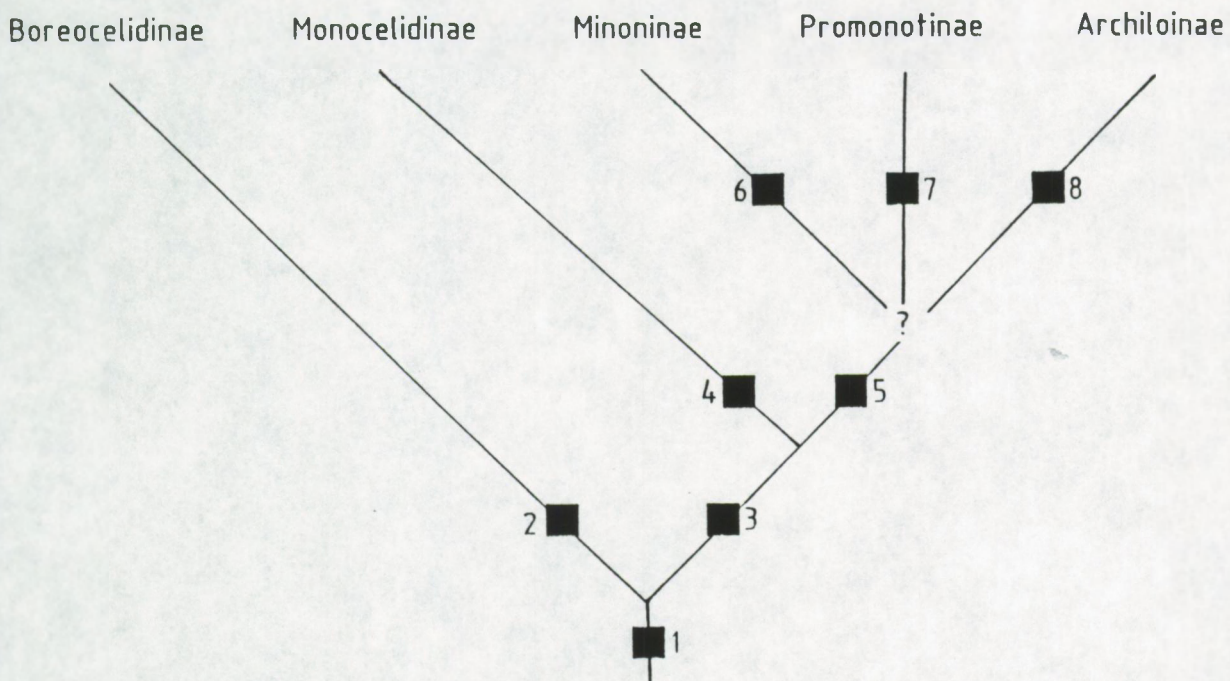
3.3. Cladogram voor de subfamilies van de Monocelididae

Monocelididae Hofsten, 1907 (blok 1)

- zie boven

Boreocelidinae subfam.nov (blok 2)

- lange kleefstaart
- copulatieorgaan van het divisa-type
- vrouwelijk kanaal prepeniaal sterk gespierd, met bursa en gespierd bursamondstuk



N. N. (blok 3)

- uitgezakte kernen
- vrouwelijk kanaal met prevaginaal een bursa van het resorberend type

Monocelidinae Midelburg, 1908 (blok 4)

- reductie van de gg₂ klieren
- translocatie van chromosoom 1 naar 3
- copulatieorgaan van het simplex-type

N. N. (blok 5)

- cirrus met stekels gedifferentieerd uit de basale lamina

Minoninae Karling, 1978 (blok 6)

- accessorisch glandulair orgaan

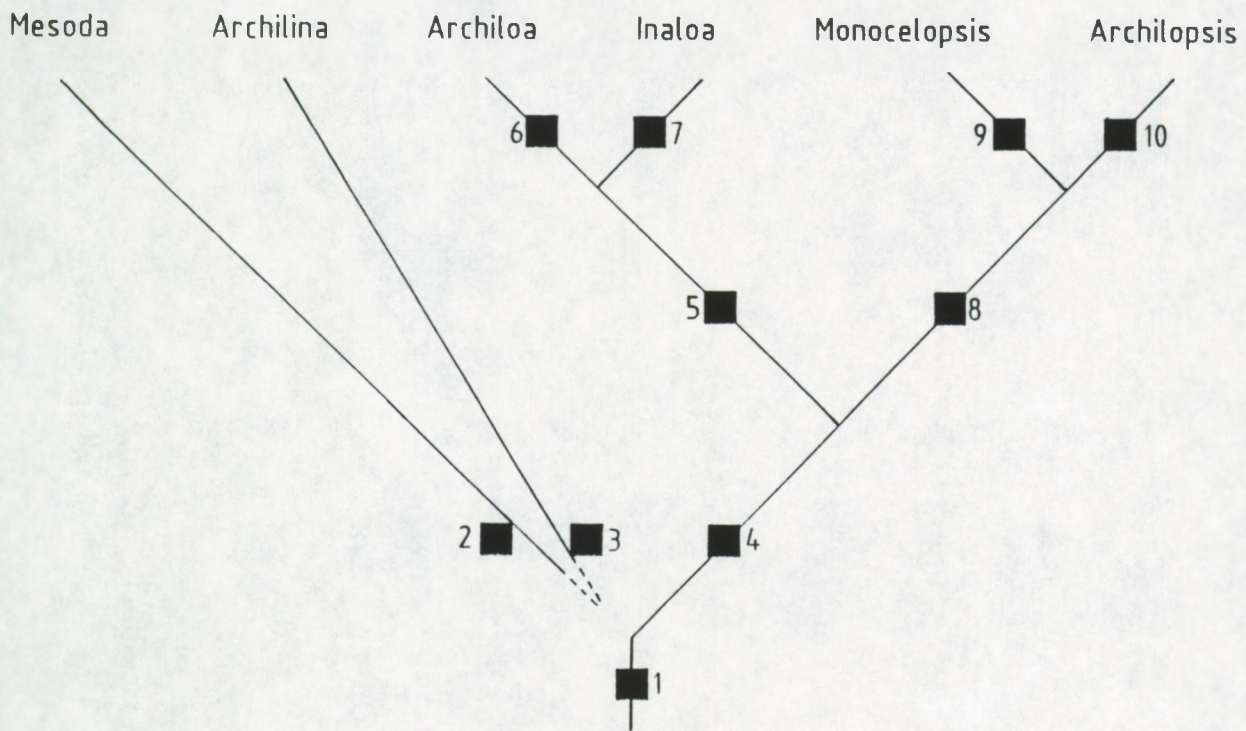
Promonotinae Marcus, 1949 (blok 7)

- reductie van de vagina

Archiloinae nov. subfam. (blok 8)

- gespierde vagina met vaginale bursa en klieren

3.4. Cladogram voor de Archiloinae



Archiloinae subfam.n. (blok 1)

- zie boven

Mesoda Marcus, 1949 (blok 2)

- intra-epidermale kernen (?)

omdat er geen karyologische gegevens gekend zijn is de systematische positie van dit genus onzeker. Morfologisch is er ook een grote gelijkenis met het genus *Monocelopsis*.

Archilina Ax, 1959 (blok 3)

- ?

N. N. (blok 4)

- fissie van het eerste chromosoom

N. N. (blok 5)

- bijna volledige scheiding van de in- en uitwendige spierlaag van de copulatiebulbus

- lange cirrus

- sterk van elkaar gescheiden vesicula seminalis en vesicula granulorum tot twee aparte blazen

- sterk verlengde naar voor lopende vagina
- prevaginale bursa van het resorberend type is sferisch en beperkt tot het overgangsg gebied oviducten gemeenschappelijk vrouwelijk kanaal

Archiloa de Beauchamps, 1910 (blok 6)

- accessorische cirrus
- prepeniale bursa niet rechtstreeks verbonden met het vrouwelijk kanaal

Inaloa gen.n. (blok 7)

- extreem lange cirrus
- extreem lange vagina

N. N. (blok 8)

- fissie van het tweede chromosoom

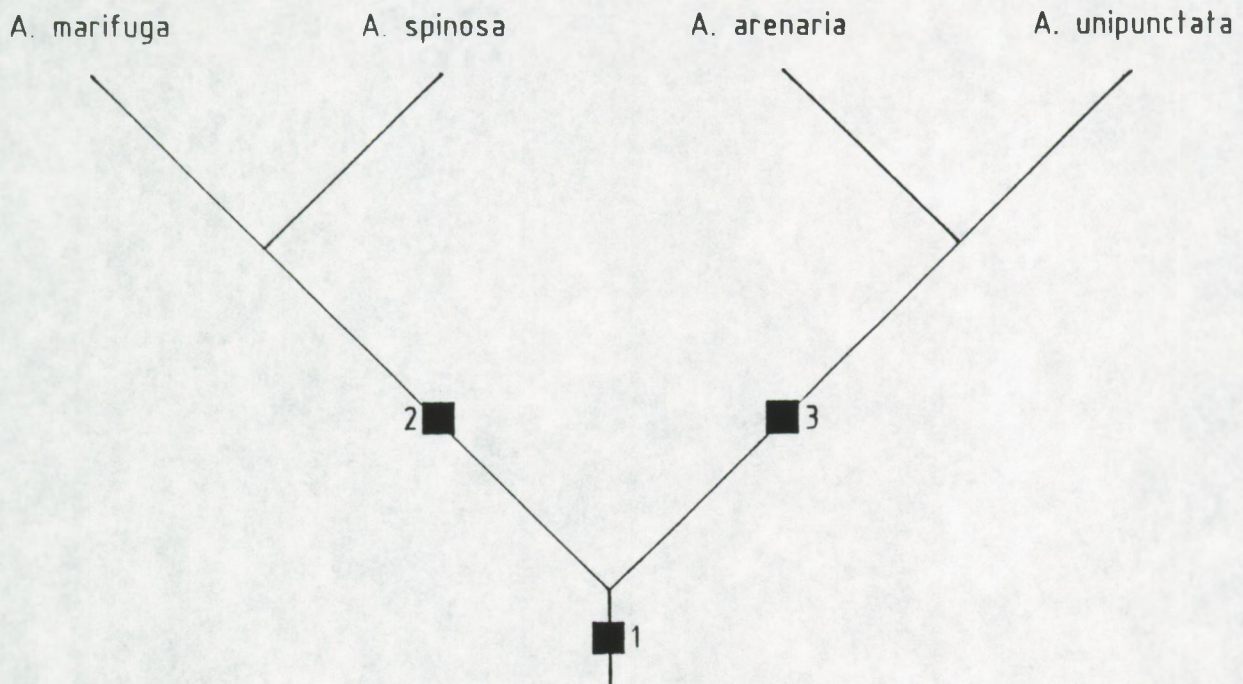
Monocelopsis Ax, 1951 (blok 9)

- otoplanoid habitus
- geen acrocentrische chromosomen
- vier paar vitellaria follikels achter de testes gelegen

Archilopsis Meixner, 1938 (blok 10)

- prostaatkanalen
- achterwaarts verlopend vaginaalkanaal

3.5. Cladogram voor het genus *Archilopsis*



Archilopsis (blok 1)

- zie boven

N. N. (blok 2)

- isolatie van de proximale cirrusstekels

N. N. (blok 3)

- centraal stilet
- pericentrische inversie van chromosoom 2

4. Systematische positie van de niet besproken digonoporide Proseriata.

Steunend op het hier vooropgesteld fylogenetisch systeem zullen we in het kort enkele suggesties doen in verband met de systematische positie van de tot nu toe nog niet besproken digonoporide lithophore Proseriata. Deze suggesties zijn louter bedoeld ter stimulatie van verder onderzoek en de gesuggereerde positie wordt voorlopig niet opgenomen in ons systeem

4.1. *Otomesostoma auditivum* (Plessis, 1874)

Otomesostoma auditivum (Plessis, 1874) werd oorspronkelijk beschreven als *Mesostoma auditivum* en werd door Graff (1882) ondergebracht in het nieuwe genus *Otomesostoma* in de familie Monotida (= synoniem voor Monocelididae). Later werd dit genus door Midelburg (1908) ondergebracht in een aparte subfamilie binnen de Monocelididae nl. de *Otomesostominae*. Het was Bresslau die in 1933 dit taxon verhief tot het status van familie. Deze toestand bleef tot heden ongewijzigd.

De meest opmerkelijke kenmerken van *Otomesostoma auditivum* zijn de aanwezigheid van een korte verticaal georiënteerde farynx en de ovaria achter de farynx. Beide kenmerken kunnen secundair aanwezig zijn binnen de Monocelididae (cfr. *Ectocotylo* en *Pseudomonocelis*) en zijn aldus geen argument om deze soort onder te brengen in een aparte familie (zie familie diagnose van Bresslau (1928-33)).

Het copulatieorgaan is vaag beschreven en bestaat uit een gespierde vesicula seminalis en een gespierde vesicula granulorum die van elkaar gescheiden zijn door een gespierde insnoering. De penisapil is voorzien van "cuticulaire" verdikkingen (Graff 1882). Noch uit de beschrijving noch uit de tekeningen kan met zekerheid worden afgeleid of het copulatieorgaan van het Monocelididae-type is, met andere woorden of de vesicula seminalis en vesicula granulorum binnen eenzelfde bulbus liggen en enkel door een inwendig gespierd diafragma van elkaar gescheiden zijn. De aanwezigheid van uitgezakte kernen in de epidermis en een paar oogjes naast de statocyst - oogjes die volgens de tekeningen (Luther 1960) sterk overeenkomen met de oogjes in het genus *Monocelis* - laten ons vermoeden dat deze soort mogelijks toch moet ondergebracht worden in de Monocelididae.

4.2. *Digonobotrium inerme* Palombi, 1926

Digonobotrium inerme is een ectoparasiet op de larve van de paling en werd door Palombi (1926) beschreven en ondergebracht in een nieuw genus in de Otoplanidae. Marcus 1949 plaatste deze soort op basis van de aanwezigheid van twee genitale poriën en de afwezigheid van een vagina in de subfamilie Promonotinae (Monocelididae).

Het copulatieorgaan van deze soort is naar achter gericht en bestaat uit een vesicula seminalis en vesicula granulorum die niet met elkaar verenigd zijn in één enkele bulbus. De penispapil is ook niet te beschouwen als een deel van een gespierde bulbus maar is slechts een eenvoudige gespierde verderzetting van de ductus ejaculatorius (Palombi 1926). Het copulatieorgaan is met andere woorden niet van het Monocelididae-type waardoor we deze soort buiten de Monocelididae hebben geplaatst.

4.3. *Monotoplana Meixner*, 1938

In 1938 beschreef Meixner *Monotoplana diorchis* een soort met een groot aantal Monocelididae kenmerken maar met slechts één paar testes en een multiplicatie van het copulatieorgaan. Hij bracht daarom deze soort onder in een nieuw genus binnen de familie. Westblad (1952b) beschreef een gelijkaardige soort *Globuliphora rufifrons*. Ax (1958) synonymiseerde beide genera en bracht ze onder in een aparte familie Monotoplanidae Ax, 1958.

Zowel de multiplicatie van het copulatieorgaan als de aanwezigheid van slechts één paar testes kunnen beschouwd worden als genuskenmerken en vormen op zichzelf geen argumenten om een nieuwe familie te creëren. Het copulatieorgaan is van een apart type. Het vertoont echter een aantal overeenkomsten met deze in de Monocelididae o.a. de vesicula seminalis en de vesicula granulorum liggen in één enkele gespierde bulbus en zou aldus van het Monocelididae basistype kunnen afgeleid zijn. Het achtereinde is niet gecilieerd, een tweede Monocelididae kenmerk. Een prepeniale bursa van het resorberend type is aanwezig zoals bij de Minoninae, Promonotinae en Archiloinae. Een vagina ontbreekt zoals o.a. bij de Promonotinae. De kernen van de epidermis zijn echter intra-epitheliaal (zoals o.a. bij *Boreocelis*).

De hier opgesomde argumenten laten ons vermoeden dat we te doen hebben met Monocelididae doch een zustergroeprelatie met een taxon binnen de Monocelididae kan op dit ogenblik niet worden aangeduid.

Summary

This study constitutes a revision of the Digonoporid Lithophora Proseriata which correspond to the Monocelididae sensu Karling 1966a. The revision is based on morphological and karyological investigations. Morphological research is performed on living animals as well as on whole mounts and sectioned material. For about 30 species the copulatory organs are reconstructed using serial sections. Karyological investigation consist of α and β karyology. Both morphological and karyological data are used for phylogenetic analysis and the new system proposed reflects the hypothesized genealogical relationships.

Since the beginning of our studies, the total amount of species described for this group has increased from 81 to 133, 41 of which are described by us. In the systematic section of this study, the group is treated in a partly monographic way. The family Monocelididae sensu Karling 1966a is splitted into two families: the Monocelididae Hofsten, 1907 with five subfamilies, two of which are new and one is re-established, and the family Archimonocelididae Meixner, 1938 grad.n. with two subfamilies, one of which is new and the other is re-established. Three new genera are described. The genus *Pistrix* Marcus, 1951 is synonymized with *Mesoda* Marcus, 1949. In addition to the 41 new species, 7 species are re-described and for 12 species additional data are given. Most of these species were up to now only known from the original description. Twelve species are transferred to other genera, one of them is a re-established species. The following system is proposed:

- Monocelididae Hofsten, 1907
 - Monocelidinae Midelburg, 1908
 - Monocelis* Ehrenberg, 1831
 - Pseudomonocelis* Meixner, 1943

- Necia Marcus, 1950
- Sabazius Marcus, 1954
- Minoninae Karling, 1978
 - Peraclistus Steinböck, 1932
 - Ectocotyla Hyman, 1944
 - Minona Marcus, 1946
 - Duplominona Karling, 1966
 - Premionona Karling, 1966
 - Pseudominona Karling, 1978
 - Duploperaclistus Martens, 1983
- Promonotinae Marcus, 1949
 - Promonotus Beklemischev, 1927
 - Paramonotus Meixner, 1938
- Archiloinae subfam.n.
 - Archiloa de Beauchamp, 1910
 - Archilopsis Meixner, 1938
 - Mesoda Marcus, 1949
 - Monocelopsis Ax, 1951
 - Archilina Ax, 1959
 - Inaloo gen.n.
- Boreocelidinae subfam.n.
 - Boreocelis Westblad, 1952
- Archimonocelidinae Meixner, 1938 grad.n.
 - Archimonocelidinae Meixner, 1938
 - Archimonocelis Meixner, 1938
 - Meidiama Marcus, 1946
- Calviriinae subfam.n.
 - Asilomaria Karling, 1966
 - Calviria gen.n.

The following taxonomic changes and new species are proposed:

- Monocelis longistyla* sp.n. in Martens & Curini-Galletti 1987
- Monocelis pictocephala* sp.n.
- Monocelis dioculata* sp.n.
- Monocelis isabella* sp.n.
- Pseudomonocelis cavernicola* sp.n. in Schockaert & Martens 1987
- Pseudomonocelis pardii* sp.n. in Schockaert & Martens 1987
- Peraclistus stimula* (Ax & Ax, 1977) comb.n. in Martens 1983
syn. *Minona stimula* Ax & Ax, 1977
- Minona degatti* sp.n. in Martens, 1983
- Minona hastata* sp.n.
- Minona indonesiana* sp.n.
- Duplominona septentrionalis* sp.n. in Martens, 1983
- Duplominona paucispina* sp.n. in Martens, 1984a
- Duplominona corsicana* sp.n. in Martens, 1984a
- Duplominona longicirrus* sp.n. in Martens, 1984a
- Duplominona axi* sp.n.
- Duplominona celtica* sp.n.
- Duplominona ensigera* sp.n.
- Duplominona makassarensis* sp.n.
- Duplominona muslimini* sp.n.
- Duplominona samalonae* sp.n.
- Duplominona sulawesiensis* sp.n.
- Duplominona amnica* (Ball & Hay, 1977) comb.n. in Martens 1983
syn. *Minona amnica* Ball & Hay, 1977
- Duploperaclistus circocirrus* sp.n. n.gen. in Martens 1983
- Duploperaclistus garudae* sp.n.
- Duploperaclistus westbladi* (Karling, 1966) comb.n. in Martens 1983
syn. *Duplominona westbladi* Karling, 1966
- Promonotus wilsoni* (Stirewalt, Kepner & Ferguson, 1940) comb.n.
syn. *Archiloa wilsoni* Stirewalt, Kepner & Ferguson, 1940
- Promonotus sphaerobursa* sp.n.
- Promonotus priapuliformis* sp.n.
- Mesoda thelura* (Marcus, 1951) comb.n.
syn. *Pistrix thelura* Marcus, 1951
- Archilina subtilis* (Karling, Mac-Fira & Dörjes, 1972) comb.n.
syn. *Archiloa subtilis* Karling, Mac-Fira & Dörjes, 1972
- Archilina papillosa* (Ax & Ax, 1977) comb.n.

syn. *Archiloba papillosa* Ax & Ax, 1977
Archilina brachycirrus sp.n.
Archilina deceptrix sp.n.
Archilina etrusca sp.n.
Archilina vanderlandi sp.n.
Inaloe anguicirrus sp.n. gen.n.
Inaloe cirrifera (Meixner, 1943) comb.n.
 syn. *Monocelis cirrifera* Meixner, 1943
Inaloe scalopura (Marcus, 1949) comb.n.
 syn. *Archiloba scalopura* Marcus, 1949
Inaloe juliae (Tajika, 1982) comb.n.
 syn. *Archiloba juliae* Tajika, 1982
Monocelopsis septentrionalis (Sopott, 1972) comb.n.
 syn. *Mesoda septentrionalis* Sopott, 1972
Archilopsis spinosa (Jensen, 1878) comb.n.
 syn. *Monocelis spinosa* Jensen, 1878
Archilopsis arenaria sp.n. in Martens et al. 1988
Archilopsis marifuga sp.n. in Martens et al. 1988
Boreocelis karlingi sp.n.
Boreocelis noldti sp.n.
Boreocelis styliphora sp.n.
Archimonocelis oostendensis sp.n. in Martens & Schockaert, 1981
Archimonocelis exachroma sp.n.
Archimonocelis hasanuddin sp.n.
Archimonocelis keke sp.n.
Archimonocelis staresoi sp.n.
Calviria solaris sp.n. gen.n.
Calviria sublitoralis sp.n. gen.n.

Both families, all subfamilies and nearly all genera are monophyletic. When genera are not monophyletic they nonetheless form homogeneous taxa which are clearly delimited from others. Of the two subfamilies - Minoninae and Archiloinae - with more than two non-monospecific genera only the phylogenetic relationships within the Archiloinae are drawn. This procedure is not applicable for the Minoninae, as the characters considered are homoplasies. Because of the large number of changes made in this revision, it is necessary to give new diagnoses for both families, all subfamilies and most genera.

The phylogenetic relationships of the Monocelididae and the Archimonocelididae with the other Proseriata are investigated. Within the Proseriata two sister taxa could be recognized, the Monocelidae and the Paramonocelida taxon.n. Within the Paramonocelida the Archimonocelidae + Unguiphora form the sister taxon of the Otoplanidae + Coelogynoporidae. This hypothesis is in contrast to that of Sopott-Ehlers 1985.

The karyotypes of 71 Proseriata are investigated. These data are used for phylogenetical analysis. It is the first time this is performed for a high level taxon in the lower invertebrates. From in- and outgroup comparisons the karyotype of the stem species of the Proseriata is reconstructed. This karyotype, with $n=3$, consists of one large metacentric chromosome, one medium sized metacentric chromosome and one small chromosome, of which the

centromeric index can not be reconstructed. Evolution from this basic karyotype leads to (1) a karyotype which lies at the basis of the Monocelididae, with only minor differences, if any (the third chromosome is acrocentric) and (2) a karyotype which lies at the basis of the Paramonocelida and originated by polyploidy. This hypothesis of polyploidization as a speciation mechanism for the stem species of the Paramonocelida is supported by digital scanning cytophotometric DNA measurements.

Within the Monocelididae, the karyological analysis results in the detection of many speciation mechanisms. At the basis of the subfamily Monocelidinae there is a translocation from the first to the third chromosome of the basic karyotype. Within the other subfamilies the basic karyotype is found. Within each subfamily different mechanisms, such as Robertsonian mechanisms of fusion and fission, translocation, pericentric inversion and genome growth or reduction are detected as speciation mechanisms for the stem species of genera or for single species.

Appendix 1

Tabellen bij deel 1

Tabel 1 : Systematisch overzicht van de digonoporidae Proseriata. Voor de bestudeerde soorten wordt vermeld : localiteiten van eigen verzameld materiaal (AF : Atlantische kust Frankrijk; Bf : Bretagne; MF : Frans Middellandse-Zeegebied; NF : Noord-Frankrijk; B : België; C : Corsica; Ca : Canada; It : Italië; In : Indonesië; S : Sylt; So : Somalië; Zw : Zweden), indien er materiaal geleend werd, indien het karyotype werd bepaald en/of de systematische positie van de soort door ons werd bepaald.

	Bestudeerd materiaal			Systematische positie
	Morfologisch		Karyologisch	
	Eigen materiaal	Geleend materiaal		
Familie Monocelididae Hofsten, 1907				
Subfamilie Monocelidinae Midelburg, 1908				
Genus : Monocelis Ehrenberg, 1831				
- M. lineata (Müller, 1774)	S, It, C		X	
- M. fusca Oersted, 1843	NF		X	
- M. balanocephala (Böhming, 1902)				
- M. fuhrmanni Midelburg, 1908				
- M. tabira Marcus, 1950				
- M. anta Marcus, 1954				
- M. pardus Marcus, 1954				
- M. psilus Marcus, 1954				
- M. nitida Riedl, 1959				
- M. durhami Hyman, 1964		X		
- M. cineta Karling, 1966				
- M. hopkinsi Karling, 1966				
- M. tenella tenella Karling, 1966				
- M. galapagoensis Ax & Ax, 1977				
- M. oculifera Ax & Ax, 1977				
- M. colpotriplexis Tajika, 1982				
- M. tenella japonica Tajika, 1982				
- M. spectator Sopott-Ehlers & Ax, 1985				
- M. longistyla Martens & Curini-Galletti, 1986	C, It		X	nieuw
- M. isabella sp.n.	It		X	nieuw
- M. dioculata sp.n.	Bf		X	nieuw
- M. pictocephala sp.n.	In			nieuw
Genus : Necia Marcus, 1950				
- N. sophia Marcus, 1950				
Genus : Sabazius Marcus, 1954				
- S. brattströmi Marcus, 1954				
Genus : Pseudomonocelis Meixner, 1943				
- P. agilis (Schulze, 1851)	It		X	
- P. ophioccephala (O. Schmidt, 1861)	C, It		X	
- P. cavernicola Schockaert & Martens, 1987	So			nieuw
- P. pardii Schockaert & Martens, 1987	So			nieuw

Vervolg tabel 1

Subfamilie Minoninae Karling, 1978

Genus : Duplominona Karling, 1966

- D. mica (Marcus, 1951)			
- D. tridens (Marcus, 1954)			
- D. istanbulensis (Ax, 1959)	I	X	
- D. kaneohel Karling, Mack-Fira & Dörjes, 1972			
- D. amnica (Ball & Hay, 1977)			gewijzigd
- D. galapagoensis Ax & Ax, 1977			
- D. karlingi Ax & Ax, 1977			
- D. kramerj Ax & Ax, 1977			
- D. sieversi Ax & Ax, 1977			
- D. canariensis canariensis Ehlers & Ehlers, 1980			
- D. septentrionalis Martens, 1983	N,BF	X	nieuw
- D. corsicana Martens, 1984	C	X	nieuw
- D. longicirrus Martens, 1984	C	X	nieuw
- D. paucispina Martens, 1984	C		nieuw
- D. canariensis bermudensis Ax & Sopott-Ehlers, 1985			
- D. stilifera Sopott-Ehlers & Ax, 1985			
- D. sulawesiensis sp.n.	In		nieuw
- D. samalonae sp.n.	In		nieuw
- D. mouslimini sp.n.	In		nieuw
- D. axi sp.n.	In		nieuw
- D. makassarensis sp.n.	In		nieuw
- D. ensigera sp.n.	C		nieuw
- D. celtica sp.n.	BF	X	nieuw

Genus : Duploperaclistus Martens, 1983

- D. westbladi (Karling, 1966)	C		gewijzigd
- D. circocirrus Martens, 1983	C,Zw	X	nieuw
- D. garudae sp.n.	In		nieuw

Genus : Pseudominona Karling, 1978

- P. dactylifera Karling, 1978

Genus : Minona Marcus, 1946

- M. evelinae Marcus, 1946			
- M. divae Marcus, 1951			
- M. baltica Karling & Kinnander, 1953			
- M. trigonopora Ax, 1956	MF	X	
- M. cornupenis Karling, 1966			
- M. obscura Karling, 1966			
- M. bistylifera Karling, Mack-Fira & Djöres, 1972			
- M. fernandinensis Ax & Ax, 1977			
- M. peteraxi Karling, 1978			
- M. dolichovesicula Tajika, 1982			
- M. pelvivaginalis Tajika, 1982			
- M. degadti Martens, 1983	B		nieuw
- M. bermudensis Ax & Sopott-Ehlers, 1985			
- M. gemella Ax & Sopott-Ehlers, 1985			
- M. secta Sopott-Ehlers & Ax, 1985			
- M. indonesia sp.n.	In		nieuw
- M. hastata sp.n.	In		nieuw

Genus : Peraclistus Steinböck, 1932

- P. oophagus (Friedmann, 1924)	Ca		
- P. itaipus Marcus, 1950			
- P. stimula (Ax & Ax, 1977)			gewijzigd

Genus : Preminona Karling, 1966

- P. insularis (Meixner, 1928)

Vervolg tabel 1

Genus : Ectocotyla Hyman, 1944

- E. hirudo (Levinsen, 1879) Ca
- E. paguri Hyman, 1944
- E. multitesticulata Fleming & Burt, 1978 Ca

Subfamilie Promonotinae Marcus, 1949

Genus : Promonotus Beklemischev, 1927

- P. orientalis Beklemischev, 1927
- P. hyrcanus Beklemischev, 1927
- P. wilsoni (Stirewalt, Kepner & Ferguson, 1940) X gewijzigd
- P. schultzei Meixner, 1943 B,S,BF,It X
- P. villacae Marcus, 1949 X
- P. erinaceus Marcus, 1950 X
- P. marci Ax, 1954 B X X
- P. arcassonensis Ax, 1959 BF X
- P. ponticus Ax, 1959 It X X
- P. orthocirrus Karling, 1966 X
- P. sphaerobursa sp.n. C X X nieuw
- P. priapuliformis sp.n. X X nieuw

Genus : Paramonotus Meixner, 1938

- P. hamatus (Jensen, 1878) X

Subfamilie Archiloninae subfam. n.

Genus : Mesoda Marcus, 1949

- M. gabriellae Marcus, 1949 X
- M. thelura (Marcus, 1951) X gewijzigd

Genus : Archilina Ax, 1959

- A. endostyla Ax, 1959 It X X
- A. subtilis (Karling, Mack-Fira & Dörjes, 1972) X gewijzigd
- A. papillosa (Ax & Ax, 1977) gewijzigd
- A. etrusca sp.n. It X nieuw
- A. brachycirrus sp.n. C nieuw
- A. deceptrix sp.n. C X nieuw
- A. vanderlandi sp.n. In nieuw

Genus : Inaloea gen. n.

- I. cirrifer (Meixner, 1943) It X X gewijzigd
- I. scalopura (Marcus, 1949) X gewijzigd
- I. juliae (Tajika, 1982) X gewijzigd
- I. angulicirrus sp.n. C X nieuw

Genus : Archiloea de Beauchamp, 1910

- A. rivularis de Beauchamp, 1910 AF X X
- A. westbladi Ax, 1954 NF X X
- A. petiti Ax, 1956 B,It X X

Genus : Monocelopsis Ax, 1951

- M. otoplanoides Ax, 1951 B,S X X
- M. septentrionalis (Sopott, 1972) D X X - gewijzigd

Genus : Archilopsis Meixner, 1938

- A. spinosa (Jensen, 1878) S,BF X X gewijzigd
- A. unipunctata (Fabricius, 1928) Zw,Ca,S X X gewijzigd
- A. arenaria Martens et al., 1988 B,S,BF X X nieuw
- A. marifuga Martens et al., 1988 NF,B,Ca X X nieuw

Subfamilie Boreocelidinae subfam. n.

Genus : Boreocelis Westblad, 1952

- B. fillicauda Westblad, 1952 C X
- B. urodasyoides Ax, 1963 C X
- B. styliphora sp.n. C nieuw
- B. noldti sp.n. X nieuw
- B. karlingi sp.n. C nieuw

Vervolg tabel 1

Familie Archimonocelididae Meixner, 1938 .grad.n.

Subfamilie Archimonocelididae Meixner, 1938

Genus : Archimonocelis Meixner, 1938

- A. mediterranea Meixner, 1938	C	X	
- A. bathycola (Westblad, 1952)			
- A. coronata Karling, 1966			
- A. koinocystis Karling, 1966			
- A. semicircularis Karling, 1966			
- A. helfrichi Karling, Mack-Fira & Dörjes, 1972			
- A. itoi Tajika, 1981			
- A. oostendensis Martens & Schockaert, 1981	B	X	nieuw
- A. staresol sp.n.	C	X	nieuw
- A. exachroma sp.n.	C		nieuw
- A. hasanuddin sp.n.	In		nieuw
- A. keke sp.n.	In		nieuw

Genus : Meidiama Marcus, 1946

- M. lutheri Marcus, 1946		X	
---------------------------	--	---	--

Subfamilie Calvirinae subfam. n.

Genus : Asilomaria Karling, 1966

- A. ampullata Karling, 1966		X	
------------------------------	--	---	--

Genus : Calviria gen. n.

- C. solaris sp.n.	C	X	nieuw
- C. sublitoralis sp.n.	C	X	nieuw

Familie Nematoplanidae Meixner, 1938

Genus : Nematoplana Meixner, 1938

- N. coelognoporoides Meixner, 1938	N	X	
- N. naia Marcus, 1949			
- N. asita Marcus, 1950			
- N. nigrocapitula Ax, 1966			
- N. cillovesiculae Tajika, 1979			
- N. pullolineata Tajika, 1979			
- N. sp.n.	C	X	nieuw

Genus : Ezoplana Tajika, 1983

- E. masacoae Tajika, 1983			
- E. oxygona Tajika, 1983			

Genus : Tabaota Marcus, 1950

- T. curiosa Marcus, 1950			
---------------------------	--	--	--

Genus : Togarma Marcus, 1949

- T. evelinae Marcus, 1949			
----------------------------	--	--	--
















Familie Polystyliphoridae Ax, 1958

Genus : Polystyliphora Ax, 1958














- P. filum Ax, 1958	Can	X	
- P. darwini Ax & Ax, 1974			

Incertae sedis

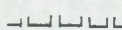
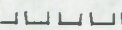
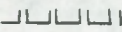

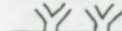
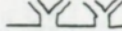
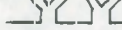
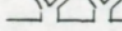
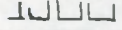


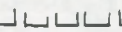

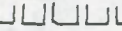


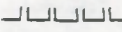

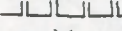
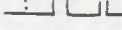
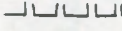
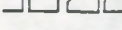

- Otomesostoma auditivum (Plessis, 1874)			
- Digenobothrium inerme Palombi, 1926			
- Monotoplana diorchis Meixner, 1938	C		
- Monotoplana rufifrons (Westblad, 1952)			

Soort	Lengte in mm	Pigmentatie	Oogjes	Aantal testis	Bursa	Vagina	Porus afstands	Bijzondere kenmerken	Verspreiding	Biotoop	Referenties
<i>M. lineata</i> (Müller, 1774)	2-5	geel of lichtbruin, in voorste lichaamshelft	meestal 1 doorlopende vlek soms 2 of 0	50-100	resorb. type		a > b	-	Amfi-Atlantisch, Middellandse Zee, Zwarte Zee	wieren, slib, zand, kiezel; marien tot zoet water; lit- & sublit.	Luther 1960
<i>M. fusca</i> Oersted, 1843	2-3	lichtbruin	1	> 70	resorb. type		a > b	voorwaarts gericht stilet 20-130 µm	Amfi-Atlantisch Zwarte Zee		Graff 1913 Den Hartog 1964
<i>M. balanocephala</i> (Böhming, 1902)	4-5	lichtgeel	-	?	+	2: 	a > b	2 vagina's	Chili	onder stenen, lit.	Graff 1913
<i>M. fuhmanni</i> Midelburg, 1908	0.5-1	-	2	30-40	+		a < b	-	Adriatische Zee (Yougoslavië)	?	Midelburg 1908 Graff 1913
<i>M. tabira</i> Marcus, 1950	1	-	2	2-6	resorb. type		a > b	-	Brazilië	fijn zand, lit.	Marcus 1950
<i>M. pardus</i> (Marcus, 1954)	0.7-1.2	-	2	30	-	-	-	-	Chili (NW kust)	op algen, lit.	Marcus 1954b
<i>M. psilus</i> Marcus, 1954	0.7	-	-	8	-	-	-	-	Chili (NW kust)	op algen, sublit.	Marcus 1954b
<i>M. anta</i> Marcus, 1954	0.8-1.1	-	2	30	resorb. type		a > b	-	Chili (NW kust)	in zand en op algen, lit.	Marcus 1954b
<i>M. nitida</i> Riedl, 1959	0.4-0.9	-	-	?	+	-	-	stilet met schede	Middellandse Zee (Italië)	grotten, sublit.	Riedl 1959
<i>M. durhami</i> Hyman, 1964	4-5	-	2	> 80 20-30	+		a > b	-	O-kust Canada en USA	brak water	Hyman 1964 Deze studie
<i>M. cincta</i> Karling, 1966	4-5	bruine gordel voor de statocyst	-	30	resorb. type		a < b	-	W-kust USA	getijde poel op zandstrand	Karling 1966
<i>M. hopkinsi</i> Karling, 1966	2	lichtgeel	-	30	resorb. type		a < b	-	W-kust USA	getijde poel op zandstrand	Karling 1966
<i>M. tenella tenella</i> Karling, 1966	2-3	bruin (dorsaal) met accum. boven de hersenen	-	veel	resorb. type		a < b	-	W-kust USA	getijde poel op wad	Karling 1966
<i>M. tenella japonica</i> Tajika, 1982	2-4	-	-	30	resorb. type		a < b	-	N-Japan	zand, sublit.	Tajika 1982b
<i>M. galapagoensis</i> Ax & Ax, 1977	1.5-2	-	-	50	resorb. type	-	-	-	Galapagos	zand, lit.	Ax & Ax 1977
<i>M. oculifera</i> Ax & Ax, 1977	1.5	-	2	8-10	+		a > b	-	Galapagos	zand, lit.	Ax & Ax 1977
<i>M. colpotriplix</i> Tajika, 1982	2.2-4.2	bruin (dorsaal)	-	> 100	+		a < b	-	N-Japan	zand, lit.	Tajika 1982b
<i>M. spectator</i> Sopott-Ehlers & Ax, 1985	4	geel-bruin	-	26	resorb. type		a < b	-	W-kust USA	zand, lit.	Sopott-Ehlers & Ax 1985
<i>M. longistyla</i> Martens & Curini-Galletti, 1987	3	-	-	30	resorb. type		a > b	achterwaarts gericht stilet, 100-110 µm	Middellandse Zee	zand en grind, lit.	Martens & Curini-Galletti 1987
<i>M. pictocephala</i> Martens & Curini-Galletti in press	2	oranje gordel voor de statocyst	-	20-25	postpeniaal, resorb. type	-	-	-	Indonesië	koraalzand, 0.3 m	Martens & Curini-Galletti in press
<i>M. isabella</i> sp.n.	2-4	lichtgeel met bruine gordel voor de statocyst	2	20-30	-	-	-	postpeniaal gespierd glandulair orgaan zonder stilet	Middellandse Zee	zand, brak water, lit.	Deze studie
<i>M. dioculata</i> sp.n.	2	bruine gordel voor de statocyst	2	14-20	resorb. type	-	-	-	Frankrijk Roscoff	fijn zand, brak water, lit.	Deze studie

Tabel 2: Overzicht van de belangrijkste differentiële kenmerken voor de *Monocelis*-soorten

Soort	Lengte in mm	Oogjes & Pigmentatie	Bursa	Vagina	Oriëntatie copulatieorgaan	Lengte acc. stilet in μm	Aantal testes	Genitale pori	Verspreiding	Biotoop	Referenties
<i>M. evelinae</i> Marcus, 1946	3	2 oogjes	resorb. type		1 achterwaarts	± 20	> 70	4	Brazilië	schelpengruis, litoraal	Marcus 1946
<i>M. divae</i> Marcus, 1951	3	-	resorb. type		2 voorwaarts	± 12	36	4 (5)	Brazilië	fijn-grof sed. 3-5 m	Marcus 1951
<i>M. baltica</i> Karling & Kinnander, 1953	2.5-7	-	resorb. type		0 ventraalwaarts	40-50	28-30	3	Amfi-Atlantisch	fijn-grof sed., lit. & sublit., brak water	Karling & Kinnander 1953 Luther 1960 Ax & Armonies 1987
<i>M. trigonopora</i> Ax, 1956	3	-	resorb. type		1 achterwaarts	?	55	3	Middellandse Zee	grof sed., lit., brak water	Ax 1956a
<i>M. obscura</i> Karling, 1966	1.5	2 oogjes, donkerbruin	resorb. type		0 ventraalwaarts	27	20	3	W-kust USA	slib, brak water	Karling 1966
<i>M. comupemis</i> Karling, 1966	1.5	-	resorb. type		1 achterwaarts	30	30	3	W-kust USA	zand, lit.	Karling 1966
<i>M. bistylifera</i> Karling, Mac-Fira & Dörjes, 1972	?	-	?	?	0 ventraalwaarts met stilet 40 μm	15	?	2	Hawaii	zand, lit. & sublit.	Karling et al 1972
<i>M. femandinensis</i> Ax & Ax, 1977	2	-	resorb. type		0 ventraalwaarts	35-38	80-90	3	Galapagos	litoraal	Ax & Ax 1977
<i>M. peteraxi</i> Karling 1978	1.5-2	2 oogjes medio-dorsaal zwart	resorb. type		2 ventraalwaarts	28	16-20	4 (5)	Bermuda	zand en algen, lit.	Karling 1978
<i>M. pelvivaginalis</i> Tajika, 1982	2-3	-	resorb. type		1 achterwaarts	30	30-40	4	Japan	zand, lit.	Tajika 1982b
<i>M. dolichovesicula</i> Tajika, 1982	2-3-4	-	resorb. type		1 achterwaarts	48-20	30-35	4	Japan	kiezel, lit.	Tajika 1982b Sopott-Ehlers & Ax 1985
<i>M. degadti</i> Martens 1983	2.5	-	?		1 ventraalwaarts	26	?	4	Noordzee	slib met klei, sublit.	Martens 1983
<i>M. bermudensis</i> Ax & Sopott-Ehlers, 1985	3-4	-	resorb. type		0 ventraalwaarts	25-28	± 60	3	Bermuda	grof sed., lit.	Ax & Sopott-Ehlers 1985
<i>M. gemella</i> Ax & Sopott-Ehlers, 1985	2.5-3	-	?	?	? ventraalwaarts	30	± 20	?	Bermuda	zand, lit.	Ax & Sopott-Ehlers 1985
<i>M. secta</i> Sopott-Ehlers & Ax, 1985	2	-	resorb. type		1 achterwaarts	25-30	± 18	3	W-kust USA	zand, lit.	Sopott-Ehlers & Ax 1985
<i>M. hastata</i> sp.n.	1	-	?	?	? ventraalwaarts	70	8	?	Indonesië	zand, lit. & sublit.	Deze studie
<i>M. indonesia</i> sp.n.	1-1.5	-	-	-	0 ventraalwaarts	30-32	± 18	2 (?)	Indonesië	zand, lit. & sublit.	Deze studie

Tabel 3 : Overzicht van de belangrijkste differentiële kenmerken voor de *Minona*-soorten

Soort	Lengte in mm	Aantal testes	Lengte cirrus in µm	Lengte stekels in µm	Stilet in cirrus	Genitale pori	Lengte acc. stilet in µm	Biotoop	Verspreiding	Referenties
<i>D. mica</i> (Marcus, 1951)	1.5	6	50	6	-		15, met laterale verbreding	fijn-grof zand, 3-5 m	Brazilië	Marcus 1951
<i>D. tridens</i> (Marcus, 1954)	2	22	20	-	-		20	grof zand met detritus, lit.	Brazilië	Marcus 1954a
<i>D. istanbulensis</i> (Ax, 1959)	1	8-10	50	2-5	-		10, 12-17	fijn-gemid. zand, 0.2-100 m, brak water	Zwarte Zee, Marmara Zee, Adriatische Kust (Italië)	Ax 1959 Deze studie
<i>D. kaneohei</i> Karling, Mac-Fira & Dörjes, 1972	1-2	14	30	10-18 5-9	-		14-16	zand met keien, lit.	Hawaii	Karling et al. 1972
<i>D. galapagoensis</i> Ax & Ax, 1977	2-3	60	30	2	45		20	zand, 1-60 m	Galapagos	Ax & Ax 1977
<i>D. karlingi</i> Ax & Ax 1977	1-1.5	20	cfr. stilet	3-3.5	22-23		13-15	zand, lit. & sublit.	Galapagos	Ax & Ax 1977
<i>D. krameri</i> Ax & Ax, 1977	1	30	cfr. stilet	1.5-2.5	22-24		20-25	grof zand, lit.	Galapagos	Ax & Ax 1977
<i>D. sieversi</i> Ax & Ax, 1977		8-12	cfr. stilet	-	32-36		15	zand, lit.	Galapagos	Ax & Ax 1977
<i>D. armica</i> (Ball & Hay, 1977)	4	20	100	6-7	-		10-12	onder stenen, lit., zoet en brak water	Masquarie (eil.) Australië	Ball & Hay 1977
<i>D. canariensis canariensis</i> Ehlers & Ehlers, 1980	1	11	30-35	2	-		14-17	zand, lit.	Canarische eilanden	Ehlers & Ehlers 1980
<i>D. canariensis bermudensis</i> Ax & Sopott-Ehlers, 1985	1.5	7	20-22	1.5	-		15	zand, lit. & sublit.	Bermuda	Ax & Sopott-Ehlers 1985
<i>D. paucispina</i> Martens, 1984	1.4-1.6	8	1 krans	5-5.6	-		19	zand, sublit.	Corsica	Martens 1984b
<i>D. longicirrus</i> Martens, 1984	2.7-3	14-16	65	0.5	-		22	zand, sublit.	Corsica	Martens 1984b
<i>D. corsicana</i> Martens, 1984	2-3	10	20	1-1.5	-		20	zand, sublit.	Corsica	Martens 1984b
<i>D. septentrionalis</i> Martens, 1983	1.6-1.8	14-18	cfr. stilet	6-8	25		20	zand, lit. & sublit.	N-Europa	Martens 1983 Deze studie
<i>D. stilifera</i> Sopott-Ehlers & Ax, 1985	1	?	< stilet	7-8	62		15	sublit.	W-kust USA	Sopott-Ehlers & Ax 1985
<i>D. sulawesiensis</i> sp.n.	2	5-6	35	4	-		12-15	zand, sublit.	Indonesië	Deze studie
<i>D. samalonae</i> sp.n.	3	8	100	1-3	100		10-12	zand, sublit.	Indonesië	Deze studie
<i>D. mouslimini</i> sp.n.	?	10	1 krans	2-3	-		20	zand, sublit.	Indonesië	Deze studie
<i>D. axi</i> sp.n.	1-1.2	14	cfr. stilet	-	26-27		20	fijn zand, grens lit.-sublit.	Indonesië	Deze studie
<i>D. makassarensis</i> sp.n.	1.5	7	58-60	3-5	-		12	zand, grens lit.-sublit.	Indonesië	Deze studie
<i>D. ensigera</i> sp.n.	3	40-50	20	2.5	-		55	zand, sublit.	Corsica	Deze studie
<i>D. celtica</i> sp.n.	?	?	60-70	5-6.5	-		20	zand, lit., brak water	Bretagne	Deze studie

Tabel 4 : Overzicht van de belangrijkste differentiële kenmerken voor de *Duplominona*-soorten

Tabel 5 : Plaats van staalname, periode, verzamelaar en bestudeerd materiaal voor de onderzochte *Archilopsis*-populaties.

Locality	Period	Collector	Material
<u>Archilopsis unipunctata</u>			
Iceland :			
Eyjafjörður	July 1947	Westblad	1 specimen serially sectioned
Sweden :			
Söderby	June 1940	Bock	2 specimens serially sectioned
Vettersö	July 1940	Bock	2 specimens serially sectioned
Cälnan	July 1940	Bock	1 specimen serially sectioned
Gullmaren		Karling	1 whole mount
Kristineberg	June 1969	Schockaert	1 whole mount
Kristineberg	July 1985	Schockaert	4 whole mounts
Kristineberg	July 1986	Schockaert	5 whole mounts
			5 specimens for karyology
Finland :			
Hagnö	March 1940	Karling	1 specimen serially sectioned
Germany :			
Sylt	Febr. 1984	Noldt	2 whole mounts
Canada :			
Passamaquoddy bay (St. Andrews)	August 1984	the authors	1 specimen semi-thin sectioned
			1 specimen for karyology
			4 whole mounts
<u>Archilopsis arenaria</u>			
Belgium :			
De Panne	Aug. 1981	the authors	1 specimen serially sectioned
De Panne	May 1983	the authors	3 specimens for karyology
			1 specimen semi-thin sectioned
Oostende	May 1983	the authors	4 specimens for karyology
Zwin (beach)	May 1983	the authors	10 specimens for karyology
Heist	Oct.-Febr. 1983/84	Jouk	10 whole mounts
Zwin (beach)	Jan., March 1984	Revis	10 whole mounts
Germany :			
Sylt	Sept. 1985	the authors	10 specimens for karyology
			15 whole mounts
France :			
Roscoff	July 1986	the authors	6 specimens for karyology
<u>Archilopsis marifuga</u>			
Belgium :			
Zwin (lagoon)	May 1983	the authors	4 specimens for karyology
Zwin (lagoon)	Sept.-Apr. 1983/84	Revis	3 whole mounts
Netherland :			
Texel	June 1982	the authors	1 whole mount
France :			
Ambleteuse (estuary of the Slack)	May 1979	E. Martens	2 specimens semi-thin sectioned
			10 specimens serially sectioned
	May 1984	the authors	4 whole mounts
			2 specimens for karyology
Canada :			
Passamaquoddy bay (St. Andrews)	August 1984	the authors	2 whole mounts
			2 specimens for karyology
<u>Archilopsis spinosa</u>			
England :			
Plymouth	?	Capstick	2 specimens serially sectioned
Germany :			
Sylt	June 1985	Noldt	3 whole mounts
Sylt	Sept. 1985	the authors	2 specimens serially sectioned
			1 specimen semi-thin sectioned
			9 whole mounts
			9 specimens for karyology
France :			
Roscoff	July 1986	the authors	6 specimens for karyology

	<u>A. marifuga</u>	<u>A. spinosa</u>	<u>A. arenaria</u>	<u>A. unipunctata</u>
Lengte van de specimens	2-3 mm	3-4 mm	2.5-3 mm	3-4 mm
Lengte van het copulatieorgaan	± 150 µm	± 180 µm	± 100 µm	± 150 µm
Lengte van de cirrus	± 55 µm	± 90 µm (distaal gedeelte)	± 40 µm	± 75 µm
Stilet :				
- lengte	-	-	27-37 µm	40-45 µm
- breedte	-	-	10-13 µm	27-30 µm
Lengte van de cirrusstekels :				
- proximale stekels	7 µm	3-4 µm	4 µm	5-7 µm
- distale stekels	12-14 µm	17-20 µm	7 µm	18-22 µm 20-21 µm (Maristo 1938) 20-25 µm (Luther 1960 Fig. 29 G-H)
Aantal specimens gebruikt voor de metingen	10	12	30	12

Tabel 6 : Overzicht van de belangrijkste differentiële kenmerken voor de *Archilopsis*-soorten.

Soort	Vagina	Diafragma	Anale porus	Vescula(e) seminalis(es)	Stilet in μm	Stekels n + lengte in μm	Accessorische prostaatvesikel	Access. stekels n + lengte in μm	Genito-intestinaal systeem
<i>A. mediterranea</i>	-	+	-	2	± 55	14, 30-40	-	-	+
<i>A. bathycola</i>	+ (Pr)	?	+	2	± 112	2, 70-80 > 21 ± 60	+	?	+
<i>A. koinocystis</i>	1 (Pr) (?)	+	\pm	1	± 55	20-25, ± 40	- (?)	?	+ (?)
<i>A. semicircularis</i>	1 (Pr)	+	+	2	± 65	± 70 * 48-40	+	3-4 (?), 44-48	+
<i>A. coronata</i>	1 (Pr)	+	+	2	± 150	> 90, 45	+	?	+ (?)
<i>A. helfrechi</i>	?	?	?	2	± 70	4, 40-50	-	-	?
<i>A. oostendensis</i>	1 (Pr)	?	?	2	± 50	2, ± 45 ± 14 , 30-52	+	3, 26-21 ± 10 , 18-20	+
<i>A. itoi</i>	2 (Po)	+	+	2	± 75	-	-	-	+
<i>A. exachroma</i>	?	?	?	1	± 61	2, ± 37 4, 45-52	+ (?)	5, 25-35	?
<i>A. staresoi</i>	-	+	+	2	± 100	± 25 , 40-50	+	± 19 , 28-33	+
<i>A. hasanuddin</i>	?	+	?	2	± 65	4, 20-22	-	-	?
<i>A. keke</i>	?	+	?	2	± 28	-	-	-	?

Tabel 7 : Overzicht van de belangrijkste differentiële kenmerken voor de *Archimonocelis*-soorten

Appendix 2

Tabellen bij deel 2

Tabel 1 : Basisgegevens over de karyologisch onderzochte populaties.

Species	nr. of specimens	nr. of plates	Location	Date
<u>Monocelididae</u>				
<i>Monocelis isabella</i>	3	5	Ligurian Sea (Capraia Island, Italy) - brackish, coarse sand	June 1986 (B)
<i>Monocelis dioculata</i>	4	10	Atlantic Ocean (Roscoff, France) - fine sand	July 1986 (B)
<i>Monocelis lineata</i>	4	14	Thyrrhenian Sea (Giglio Island, Italy) - coarse sand	Dec. 1985 *
	5	11	Ligurian Sea (Capraia Island, Italy) - medium sand	May 1985 *
	4	9	Ligurian Sea (S. Rossore, Italy) - on algae and mussels	Apr. 1984
	4	14	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - on coralline algae	Apr. 1985
	6	9	Adriatic Sea (Punta Marina, Italy) - fine sand	Nov. 1985 *
	8	10	Ionian Sea (Cefalonia, Greece) - coarse sand	Aug. 1981 (B)
	6	9	North Sea (List, Sylt, West-Germany) - fine sand with mud	Sep. 1985
	3	9	Atlantic Ocean (Roscoff, France) - fine sand	July 1986 *
	4	11	Fundy Bay (St. Andrews, Passamaquoddy bay, East-Canada) - on mussels	Aug. 1984
	<i>Monocelis fusca</i>	6	16	North Sea (List, Sylt, West-Germany) - fine sand with mud
3		13	Fundy Bay (St. Andrews, Passamaquoddy bay, East-Canada) - on mussels	Aug. 1985
<i>Monocelis longistyla</i>	4	8	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - medium sand with gravel	Apr. 1984
	3	5	Ligurian Sea (Portoferraio, Elba) - sand with gravel	Oct. 1983 *
	1	1	Adriatic Sea (Punta Marina, Italy) - fine sand	Nov. 1985 *
<i>Pseudomonocelis ophiocephala</i>	4	10	Corsican Sea (Bay of Calvi, harbour, Corse) - coarse sand	May 1983
	2	6	Ligurian Sea (Livorno, Italy) - gravel	Apr. 1984
	3	6	Corsican Sea (Bay of Calvi, Plage de l'Alga, Corse) - medium sand	May 1983
<i>Pseudomonocelis agilis</i>	3	10	Thyrrhenian Sea (Giglio Island, Italy) - brackish, coarse sand	May 1986 (B)
<i>Duplominona longicirrus</i>	1	2	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	Apr. 1985
<i>Duplominona paucispina</i>	3	5	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 10m, fine sand	May 1983
<i>Duplominona corsicana</i>	3	5	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 30m, medium sand	May 1983
<i>Duplominona septentrionalis</i>	1	8	Atlantic Ocean (Roscoff, France) - coarse sand with gravel	July 1986 *
<i>Duplominona celtica</i>	2	6	Atlantic Ocean (Roscoff, France) - fine sand	July 1986 *
<i>Duploperaclistus circocirrus</i>	3	5	North Sea (Oostende, Belgium) - medium sand	Nov. 1982
<i>Minona</i> sp.	1	5	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	May 1983
<i>Minona trigonopora</i>	2	5	Gulf of Lyon (Etang de Canet, France) - brackish, mud	Oct. 1987

Vervolg tabel 1

Species	nr. of specimens	nr. of plates	Location	Date
<i>Promonotus sphaerobursa</i>	2	3	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	Sep. 1983
<i>Promonotus schultzei</i>	15	10	Dievengat (Flanders, Belgium) - brackish, mud	Nov. 1982
	5	10	North Sea (List, Sylt, West-Germany) - brackish, fine sand with mud	Sep. 1985
	4	10	Lecce (Italy) - brackish, mud	Oct. 1984 *
		13	Atlantic Ocean (Roscoff, France) - brackish, fine sand	July 1986 *
<i>Promonotus ponticus</i>	8	10	Thyrrhenian Sea (Castiglione d. Pescaia, Italy) - brackish, fine sand	Feb. 1987 (D)
<i>Promonotus arcassonensis</i>	2	15	Atlantic Ocean (Roscoff, France) - fine sand	July 1986 *
<i>Promonotus marci</i>	5	10	North Sea (Oostende, Belgium) - medium sand	Sep. 1982
<i>Promonotus priapuliformis</i>	2	6	Adriatic Sea (Punta Marina, Italy) - fine sand	Nov. 1985 *
<i>Archilina brachycirrus</i>	2	2	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 10m, sand	Sep. 1983
<i>Archilina endostyla</i>	3	10	Thyrrhenian Sea (Follonica, Italy) - fine sand	Nov. 1984 *
<i>Archilina etrusca</i>	3	10	Ligurian Sea (Portoferraio, Elba) - sand with mud	Apr. 1984
<i>Archilina deceptrix</i>	5	12	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 14m, medium sand	May 1983
	6	7	Ligurian Sea (Livorno, Italy) - 3m, coarse sand	Apr. 1986
<i>Inaloe cirrifera</i>	2	6	Adriatic Sea (Laguna di Venezia, Italy) - brack water, sand with mud	June 1987
<i>Inaloe angulicirrus</i>	4	10	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corse)	Apr. 1984
<i>Archiloe rivularis</i>	4	10	Atlantic Ocean (St. Jean de Luz, France) - fresh water, under stones	July 1986 (D)
<i>Archiloe petiti</i>	5	10	North Sea (Zwin, Belgium) - fine sand	Nov. 1982
			Ligurian Sea (Portoferraio, Elba) - sand with mud	Mar. 1985 *
<i>Archiloe westbladi</i>	1	8	The Channel (Ambleteuse, France) - brackish, mud	May 1984
<i>Monocelopsis otoplanoides</i>	5	11	North Sea (Oostende, Belgium) - medium sand	Nov. 1982
<i>Monocelopsis septentrionalis</i>	8	10	North Sea (List, Sylt, West-Germany) - coarse sand	Sep. 1985
<i>Archilopsis unipunctata</i>	1	6	Fundy Bay (St. Andrews, Passamaquoddy bay, Canada) - sand with mud	Aug. 1984
	5	10	Skagerrak (Kristineberg, Sweden) - sand	July 1986 (D)
<i>Archilopsis arenaria</i>	17	10	North Sea (Oostende, De Panne and Zwin, Belgium) - fine sand	May 1983
	10	6	North Sea (List, Sylt, West-Germany) - fine sand	Sep. 1985
	6		Atlantic Ocean (Roscoff, France) - fine sand	July 1986 *
<i>Archilopsis spinosa</i>	5	10	North Sea (List, Sylt, West-Germany) - fine sand	Sep. 1985
	6	10	Atlantic Ocean (Roscoff, France) - fine sand	July 1986 *
<i>Archilopsis marifuga</i>	4	10	North Sea (Zwin lagoon, Belgium) - brackish, sand	May 1983
	2	10	The Channel (Ambleteuse, France) - brackish, sand with mud	May 1984
	2	10	Fundy Bay (St. Andrews, Passamaquoddy bay, Canada) - brackish, sand with mud	Aug. 1984
<i>Boreocelis filicauda</i>	3	5	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	Apr. 1985
<i>Boreocelis urodasyoides</i>	3	5	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 9-35m, sand	May 1983
<u>Archimonocelididae</u>				
<i>Archimonocelis oostendensis</i>	16	13	North Sea (Mariakerke, Belgium) - fine sand	Nov. 1982
<i>Archimonocelis exachroma</i>	1	10	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	Apr. 1984
<i>Archimonocelis staresol</i>	2	5	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 15m, coarse sand	May 1983
<i>Archimonocelis mediterranea</i>	3	5	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	May 1983
<i>Calviria solaris</i>	7	13	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - medium sand	May 1983
<i>Calviria subltoralis</i>	1	9	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	Apr. 1985

Vervolg tabel 1

Species	nr. of specimens	nr. of plates	Location	Date
<u>Coelogynoporidae</u>				
<i>Coelogynopora forcipis</i>	2	6	North Sea (Cadzand, Netherland) - fine sand	May 1983
<i>Coelogynopora biarmata</i>	5	5	Channel (Ambleteuse, France) - medium sand	May 1984
<i>Carenscoilia bidentata</i>	2	1	North Sea (Zwin, Belgium) - lagoon, medium sand	May 1983
<i>Carenscoilia biforamen</i>	6	8	North Sea (Mariakerke and Oostende, Belgium) - sand	Nov. 1982
<i>Invenusta</i> sp.1	1	7	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - sand	Apr. 1984
	1	1	Ligurian Sea (Marina di Pisa, Italy) - medium sand	Apr. 1984
<i>Vennuccia campana</i>	1	9	Ligurian Sea (Calambrone, Italy) - sand	Dec. 1981 *
<i>Cirrifera aculeata</i>	6	10	North Sea (Zwin, Belgium) - lagoon, medium sand, coarse	May 1983
<i>Cirrifera cirrifera</i>	3	7	Fundy Bay (St. Andrews, Passamoquoddy bay, East-Canada) - fine sand	Aug. 1984
<i>Cirrifera</i> sp.1			North Sea (Knokke, Belgium) - medium sand	May 1986
<u>Otoplanidae</u>				
<i>Archotoplana holotricha</i>	2	7	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - brackish, sand	May 1983
<i>Otoplana truncaspina</i>	4	8	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - medium sand	May 1983
<i>Monostychoplana</i> sp.1	7	21	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	May 1983
<i>Otoplanella baltica</i>	2	3	North Sea (Cadzand, Netherland) - fine sand	May 1983
			North Sea (Knokke, Belgium) - fine sand	June 1986
<i>Otoplanella schultzi</i>	4	7	Baltic Sea (Kiel, West-Germany) - fine sand	Sep. 1985
<i>Pseudorthoplana foliacea</i>	1	7	Ligurian Sea (Meloria shoals, Livorno, Italy) - 30m, gravel	Apr. 1984
<i>Xenotoplana acus</i>	3	15	Ligurian Sea (Meloria shoals, Livorno, Italy) - 30m, gravel	Apr. 1984
<i>Parotoplana</i> sp.1	5	12	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	May 1983
<i>Parotoplana procerostyla</i>	1	1	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - medium sand	Apr. 1984
	2	16	Ligurian Sea (Portoferraio, Elba) - sand with gravel	Apr. 1984
<i>Parotoplana multispinosa</i>	3	3	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 35m, medium sand	Apr. 1985
<i>Parotoplana renatae</i>	6	24	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - gravel	Apr. 1984 Apr. 1985
<i>Parotoplana papii</i>	3	6	North Sea (Zwin, Belgium) - medium sand	May 1983
<i>Parotoplana</i> sp.2	7	8	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - 10m, sand	May 1983
<i>Parotoplana macrostyla</i>				
<i>Postbursoplana propontica</i>	2	5	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - brackish, medium sand	Apr. 1984
<i>Triporeiplana synsiphonioides</i>	14	26	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica) - brackish, gravel	Apr. 1984
<i>Parotoplanide</i> sp.1	4	16	Ligurian Sea (Meloria shoals, Livorno, Italy) - 30m, gravel	Apr. 1984
<u>Nematoplanidae</u>				
<i>Nematoplana</i> sp.1	1	6	Corsican Sea (Bay of Calvi, Corsica)	May 1983
<i>Nematoplana coelogynoporoides</i>	8	8	North Sea (Zwin, Belgium) - medium sand	May 1983
<u>Polystyliphoridae</u>				
<i>Polystyliphora filum</i>	5	7	Fundy Bay (St. Andrews, Passamoquoddy bay, Canada) - sand	Aug. 1984

Tabel 2 : Samenvatting van de belangrijkste karyologische gegevens voor iedere populatie. n : het haploid aantal chromosomen, μm : haploide genomelengte en N.F. : "fundamental number".

Species	n	μm	N.F.	Species	n	μm	N.F.
<u>Monocelididae</u>				<u>Archimonocelididae</u>			
<i>Monocelis isabella</i>	2	7.89	4	<i>Archimonocelis oostendensis</i>	6	17.82	10
<i>Monocelis dioculata</i>	2	7.19	3	<i>Archimonocelis esachroma</i>	6	21.02	10
<i>Monocelis lineata</i>	3	6.34	6	<i>Archimonocelis staresoi</i>	12	16.92	16
<i>Monocelis fusca</i>	3	6.30	6	<i>Archimonocelis mediterranea</i>	12	19.53	19
<i>Monocelis longistyla</i>	3	6.44	4	<i>Calviria solaris</i>	6	17.80	11
<i>Pseudomonocelis ophiocephala</i>	3	13.89	4	<i>Calviria sublitoralis</i>	6	16.99	7
<i>Pseudomonocelis agilis</i>	3	11.83	4	<u>Coelogyneporidae</u>			
<i>Duplominona longicirrus</i> [*]	3	13.00	5	<i>Coelogynepora forcipis</i>	8	18.79	12
<i>Duplominona paucispina</i> [*]	3	8.63	5	<i>Coelogynepora biarmata</i>	11	15.68	15
<i>Duplominona corsicana</i> [*]	3	13.93	5	<i>Carenscoilia bidentata</i>	6	17.62	12
<i>Duplominona septentrionalis</i> [*]	3	10.96	5	<i>Carenscoilia biforamen</i>	8	15.85	13
<i>Duplominona celtica</i> [*]	3	10.01	5	<i>Invenusta</i> sp.1	10	22.73	13
<i>Duploperaclistus circocirrus</i> [*]	3	8.64	5	<i>Vannuccia campana</i>	6	11.28	11
<i>Minona</i> sp. [*]	3	8.88	5	<i>Cirrifera aculeata</i>	9	19.27	12
<i>Promonotus sphaerobursa</i>	3	8.29	5	<i>Cirrifera cirrifera</i>	10	14.25	18
<i>Promonotus schultzei</i> [*]	3	9.08	5	<i>Cirrifera</i> sp.1	11	16.49	12
<i>Promonotus ponticus</i> [*]	3	11.31	5	<u>Otoplanidae</u>			
<i>Promonotus arcassonensis</i>	4	8.99	6	<i>Archotoplana holotricha</i>	7	15.30	11
<i>Promonotus marci</i>	5	10.04	6	<i>Otoplana truncaspina</i>	9	16.89	15
<i>Promonotus priapuliformis</i>	5	9.03	6	<i>Monostichoplana</i> sp.1	5	14.27	8
<i>Archilina endostyla</i> [*]	3	6.80	5	<i>Otoplanella baltica</i>	8	12.78	14
<i>Archilina brachycirrus</i> [*]	3	8.64	5	<i>Otoplanella schultzei</i>	8	18.41	13
<i>Archilina etrusca</i> [*]	3	8.15	5	<i>Pseudorthoplana foliacea</i>	4	15.21	7
<i>Archilina deceptrix</i> [*]	3	10.85	5	<i>Xenotoplana acus</i>	4	17.85	7
<i>Inaloe angulicirrus</i>	4	12.35	6	<i>Parotoplana</i> sp.1	5	10.70	10
<i>Archiloea rivularis</i>	4	12.54	6	<i>Parotoplana renatae</i>	6	13.73	11
<i>Archiloea petiti</i>	4	12.06	5	<i>Parotoplana macrostyla</i>	6	16.85	11
<i>Archiloea westbladi</i>	4	12.91	5	<i>Parotoplana procerostyla</i>	7	11.95	13
<i>Monocelopsis otoplanoides</i>	5	9.34	5	<i>Parotoplana</i> sp.2	7	13.23	13
<i>Monocelopsis septentrionalis</i>	5	8.56	9	<i>Parotoplana multispinosa</i>	8	21.63	14
<i>Archilopsis unipunctata</i>	5	13.55	6	<i>Parotoplana papli</i>	8	16.07	12
<i>Archilopsis arenaria</i>	5	12.05	6	<i>Postbursoplana propontica</i>	8	17.16	14
<i>Archilopsis spinosa</i>	5	13.68	5	<i>Triporoplana synsiphonioides</i>	8	19.58	14
<i>Archilopsis marifuga</i>	5	13.12	5	<i>Parotoplanidae</i> sp.1	9	18.10	17
<i>Boreocelis fillicauda</i> [*]	3	8.99	5	<u>Unguliphora</u>			
<i>Boreocelis urodasyoides</i>	4	11.77	7	<i>Nematoplana</i> sp.1	6	15.5	12
				<i>Nematoplana coelogyneporoides</i>	11	13.62	22
				<i>Polystyliphora filum</i>	9	20.08	17

Tabel 3 : Karyometrische gegevens voor het genus *Monocelis*

Populatie	Chromosoom			Haploide genoom - lengte (µm)	
	1	2	3		
<u><i>Monocelis lineata</i></u>					
Giglio	r.l. :	35.68±1.10	34.12±1.73	30.19±1.56	5.81±0.58
	c.l. :	32.68±3.02	46.33±2.26	36.72±2.19	
	lengte (µm) :	2.07±0.23	1.97±0.20	1.75±0.22	
	nomenc. :	sm	m	sm	
Capraia	r.l. :	36.09±1.03	33.95±2.01	30.30±1.44	5.69±0.37
	c.l. :	31.40±2.66	45.12±1.87	35.76±2.56	
	lengte (µm) :	2.07±0.18	1.91±0.15	1.72±0.13	
	nomenc. :	sm	m	sm	
S. Rossore	r.l. :	36.01±1.92	34.11±0.83	29.88±2.27	6.34±0.79
	c.l. :	29.54±1.42	45.98±1.99	36.36±3.04	
	lengte (µm) :	2.28±0.28	2.16±0.21	1.89±0.38	
	nomenc. :	sm	m	sm	
Baai van Calvi	r.l. :	35.91±2.07	34.49±2.62	29.59±2.05	5.95±0.44
	c.l. :	31.52±3.20	44.71±2.29	38.49±4.32	
	lengte (µm) :	2.14±0.22	2.05±0.19	1.76±0.19	
	nomenc. :	sm	m	m	
Punta Marina	r.l. :	36.52±0.99	34.54±1.76	29.21±1.43	6.30±1.16
	c.l. :	31.65±2.62	44.76±2.02	37.31±2.18	
	lengte (µm) :	2.30±0.43	2.17±0.38	1.83±0.38	
	nomenc. :	sm	m	sm	
Cefalonia	r.l. :	37.46±1.47	33.61±1.07	29.74±1.51	5.33±0.65
	c.l. :	31.06±2.62	44.66±2.49	35.07±2.61	
	lengte (µm) :	2.00±0.28	1.79±0.26	1.58±0.19	
	nomenc. :	sm	m	sm	
List	r.l. :	37.00±1.52	33.83±1.54	29.15±2.30	6.50±1.12
	c.l. :	31.48±2.02	42.61±2.46	36.74±3.92	
	lengte (µm) :	2.41±0.45	2.19±0.35	1.89±0.37	
	nomenc. :	sm	m	sm	
gemiddelde Europese populaties	r.l. :	36.34±1.51	34.11±1.82	29.73±1.80	6.05±0.83
	c.l. :	31.37±2.65	44.99±2.40	36.79±3.16	
	lengte (µm) :	2.22±0.33	2.08±0.28	1.81±0.28	
	nomenc. :	sm	m	sm	
Roscoff	r.l. :	35.40±1.62	35.00±1.58	29.60±1.41	6.96±0.51
	c.l. :	21.15±3.92	11.19±2.67	28.92±4.14	
	lengte (µm) :	2.46±0.18	2.44±0.23	2.06±0.20	
	nomenc. :	sm	t	sm	
St. Andrews	r.l. :	35.71±1.95	34.10±1.41	30.18±1.63	7.25±1.09
	c.l. :	23.94±3.09	45.85±1.76	38.46±2.95	
	lengte (µm) :	2.57±0.31	2.48±0.44	2.19±0.37	
	nomenc. :	st	m	m	
<u><i>Monocelis fusca</i></u>					
List	r.l. :	37.20±1.31	33.30±1.07	29.50±1.28	5.60±0.55
	c.l. :	39.11±1.70	43.29±2.21	38.61±2.61	
	lengte (µm) :	2.09±0.22	1.86±0.18	1.65±0.20	
	nomenc. :	m	m	m	
St. Andrews	r.l. :	37.15±1.29	33.05±1.25	29.79±1.72	7.15±0.60
	c.l. :	36.24±2.10	44.74±2.07	37.99±3.71	
	lengte (µm) :	2.66±0.25	2.36±0.20	2.13±0.22	
	nomenc. :	sm	m	m	
gemiddelde	r.l. :	37.18±1.28	33.19±1.14	29.63±1.47	6.30±0.97
	c.l. :	37.73±2.38	43.99±2.23	38.32±3.14	
	lengte (µm) :	2.34±0.37	2.09±0.31	1.87±0.31	
	nomenc. :	m	m	m	

Vervolg tabel3

Populatie	Chromosoom			Haploide genoom lengte (µm)
	1	2	3	
<u>Monocelis isabella</u>				
Capraia	r.l. :	67.02±1.67	32.97±1.67	
	c.i. :	32.24±2.05	43.94±2.56	7.89±0.59
	lengte (µm) :	5.29±0.39	2.60±0.26	
	nomencl. :	sm	m	
<u>Monocelis dioculata</u>				
Roscoff	r.l. :	69.91±2.24	30.09±2.25	
	c.i. :	48.52±0.63	17.92±2.62	7.19±0.59
	lengte (µm) :	5.03±0.51	2.16±0.17	
	nomencl. :	m	st	
<u>Monocelis longistyla</u>				
Baai van Calvi	r.l. :	37.26±2.07	36.01±1.62	26.73±1.43
	c.i. :	45.42±2.06	8.30±2.29	22.45±2.94
	lengte (µm) :	2.65±0.38	2.58±0.50	1.79±0.52
	nomencl. :	m	t	st
Portoferraio	r.l. :	37.85±2.91	35.03±2.57	27.12±1.03
	c.i. :	48.05±1.93	11.78±4.97	18.70±4.21
	lengte (µm) :	2.02±0.35	1.84±0.28	1.44±0.17
	nomencl. :	m	t	st
Punta Marina	r.l. :	38.52	34.97	26.50
	c.i. :	46.10	6.25	14.43
	lengte (µm) :	2.07	1.88	1.43
	nomencl. :	m	t	st
gemiddelde	r.l. :	37.66±2.37	35.45±2.02	26.89±1.25
	c.i. :	46.63±2.31	9.03±3.27	20.23±4.81
	lengte (µm) :	2.38±0.46	2.26±0.55	1.71±0.38
	nomencl. :	m	t	st

Tabel 4 : Karyometrische gegevens voor het genus *Pseudomonocelis*

Populatie	Chromosoom			Haploide genoom- lengte (µm)
	1	2	3	
<u>Pseudomonocelis ophiocephala</u>				
Calvi (haven)	r.l. :	32.27±0.99	34.59±1.83	28.09±1.34
	c.i. :	13.46±2.45	39.33±2.40	13.57±3.98
	lengte (µm) :	4.79±0.45	4.46±0.52	3.62±0.49
	nomencl. :	st	m	st
Livorno	r.l. :	38.21±1.36	32.41±1.42	29.38±1.11
	c.i. :	12.45±1.56	38.02±2.36	19.45±2.41
	lengte (µm) :	5.97±0.71	5.05±0.54	4.58±0.52
	nomencl. :	t	m	st
gemiddelde	r.l. :	37.62±1.20	33.77±1.97	28.57±1.38
	c.i. :	13.08±2.16	38.84±2.39	15.78±4.48
	lengte (µm) :	5.23±0.79	4.68±0.59	3.98±0.68
	nomencl. :	st	m	st
<u>Pseudomonocelis ophiocephala</u>				
Calvi (Plage de l'Alga)	r.l. :	36.19±1.63	34.95±2.47	28.85±1.71
	c.i. :	23.5 ±1.92	33.87±3.03	21.61±3.58
	lengte (µm) :	4.86±0.38	4.70±0.39	3.94±0.33
	nomencl. :	st	sm	st
<u>Pseudomonocelis agilis</u>				
Giglio	r.l. :	35.94±1.22	32.78±1.71	31.30±1.40
	c.i. :	12.27±3.03	40.85±2.07	11.62±2.73
	lengte (µm) :	4.27±0.75	3.87±0.71	3.36±1.20
	nomencl. :	t	m	t

Tabel 5 : Karyometrische gegevens voor het genus *Duplominona* en *Duploeraclistus*

Populatie	Chromosoom			Haploïde genoom- lengte (µm)	
	1	2	3		
<u>Duplominona longicirrus</u>					
Calvi	r.l. :	44.85±0.81	31.72±0.40	23.42±0.39	13.00±0.06
	c.l. :	42.43±0.18	42.43±1.92	12.45±3.24	
	lengte (µm) :	5.82±0.10	4.13±0.08	3.05±0.07	
	nomenc. :	m	m	t	
<u>Duplominona corsicana</u>					
Calvi	r.l. :	42.43±0.66	37.39±0.83	20.02±1.42	13.93±1.95
	c.l. :	45.98±1.63	46.63±1.53	8.84±4.84	
	lengte (µm) :	5.88±0.91	5.19±0.72	2.84±0.53	
	nomenc. :	m	m	t	
<u>Duplominona paucispina</u>					
Calvi	r.l. :	44.35±4.59	34.09±2.60	21.54±4.04	8.63±0.41
	c.l. :	47.19±0.80	41.31±3.35	10.78±7.66	
	lengte (µm) :	3.82±0.37	2.94±0.34	1.85±0.33	
	nomenc. :	m	m	t	
<u>Duplominona septentrionalis</u>					
Roscoff	r.l. :	42.58±2.36	38.19±2.74	19.23±0.99	10.96±1.26
	c.l. :	45.53±2.75	41.49±2.01	9.70±1.68	
	lengte (µm) :	4.65±0.47	4.21±0.67	2.11±0.23	
	nomenc. :	m	m	t	
<u>Duplominona celtica</u>					
Roscoff	r.l. :	41.96±1.14	35.53±2.21	22.50±2.67	10.01±1.24
	c.l. :	45.74±1.39	45.46±1.82	18.05±4.80	
	lengte (µm) :	4.18±0.43	3.57±0.57	2.25±0.38	
	nomenc. :	m	m	st	
<u>Duploeraclistus circocirrus</u>					
Oostende	r.l. :	44.65±1.45	36.68±2.51	18.63±1.83	8.64±0.40
	c.l. :	45.55±1.94	34.09±1.25	11.17±5.01	
	lengte (µm) :	3.86±0.16	3.11±0.30	1.74±0.14	
	nomenc. :	m	sm	t	

Tabel 6 : Karyometrische gegevens voor het genus *Minona*

Populatie	Chromosoom			Haploïde genoom- lengte (µm)	
	1	2	3		
<u>Minona sp.</u>					
Calvi	r.l. :	47.59±2.74	35.52±1.42	16.89±1.81	8.88±0.49
	c.l. :	44.48±2.94	38.58±2.68	8.52±7.66	
	lengte (µm) :	4.23±0.70	3.14±0.38	1.48±0.72	
	nomenc. :	m	m	t	
<u>Minona trigonopora</u>					
Etang de Cannet	r.l. :	39.39±1.30	36.08±0.47	24.52±1.71	14.61±0.86
	c.l. :	19.05±2.05	20.82±1.51	31.71±1.71	
	lengte (µm) :	5.76±0.42	5.28±0.34	3.58±0.28	
	nomenc. :	st	st	sm	

Tabel 7 : Karyometrische gegevens voor het genus *Promonotus*

Populatie	Chromosoom					Haploïde genoom- lengte (µm)
	1	2	3	4	5	
<u><i>Promonotus sphaerobursa</i></u>						
Calvi	r.l. :	47.40±3.07	33.69±2.16	18.91±0.91		
	c.l. :	46.21±1.07	46.03±1.92	5.25±4.36		8.29±1.14
	lengte (µm) :	3.91±0.29	2.81±0.57	1.57±0.29		
	nomncl. :	m	m	t		
<u><i>Promonotus schultzei</i></u>						
Dievengat	r.l. :	44.15±2.55	34.10±1.54	21.75±2.03		
	c.l. :	46.61±2.14	43.67±1.59	20.85±2.11		9.05±0.85
	lengte (µm) :	3.85±0.54	3.13±0.36	2.06±0.17		
	nomncl. :	m	m	st		
Llist	r.l. :	44.64±1.38	32.85±1.76	22.50±1.76		
	c.l. :	46.90±1.45	42.76±2.15	19.86±3.44		8.26±0.83
	lengte (µm) :	3.68±0.34	2.72±0.35	1.86±0.24		
	nomncl. :	m	m	st		
Lecce	r.l. :	44.85±1.30	32.80±1.71	22.39±1.39		
	c.l. :	47.94±0.93	45.22±1.08	22.02±2.01		9.94±0.76
	lengte (µm) :	4.46±0.43	3.25±0.22	2.23±0.24		
	nomncl. :	m	m	st		
Roscoff	r.l. :	44.71±1.60	33.96±1.61	21.34±1.35		
	c.l. :	47.38±1.30	42.70±2.89	19.30±3.79		9.90±0.69
	lengte (µm) :	4.43±0.40	3.36±0.28	2.11±0.14		
	nomncl. :	m	m	st		
<u><i>Promonotus ponticus</i></u>						
Castiglione d. Pescara	r.l. :	43.45±2.48	33.75±1.99	22.80±1.99		
	c.l. :	47.09±0.87	42.74±1.89	19.76±3.78		11.31±1.13
	lengte (µm) :	4.93±0.68	3.80±0.29	2.58±0.33		
	nomncl. :	m	m	st		
<u><i>Promonotus arcassonensis</i></u>						
Roscoff	r.l. :	28.69±1.79	27.01±1.63	22.56±1.65	21.80±1.46	
	c.l. :	14.13±5.19	37.54±6.12	36.82±5.96	18.97±3.29	8.99±0.74
	lengte (µm) :	2.57±0.20	2.43±0.27	2.03±0.27	1.96±0.21	
	nomncl. :	st	m	sm	st	
<u><i>Promonotus marci</i></u>						
Oostende	r.l. :	23.38±1.33	21.41±0.95	19.37±0.42	19.18±1.79	16.46±1.84
	c.l. :	9.63±2.54	11.42±4.89	10.92±2.82	35.12±3.98	11.44±3.99
	lengte (µm) :	2.35±0.31	2.15±0.27	1.95±0.20	1.92±0.19	1.67±0.22
	nomncl. :	t	t	t	sm	t
<u><i>Promonotus priapuliformis</i></u>						
Punta Marina	r.l. :	24.78±0.94	22.31±0.94	20.49±0.70	18.82±0.29	13.59±0.87
	c.l. :	17.54±2.91	21.53±2.29	19.36±3.12	19.64±3.31	41.37±2.78
	lengte (µm) :	2.24±0.18	2.01±0.14	1.85±0.12	1.70±0.11	1.22±0.10
	nomncl. :	st	st	st	st	m

Tabel 8 : Karyometrische gegevens voor het genus *Archilina*

Populatie	Chromosoom			Haploïde genoom- lengte (µm)	
	1	2	3		
<u><i>Archilina endostyla</i></u>					
Follonica	r.l. :	47.54±1.61	34.42±1.35	18.04±1.93	6.80±0.59
	c.l. :	44.96±1.86	46.11±2.16	10.63±2.74	
	lengte (µm) :	3.24±0.32	2.34±0.27	1.22±0.12	
	nomenc. :	m	m	t	
<u><i>Archilina etrusca</i></u>					
Elba	r.l. :	46.76±1.69	35.74±1.77	17.36±1.72	8.15±0.54
	c.l. :	45.29±2.33	44.61±1.91	16.09±3.97	
	lengte (µm) :	3.81±0.33	2.91±0.25	1.41±0.13	
	nomenc. :	m	m	st	
<u><i>Archilina deceptrix</i></u>					
Calvi	r.l. :	45.72±2.96	36.34±1.74	17.95±3.42	11.94±2.96
	c.l. :	46.23±1.59	42.22±1.58	4.77±3.37	
	lengte (µm) :	5.52±1.56	4.36±1.20	2.06±0.26	
	nomenc. :	m	m	t	
Livorno	r.l. :	45.94±1.67	36.77±1.27	17.37±1.42	9.61±1.49
	c.l. :	47.25±1.67	41.40±1.31	17.30±3.60	
	lengte (µm) :	4.42±0.83	3.52±0.50	1.66±0.22	
	nomenc. :	m	m	st	
gemiddelde	r.l. :	45.82±2.37	36.53±1.50	17.68±2.61	10.85±2.61
	c.l. :	46.71±1.65	41.84±1.47	10.62±7.29	
	lengte (µm) :	5.01±1.35	3.97±1.01	1.87±0.31	
	nomenc. :	m	m	t	
<u><i>Archilina brachycirrus</i></u>					
Calvi	r.l. :	45.05±0.64	33.74±1.58	21.21±0.93	8.64±0.14
	c.l. :	45.16±2.83	38.47±0.44	10.94±2.65	
	lengte (µm) :	3.81±0.01	2.85±0.18	1.79±0.05	
	nomenc. :	m	m	t	

Tabel 9 : Karyometrische gegevens voor het genus *Inaloea*

Populatie	Chromosoom				Haploïde genoom- lengte (µm)	
	1	2	3	4		
<u><i>Inaloea anguicirrus</i></u>						
Calvi	r.l. :	32.27±1.66	28.83±1.31	20.08±1.00	17.81±1.48	12.35±1.44
	c.l. :	40.90±2.19	29.61±2.55	8.07±3.18	7.56±2.83	
	lengte (µm) :	4.07±0.59	3.53±0.50	2.45±0.35	2.17±0.28	
	nomenc. :	m	sm	t	t	
<u><i>Inaloea cirrifera</i></u>						
Venetië	r.l. :	30.81±1.59	26.11±1.34	22.74±0.49	20.34±1.15	12.09±2.09
	c.l. :	46.63±1.85	10.97±4.25	11.47±4.27	8.54±5.10	
	lengte (µm) :	3.73±0.73	3.15±0.56	2.74±0.44	2.45±0.42	
	nomenc. :	m	t	t	t	

Tabel 10 : Karyometrische gegevens voor het genus *Archiloo*

Populatie	Chromosoom				Haploide genoom- lengte (µm)	
	1	2	3	4		
<i>Archiloo rivularis</i>						
St. Jean de Luz	r.l. :	30.01±0.82	27.14±1.35	25.99±0.92	16.82±1.09	
	c.l. :	45.75±2.29	10.34±1.60	43.66±3.86	14.05±2.46	12.54±0.91
	lengte (µm) :	3.76±0.28	3.41±0.29	3.26±0.29	2.11±0.19	
	nomencl. :	m	t	m	st	
<i>Archiloo petiti</i>						
Portoferraio	r.l. :	33.22±1.31	27.67±1.40	20.43±1.56	18.67±1.43	
	c.l. :	39.88±1.02	22.44±1.84	23.13±2.60	9.28±2.73	17.87±1.47
	lengte (µm) :	5.95±0.56	4.95±0.48	3.66±0.46	3.33±0.27	
	nomencl. :	m	st	st	t	
Zwin	r.l. :	32.40±1.57	26.72±1.26	21.86±1.04	19.01±1.06	
	c.l. :	41.99±1.14	23.51±2.70	24.17±2.28	20.03±1.98	12.06±1.42
	lengte (µm) :	3.91±0.52	3.22±0.42	2.63±0.31	2.28±0.29	
	nomencl. :	m	st	st	st	
<i>Archiloo westbladi</i>						
Ambleteuse	r.l. :	31.19±1.17	26.57±0.98	22.22±0.02	20.00±0.16	
	c.l. :	41.09±1.50	21.78±0.19	23.47±3.20	21.66±0.67	12.91±1.57
	lengte (µm) :	3.92±0.63	3.52±0.33	2.87±0.44	2.60±0.47	
	nomencl. :	m	st	st	st	

Tabel 11 : Karyometrische gegevens voor het genus *Monocelopsis*

Populatie	Chromosoom					Haploide genoom- lengte (µm)	
	1	2	3	4	5		
<i>Monocelopsis otoplanoides</i>							
Oostende	r.l. :	25.07±1.37	22.39±1.01	20.03±0.89	17.41±1.08	15.19±1.38	
	c.l. :	17.16±4.22	18.07±4.48	20.65±5.05	22.62±4.42	23.72±4.58	9.34±0.96
	lengte (µm) :	2.36±0.26	2.05±0.36	1.89±0.22	1.64±0.20	1.42±0.18	
	nomencl. :	st	st	st	st	st	
<i>Monocelopsis septentrionalis</i>							
List	r.l. :	25.67±1.03	22.71±1.29	20.35±1.20	17.37±1.47	13.89±1.70	
	c.l. :	41.62±1.22	30.03±3.32	37.72±4.59	32.11±4.63	17.94±3.62	8.56±1.16
	lengte (µm) :	2.20±0.31	1.94±0.29	1.74±0.25	1.48±0.21	1.19±0.25	
	nomencl. :	m	sm	m	sm	st	

Tabel 12 : Karyometrische gegevens voor het genus *Archilopsis*

Populatie	Chromosoom					Haploïde genom- lengte (µm)	
	1	2	3	4	5		
<u>Archilopsis unipunctata</u>							
St. Andrews	r.l. :	24.07±1.71	21.86±2.16	20.69±1.32	17.98±1.14	15.39±1.06	
	c.l. :	≤12.5	37.50±2.26	≤12.5	≤12.5	≤12.5	13.02±0.92
	lengte (µm) :	3.13±0.42	2.82±0.24	2.68±0.28	2.38±0.25	2.01±0.14	
	nomencl. :	t	m/sm	t	t	t	
Kristineberg	r.l. :	23.19±0.77	21.25±1.92	20.37±0.94	18.87±0.77	16.32±0.63	
	c.l. :	≤12.5	34.88±2.22	≤12.5	≤12.5	≤12.5	14.09±1.74
	lengte (µm) :	3.26±0.36	3.00±0.51	2.86±0.37	2.65±0.33	2.30±0.31	
	nomencl. :	t	sm	t	t	t	
gemiddelde	r.l. :	23.63	21.55	20.53	18.42	15.85	
	c.l. :	≤12.5	36.19	≤12.5	≤12.5	≤12.5	13.55
	lengte (µm) :	3.19	2.91	2.77	2.51	2.15	
	nomencl. :	t	sm	t	t	t	
<u>Archilopsis arenaria</u>							
De Panne	r.l. :	24.52±1.80	21.19±1.09	20.90±1.06	17.99±0.79	15.39±1.17	
	c.l. :	≤12.5	33.56±3.07	≤12.5	≤12.5	≤12.5	12.59±0.63
	lengte (µm) :	3.08±0.21	2.67±0.26	2.63±0.21	2.27±0.27	1.94±0.26	
	nomencl. :	t	sm	t	t	t	
Oostende	r.l. :	23.03±1.05	22.52±0.49	21.25±0.53	17.90±1.40	15.35±0.41	
	c.l. :	≤12.5	35.14±2.50	≤12.5	≤12.5	≤12.5	13.97±2.02
	lengte (µm) :	3.21±0.41	3.11±0.47	2.97±0.38	2.25±0.49	2.16±0.33	
	nomencl. :	t	sm	t	t	t	
Zwin	r.l. :	23.12±1.47	21.19±1.25	20.38±0.49	18.85±1.14	16.60±1.49	
	c.l. :	≤12.5	33.27±2.43	≤12.5	≤12.5	≤12.5	11.34±0.95
	lengte (µm) :	2.63±0.33	2.43±0.28	2.34±0.20	2.10±0.20	1.84±0.17	
	nomencl. :	t	sm	t	t	t	
Sylt	r.l. :	23.02±1.03	21.04±1.03	20.5±0.46	18.8±0.57	16.63±0.86	
	c.l. :	≤12.5	35.19±3.30	≤12.5	≤12.5	≤12.5	11.09±1.77
	lengte (µm) :	2.55±0.38	2.33±0.37	2.28±0.39	1.99±0.55	1.84±0.31	
	nomencl. :	t	sm	t	t	t	
Roscoff	r.l. :	22.39±1.08	21.90±2.13	20.42±0.95	18.67±0.90	16.54±1.01	
	c.l. :	≤12.5	33.96±3.22	≤12.5	≤12.5	≤12.5	11.24±1.26
	lengte (µm) :	2.58±0.33	2.47±0.39	2.30±0.25	2.10±0.25	1.85±0.19	
	nomencl. :	t	sm	t	t	t	
gemiddelde	r.l. :	23.22	21.57	20.69	18.44	16.10	
	c.l. :	≤12.5	34.22	≤12.5	≤12.5	≤12.5	12.05
	lengte (µm) :	2.81	2.60	2.50	2.14	1.93	
	nomencl. :	t	sm	t	t	t	
<u>Archilopsis spinosa</u>							
Sylt	r.l. :	23.05±0.99	21.49±0.70	20.23±0.46	18.62±0.61	16.61±1.04	
	c.l. :	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	13.63±1.28
	lengte (µm) :	3.14±0.25	2.93±0.26	2.76±0.27	2.54±0.26	2.27±0.30	
	nomencl. :	t	t	t	t	t	
Roscoff	r.l. :	22.88±0.80	21.37±0.77	20.18±0.58	18.47±0.91	17.10±1.07	
	c.l. :	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	13.73±2.51
	lengte (µm) :	3.15±0.66	2.94±0.60	2.77±0.49	2.53±0.40	2.34±0.42	
	nomencl. :	t	t	t	t	t	
gemiddelde	r.l. :	22.96	21.43	20.20	18.54	16.85	
	c.l. :	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	13.68
	lengte (µm) :	3.14	2.93	2.76	2.53	2.30	
	nomencl. :	t	t	t	t	t	

Vervolg tabel 12

Populatie	Chromosoom					Haploïde genoom- lengte (µm)	
	1	2	3	4	5		
<i>Archilopsis marifuga</i>							
Zwin	r.l. :	25.58±1.65	22.03±0.70	19.58±0.93	17.47±0.88	15.39±1.00	13.21±2.39
	c.l. :	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	
	lengte (µm) :	3.35±0.64	2.83±0.56	2.61±0.48	2.34±0.45	2.08±0.47	
	nomencl. :	t	t	t	t	t	
Ambleteuse	r.l. :	23.96±1.09	21.23±0.38	20.28±0.83	18.43±0.49	16.09±1.57	13.91±3.56
	c.l. :	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	
	lengte (µm) :	3.33±0.09	2.95±0.99	2.80±0.62	2.56±0.62	2.27±0.47	
	nomencl. :	t	t	t	t	t	
St. Andrews	r.l. :	23.95±1.04	21.56±0.54	19.65±0.86	18.37±0.76	16.49±0.68	12.24±0.43
	c.l. :	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	
	lengte (µm) :	2.93±0.14	2.63±0.10	2.40±0.12	2.26±0.15	2.02±0.12	
	nomencl. :	t	t	t	t	t	
gemiddelde	r.l. :	24.49	21.61	19.84	18.09	15.99	13.12
	c.l. :	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	≤12.5	
	lengte (µm) :	3.20	2.82	2.60	2.39	2.12	
	nomencl. :	t	t	t	t	t	

Tabel 13 : Karyometrische gegevens voor het genus *Boreocelis*

Populatie	Chromosoom				Haploïde genoom- lengte (µm)	
	1	2	3	4		
<i>Boreocelis fillicauda</i>						
Calvi	r.l. :	46.29±1.31	32.70±1.56	21.80±2.87	8.99±1.20	
	c.l. :	46.08±1.38	36.55±2.88	16.17±6.23		
	lengte (µm) :	4.16±0.64	2.95±0.51	1.87±0.17		
	nomencl. :	m	sm	st		
<i>Boreocelis urodasyoides</i>						
Calvi	r.l. :	29.33±1.08	28.41±0.98	22.83±0.72	19.41±1.35	11.77±2.20
	c.l. :	44.63±2.23	42.37±2.27	36.44±3.86	11.91±3.63	
	lengte (µm) :	3.47±0.74	3.35±0.70	2.68±0.47	2.27±0.33	
	nomencl. :	m	m	sm	t	

Tabel 14 : Karyometrische gegevens voor de familie Archimonocelididae

Chromosoom	<i>Calviria sublittoralis</i> (Calvi)	<i>Calviria solaris</i> (Calvi)	<i>Archimonocelis oostendensis</i> (Oostende)	<i>Archimonocelis exachroma</i> (Calvi)	<i>Archimonocelis staresoi</i> (Calvi)	<i>Archimonocelis mediterranea</i> (Calvi)
1	r.l. : 32.15±1.64 c.i. : 45.33±1.78 lengte (µm) : 5.45±1.16 nomencl. : m	29.89±1.87 34.83±3.06 5.32±0.72 sm	21.99±1.00 45.73±1.87 3.92±0.62 m	21.14±1.27 35.49±3.41 4.41±0.35 sm	12.21±0.59 12.68±4.16 2.07±0.23 st	19.98±1.52 40.20±5.17 3.91±0.82 m
2	r.l. : 18.12±1.61 c.i. : <12.5 lengte (µm) : 3.05±0.54 nomencl. : t	20.04±1.22 38.79±3.48 3.56±0.43 m	21.57±0.58 43.01±1.24 3.84±0.56 m	19.62±0.62 7.28±3.27 4.16±0.26 t	11.43±1.06 18.89±2.63 1.93±0.08 st	12.31±2.28 36.73±1.66 2.43±0.72 sm
3	r.l. : 16.35±0.85 c.i. : <12.5 lengte (µm) : 2.76±0.52 nomencl. : t	17.29±0.96 33.53±2.44 3.07±0.35 sm	15.93±1.28 45.31±2.51 2.82±0.34 m	17.22±1.09 35.71±4.47 3.63±0.20 sm	11.21±1.15 31.27±8.21 1.90±0.26 sm	9.53±1.39 21.27±3.52 1.85±0.35 st
4	r.l. : 14.13±0.99 c.i. : <12.5 lengte (µm) : 2.41±0.58 nomencl. : t	17.00±1.68 40.58±3.45 3.03±0.47 m	15.19±0.78 22.21±3.34 2.71±0.48 st	16.00±1.64 7.68±3.72 3.34±0.47 t	9.94±0.39 13.62±3.05 1.68±0.17 st	8.08±0.43 34.23±3.25 1.59±0.36 sm
5	r.l. : 10.62±1.22 c.i. : <12.5 lengte (µm) : 1.83±0.54 nomencl. : t	8.48±1.34 38.77±5.24 1.51±0.31 m	12.66±0.66 41.97±4.36 2.26±0.39 m	13.49±1.82 39.11±4.04 2.93±0.30 m	8.39±0.97 25.3 ±5.71 1.42±0.24 sm	7.66±0.68 20.23±4.37 1.49±0.27 st
6	r.l. : 8.61±1.07 c.i. : <12.5 lengte (µm) : 1.48±0.43 nomencl. : t	7.37±1.22 13.77±5.05 1.31±0.26 st	12.64±1.01 22.11±3.95 2.27±0.50 st	12.56±1.87 44.20±3.21 2.58±0.46 m	8.35±1.22 39.81±2.87 1.42±0.30 m	7.36±0.51 30.30±2.40 1.43±0.26 sm
7	r.l. : c.i. : lengte (µm) : nomencl. :				8.13±0.67 14.50±3.57 1.37±0.13 st	6.77±0.34 34.22±4.15 1.32±0.23 sm
8	r.l. : c.i. : lengte (µm) : nomencl. :				7.50±0.86 20.28±4.47 1.27±0.17 st	6.43±0.49 18.83±3.58 1.25±0.20 st
9	r.l. : c.i. : lengte (µm) : nomencl. :				6.21±0.65 32.67±6.03 1.05±0.11 sm	6.01±0.51 17.26±4.36 1.16±0.15 st
10	r.l. : c.i. : lengte (µm) : nomencl. :				6.15±0.71 15.39±3.70 1.04±0.15 st	5.98±0.22 33.60±4.23 1.16±0.21 sm
11	r.l. : c.i. : lengte (µm) : nomencl. :				5.82±0.71 17.08±6.96 0.98±0.13 st	4.98±0.49 20.39±5.66 0.97±0.16 st
12	r.l. : c.i. : lengte (µm) : nomencl. :				5.07±0.62 6.54±2.48 0.84±0.13 t	4.89±0.21 27.34±5.96 0.95±0.17 sm
Haploide genoom- lengte (µm)	16.99±3.63	17.80±2.04	17.82±2.76	21.02±1.16	16.92±1.39	19.53±3.62

Tabel 15 : Karyometrische gegevens voor de zes monoporida Proseriata die voor de polyploidie hypothese vermeld werden.

Chromosoom	Nematoplana sp. f (Calvi)	Parotoplana renatae (Calvi)	Carenscollia bidentata (Zwin)	Archotoplana holotricha (Calvi)	Carenscollia biforamen (Belgische kust)	Otoplana truncaspina (Calvi)	
1	r.l. : c.l. : lengte (µm) : nomencl. :	32.61±1.45 46.26±1.28 5.04±0.33 m	29.47±2.50 47.53±1.11 3.90±0.55 m	25.25±1.73 38.03±1.31 4.45±0.31 m	19.88±2.23 44.98±4.34 3.04±0.40 st	25.56±1.73 45.33±2.10 4.04±0.37 m	17.69±1.42 41.15±5.54 2.44±0.18 st
2	r.l. : c.l. : lengte (µm) : nomencl. :	19.40±0.67 39.50±3.37 3.00±0.23 m	27.72±2.02 43.96±2.18 3.66±0.36 m	23.82±0.32 46.70±2.70 4.19±0.05 m	16.94±2.06 43.61±4.86 2.60±0.36 m	21.87±1.29 41.74±2.57 3.53±0.40 m	14.29±0.96 41.15±5.54 2.44±0.18 m
3	r.l. : c.l. : lengte (µm) : nomencl. :	13.84±1.79 32.22±6.04 2.15±0.37 sm	13.06±1.78 44.63±1.76 1.80±0.29 m	15.26±0.33 48.17±0.58 2.79±0.03 m	15.75±0.53 30.10±4.88 2.41±0.14 sm	14.17±1.70 11.97±3.28 2.20±0.30 t	12.83±1.31 32.30±3.50 2.17±0.24 sm
4	r.l. : c.l. : lengte (µm) : nomencl. :	13.70±1.18 40.62±3.52 2.12±0.24 m	12.03±0.87 40.39±1.83 1.65±0.20 m	14.69±1.34 44.56±2.23 2.49±0.14 m	14.00±0.75 20.86±3.81 2.14±0.20 st	9.29±0.95 39.37±3.44 1.48±0.22 m	12.19±0.99 25.08±4.96 2.02±0.15 sm
5	r.l. : c.l. : lengte (µm) : nomencl. :	10.65±0.49 45.11±2.30 1.51±0.10 m	8.85±0.75 12.18±3.99 1.22±0.17 t	11.93±0.14 44.44±0.27 2.1 ±0.02 m	12.28±0.97 20.47±4.73 1.87±0.06 st	7.92±1.18 21.99±5.33 1.28±0.27 st	10.24±0.79 20.14±5.61 1.74±0.14 st
6	r.l. : c.l. : lengte (µm) : nomencl. :	9.78±0.60 33.89±1.76 1.51±0.10 sm	8.67±0.37 41.61±3.36 1.21±0.15 m	8.98±1.24 40.41±0.96 1.58±0.12 m	11.42±1.24 36.02±3.52 1.75±0.22 sm	7.10±0.60 38.53±5.88 1.11±0.16 m	9.55±0.95 39.66±4.53 1.65±0.13 m
7	r.l. : c.l. : lengte (µm) : nomencl. :				9.69±1.28 26.91±5.95 1.48±0.16 sm	7.04±0.93 35.94±4.10 1.11±0.18 sm	9.38±0.98 28.04±3.85 1.61±0.20 sm
8	r.l. : c.l. : lengte (µm) : nomencl. :					6.71±0.93 12.49±5.52 1.08±0.21 st	7.48±0.73 33.16±4.92 1.29±0.09 sm
9	r.l. : c.l. : lengte (µm) : nomencl. :						6.38±0.66 18.25±5.87 1.08±0.13 st
Haploïde genoom- lengte (µm)	15.5±1.06	13.73±0.93	17.62±0.64	15.30±0.70	15.85±1.47	16.98±0.41	

Literatur

- Ax, P., 1951. Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. Zool. Jb. Syst., 80 : 277-378.
- Ax, P., 1952. Eine Brackwasser-Lebensgemeinschaft an Holzpfehlen des Nord-Ostsee-Kanals. Kieler Meeresforsch., 8 : 229-243.
- Ax, P., 1954. Zwei neue Monocelididae (Turbellaria, Proseriata) aus dem Eulitoral der Nord- und Ostsee. Kieler Meeresforsch., 10 : 229-242.
- Ax, P., 1956a. Les turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale. Vie et Milieu, supp., 5 : 1-215.
- Ax, P., 1956b. Monographie der Otoplanidae (Turbellaria). Morphologie und Systematik. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. Mainz, Abhandl. d. Math.-Nat. 13 : 499-796.
- Ax, P., 1956c. Studien über psammobionte Turbellaria Macrostromida IV *Myozona stylifera*, Zool. Anz., 157 : 251-260.
- Ax, P., 1957. Ein Chordoides Stützorgan des Entoderms bei Turbellarien. Z. Morph. u. Ökol. Tiere., 56 : 389-396
- Ax, P., 1958. Vervielfachung des männlichen Kopulationsapparates bei Turbellarien. Verh. Dt. Zool. Ges. Graz, 1957 : 227-249.
- Ax, P., 1959a. Zur Systematik Ökologie und Tiergeographie der Turbellarienfauna in den ponto-kaspischen Brackwassermereen. Zool. Jb. Syst., 87 : 43-184.
- Ax, P., 1959b. Zur Kenntnis der Gattung *Promonotus* Beklemischev (Turbellaria, Proseriata). Zool. Anz., 163 : 371-385.
- Ax, P., 1961. Verwandtschaftsbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien. Ergebn. Biol., 24 : 1-68.

- Ax, P., 1963a. Die Ausbildung eines Schwanzfadens in der interstitiellen Sandfauna und die Verwertbarkeit von Lebensformcharakteren für die Verwandtschaftsforschung. Zool. Anz., 171 : 51-76.
- Ax, P., 1963b. Relationships and phylogeny of the Turbellaria. In : The Lower Metazoa, E.C. Dougherty (Ed.), Univ. Calif. Press Berkeley, Calif., 14 : 191-224.
- Ax, P., 1966a. Die Bedeutung der interstitiellen Sandfauna für allgemeine Probleme der Systematik, Ökologie und Biologie. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, 2 : 15-66.
- Ax, P., 1966b. Das chordoide Gewebe als histologisches Lebensformmerkmal der Sandlückenfauna des Meeres. Naturw. Rundsch., 19 : 282-289.
- Ax, P., 1977. Problems of speciation in the interstitial fauna of the Galapagos. Mikrofauna Meeresboden, 61 : 29-43.
- Ax, P., 1984. Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. G. Fischer, Stuttgart, New York, 349 pp.
- Ax, P., 1985. The position of the Gnathostomulida and Platyhelminthes in the phylogenetic system of the Bilateria, 168-180. In : The origins and relationships of lower invertebrates, S. Conway Morris, J.D. George, R. Gibson & H.M. Platt (Eds), Oxford University Press, Oxford.
- Ax, P. & W. Armonies, 1987. Amphiatlantic identities in the composition of the boreal brackish water community of Plathelminthes. Microfauna Marina, 3 : 7-80.
- Ax, P. & R. Ax, 1969. Eine Chorda intestinalis bei Turbellarien (*Nematoplana nigrocapitula* Ax) als Modell für die Evolution der Chorda dorsalis. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. Mainz, Abhandl. d. Math.-Nat. Kl., 5 : 1-18
- Ax, P. & R. Ax, 1974. Interstitielle Fauna von Galapagos. VII. Nematoplanidae, Polystyliphoridae, Coelogynoporidae (Turbellaria, Proseriata). Mikrofauna Meeresboden, 29 : 1-28
- Ax, P. & R. Ax, 1977. Interstitielle Fauna von Galapagos XIX. Monocelididae (Turbellaria, Proseriata). Mikrofauna Meeresboden, 64 : 1-44.
- Ax, P. & B. Sopott-Ehlers, 1979. Turbellaria Proseriata von der Pazifikküste der USA (Washington). Zool. Scr., 8 : 25-35.
- Ax, P. & B. Sopott-Ehlers, 1985. Monocelididae (Plathelminthes, Proseriata) von Bermuda. Microfauna Marina, 2 : 371-382.
- Ax, P., E. Weidemann & B. Ehlers, 1978. Zur Morphologie sublitoraler Otoplonidae (Turbellaria, Proseriata) von Helgoland und Neapel. Zoomorphologie, 90 : 113-133

- Ball, I.R., 1977a. A monograph of the genus *Spathula* (Platyhelminthes : Turbellaria : Tricladida). Aust. J. Zool. Suppl., 47 : 1-43.
- Ball, I.R., 1977b. A new and primitive retrobursal planarian form Australian fresh waters (Platyhelminthes, Turbellaria, Tricladida). Bijdrag. Dierkunde, 47 : 149-155.
- Ball, I.R. & D.A. Hay, 1977. The taxonomy and ecology of a new monocelid flatworm from Macquarie Island (Platyhelminthes, Turbellaria). Bijdr. Dierk., 47 : 205-214.
- Beauchamp, P. de, 1910. *Archiloa rivularis* n.g. n.sp. Turbellarié Alloecocoele d'eau douce. Bull. Soc. Zool. de France, 35 : 211-219.
- Bedini, C., E. Ferrero & A. Lanfranchi, 1975. Fine structural observations on the ciliary receptors in the epidermis of three otoplanid species (Turbellaria, Proseriata). Tissue Cell, 7 : 253-266.
- Bedini, C. & F. Papi, 1970. Peculiar patterns of microtubular organization in spermatozoa of lower Turbellaria, 363-366. In : Comparative spermatology, B. Baccetti (Ed.), Accad. Naz. dei Lincei, Rome.
- Bedini, C. & F. Papi, 1974. Fine structure of the turbellarian epidermis, 108-147. In : Biology of the Turbellaria, N.W. Riser & M.P. Morse (Eds), McGraw-Hill Co, New York.
- Beklemishev, W.A., 1927. Über die Turbellarienfauna des Aralsees. Zool. Jahrb. Syst., 54 : 87-138.
- Benazzi, M., 1982. Speciation events evidenced in Turbellaria, 307-344. In : Mechanisms of speciation, C. Barigozzi (Ed.), Alan R. Liss inc., New-York.
- Benazzi, M. & G. Benazzi-Lentati, 1976. Vol. 1 : Platyhelminthes, .1-188. In : Animal cytogenetics, B. John et al. (Eds.), Gebrüder Borntraeger, Berlin-Stuttgart.
- Bickham, J.W. & Baker, R.J., 1979. Canalization model of chromosomal evolution, 70-84. In : Models and Methodologies in evolutionary theory, 13, J.H. Schwartz & H.G. Rollins (Eds). Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.
- Bogart, J.P., 1979. Evolutionary implications of polyploidy in amphibians and reptiles, 341-377. In : Polyploidy biological relevance, W.H. Lewis (Ed.), Plenum Press, New-York.
- Bresslau, E. 1928-33. Turbellaria. Handb. Zool. 2, 1 : 52-320.
- Broeckaert, D., P. Van Oostveldt, P. Coucke, J. De Bersaques, E. Gillis & P. Reyniers, 1986. Nuclear differentiation and ultimate fate during epidermal keratinisation. Arch. Dermatol. Res., 279 : 100-111.

- Brüggemann, J., 1985. Ultrastruktur und Bildungsweise penialer Hartstrukturen bei freilebenden Plathelminthen. *Zoomorphology*, 105 : 143-189.
- Bush, L., 1968. Characteristics of interstitial sand Turbellaria : the significance of body elongation, muscular development and adhesive organs. *Trans. am. microsc. Soc.*, 87 : 244-251.
- Claparède, E., 1861. Études anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalines et Grégarines observés dans les Hébrides. *Mém. Soc. Genève* : 71-164.
- Crezée, M., 1976. Solenofilomorphidae (Acoela), major component of a new turbellarian association in the sulfide system. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 61 : 105-129.
- Curini-Galletti M., L. Galleni, P.M. Martens, I. Puccinelli & E. Schockaert, 1984. Karyological observations on Turbellaria Proseriata. *Boll. Zool.(suppl.)*, 51 : 35.
- Curini-Galletti M., L. Galleni & I. Puccinelli, 1984. Karyological analysis of *Monocelis fusca*, *M. lineata* (Monocelididae) and *Parotoplana macrostyla* (Otoplanidae). *Helgolander Meeresunters.*, 37 : 171-178.
- Curini-Galletti M., P.M. Martens & I. Puccinelli, 1985. Karyological observations on Monocelididae (Turbellaria, Proseriata) : Karyometrical analysis of four species pertaining to the subfamily Minoninae. *Caryologia*, 38 : 67-75.
- Curini-Galletti, M., I. Puccinelli & P.M. Martens, 1988. Karyometrical analysis of ten species of the subfamily Monocelidinae (Proseriata, Platyhelminthes) with remarks on the karyological evolution of the Monocelididae. *Genetica* (in druk).
- Curtis, S.K., R.R. Cowden, J.D. Moore & J.L. Robertson, 1983. Histochemical and ultrastructural features of the epidermis of the land planarian *Bipalium adventitium*. *J. Morph.*, 175 : 171-194.
- Dahm, A.G., 1958. Taxonomy and ecology of five species groups in the family Planariidae (Turbellaria, Tricladida, Paludicola). *Nya Litografen, Malmö*, 241 pp.
- Delamare Deboutteville, C., 1955. Eaux souterraines littorales de la côte catalane française. *Vie et Milieu*, 3 : 408-451.
- Degadt, D., 1973. Bijdrage tot de faunistiek van de Turbellaria in de Noordzee. Licentiaatsverhandeling Rijksuniversiteit, Gent, 73 pp.
- Diesing, K.M., 1862. Revision der Turbellarien. Abtheilung : Rhabdocoelen. *SB. Ak. Wien*, 45 : 191-318

- Doe, D.A., 1976. The proboscis hooks in Karkinorhynchidae and Gnathorhynchidae (Turbellaria, Kalyptorhynchia) as basement membrane or intracellular specializations. *Zool. Scr.*, 5 : 105-115
- Doe, D.A., 1986. Ultrastructure of the copulatory stylet and accessory spines in *Haplopharynx quadristimulus* (Trubellaria). *Hydrobiologia*, 132 : 157-163.
- Ehlers, B. & U. Ehlers, 1980. Zur Systematik und geographischen Verbreitung interstitieller Turbellarien der Kanarischen Inseln. *Mikrofauna Meeresboden*, 80 : 1-23.
- Ehlers, U., 1972. Systematisch-phylogenetische Untersuchungen an der Familie Solenopharyngidae (Turbellaria, Neorhabdozoa). *Mikrofauna Meeresboden*, 11 : 1-78.
- Ehlers, U., 1977. Vergleichende Untersuchungen über Collar-Rezeptoren bei Turbellarien. *Acta Zool. Fennica*, 154 : 137-148.
- Ehlers, U., 1984. Phylogenetisches System der Plathelminthes. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (N.F.)*, 27 : 287-300.
- Ehlers, U., 1985a. Das phylogenetische System der Plathelminthes. G. Fischer, Stuttgart, New York, 317 pp.
- Ehlers, U., 1985b. Phylogenetic relationships within the Plathelminthes, 143-158. In : *The origins and relationships of lower invertebrates*, S. Conway Morris, J.D. George, R. Gibson & H.M. Platt (Eds), Oxford University Press, Oxford.
- Ehlers, U., 1986. Comments on a phylogenetic system for the Platyhelminthes. *Hydrobiologia*, 132 : 1-12.
- Ehlers, U. & B. Ehlers, 1977. Monociliary receptors in interstitial Proseriata and Neorhabdozoa (Turbellaria, Neophora). *Zoomorphologie*, 86 : 197-222.
- Ehlers, U. & B. Sopott-Ehlers, 1986. Vergleichende Ultrastruktur von Protonephridien: ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Plathelminthes. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 79 : 168-169
- Ehlers, U. & B. Sopott-Ehlers, 1987. Zum Protonephridialsystem von *Invenusta paracnida* (Proseriata, Plathelminthes). *Microfauna Marina*, 3 : 377-390
- Ehrenberg, C.G., 1831. Animalia evertebrata. In *Symbolae physicae*, Hemprich & Ehrenberg (Eds.). Berolini, Ser. I.
- Fabricius, O., 1826. Fortsaettelse of Nye Zoologiske Bidrag VI. Nogle lidet bekjendte og tildels nye Flad-Orme (Planarier). *Kongl. Danske Vidensk. Selskabs. Naturv. og Mathem. Afhandl.*, 2 : 13-35.

- Farris, J.S., 1974. Formal definitions of paraphyly and polyphyly. *Syst. Zool.*, 23 : 548-554.
- Farris, J.S., 1986. On the boundaries of phylogenetic systematics. *Cladistics*, 2 : 14-27
- Ferguson, F.F. & E.R. Jones Jr., 1949. A survey of the shore-line fauna of the Norfolk peninsula. *The American Midland Naturalist*, 41 : 436-446.
- Fleming, L.C. & M.D.B. Burt, 1978a. On the genus *Peraclistus* (Turbellaria, Proseriata), with redescription of *P. oofagus* (Friedman). *Zool. Scr.*, 7 : 81-84.
- Fleming, L.C. & M.D.B. Burt, 1978b. Revision of the turbellarian genus *Ectocotyla* (Seriata, Monocelididae) associated with the crabs *Chionoecetes opilio* and *Hyas araneus*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35 : 1223-1233.
- Francotte, P., 1882. Sur l'appareil excréteur der Turbellaries rhaldoceles et dendrocoels. *Bull. Acad. Roy. de Belgique*, 3 : 88-98.
- Galleni L., M. Nigro & I. Puccinelli, 1984. The chromosome complement of *Procerodes dobrni* (Tricladida : Maricola). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 64 : 227-231.
- Galleni L. & I. Puccinelli, 1979. The karyology of the genus *Procerodes* (Tricladida, Maricola) in British waters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 59 : 961-967.
- Galleni, L. & I. Puccinelli, 1981. Karyological observations on Polyclads. *Hydrobiologia*, 84 : 31-44.
- Galleni, L. & I. Puccinelli, 1982. The chromosome complement of *Cercyra bastata* (Turbellaria : Tricladida) from the Adriatic sea. *Trans. Am. Microscop. Soc.*, 101 : 347-352.
- Galleni, L. & I. Puccinelli, 1984. Karyology of five species of Turbellaria from the Øresund, Denmark. *Ophelia*, 23 : 141-148.
- Galleni, L. & I. Puccinelli, 1985. Karyology of *Yungia aurantiaca* (Delle Chiaje) (Turbellaria : Polycladida). *Trans. Am. Microscop. Soc.*, 104 : 122-128.
- Galleni, L. & I. Puccinelli, 1986. Chromosomal evolution in marine triclads and polyclads (Turbellaria). *Hydrobiologia*, 132 : 239-242.
- Gamble, F.W., 1893. Contributions to a knowledge of British marine Turbellaria. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 34 : 433-528.
- Gerlach, S.A., 1977. Means of meiofauna dispersal. *Mikrofauna Meeresboden*, 61:89-103.
- Gibby, M., 1981. Polyploidy and its evolutionary significance, 87-96. In : *The Evolving Biosphere*, P.L. Forey (Ed.), University Press, Cambridge.

- Giesa, S., 1966. Die Embryonalentwicklung von *Monocelis fusca* Oersted (Turbellaria, Proseriata). Z. Morph. Ökol. Tiere, 57 : 137-230.
- Giesa, S., 1968. Die Eikapseln der Proseriaten (Turbellaria, Neophora). Z. Morph. Tiere, 61 : 338-346.
- Goldstein, D.J., 1970. Aspects of scanning microdensitometry. I. Straylight glare. J. Micros., 92 : 1-16.
- Gourbault, N., 1981. The karyotypes of *Dugesia* species form Spain (Turbellaria, Tricladida). Hydrobiologia, 84 : 45-52.
- Graff, L. von, 1882. Monographie der turbellarien I. Rhabdocoelida. Leipzig, 574 pp.
- Graff, L. von, 1904/08. Turbellaria : Acoela und Rhabdocoela. In Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs, H.G. Bronn (Ed.), Leipzig, Vol. 4 Abt 1.c.
- Graff, L. von, 1913. Platyhelminthes. Turbellaria II. Rhabdocoelida. Tierreich, 35 : 1-484.
- Grant, V.G., 1971. Plant speciation. Columbia University Press, New York, 435 pp.
- Graumann, W., 1952. Zur Standardisierung das Schieffschen Reagens. Z. Wiss. Mikrosk., 61 : 225.
- Hartog, G. Den, 1964. Proseriate flatworms from the deltaic area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. I and II. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., 67 : 10-34.
- Heip, C., 1971. The succession of benthic micrometazoans in a brackish water habitat. Biol. Jb. Dodonaea, 39 : 191-196.
- Heitkamp U., 1978. Speziationsprozesse bei *Gyratrix hermaphroditus*. Ehrenberg, 1831 (Turbellaria, Kalyptorhynchia). Zoomorphologie, 90 : 221-251.
- Hellwig, M., 1987. Ökologie freilebender Plathelminthen im Grenzraum Watt-Salzwiese lenitischer Gezeitenküsten. Microfauna Marina, 3 : 157-248.
- Hennig, W., 1965. Phylogenetic systematics. Ann. Rev. Entomol., 10:97-116.
- Hennig, W., 1966. Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana, 263 pp.
- Hofsten, N.V., 1907. Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. Zschr. f. wiss. Zool., 85 : 1-269
- Holmquist, C. & T.G. Karling, 1972. Two new species of interstitial marine triclads form the North American Pacific coast, with comments on evolutionary trends and systematics in Tricladida (Turbellaria). Zool. Scr., 1 : 175-184.

- Hyman, L.H., 1951. The invertebrates Platyhelminthes and Rhynchocoela. McGraw-Hill, New York, 550 pp.
- Hyman, L.H., 1964. North American Rhabdocoela and Alloecoela. 7. A new seriate Alloecoel, with corrective remarks on Alloecoels. Trans. Amer. Micr. Soc., 83 : 248-251.
- Jensen, O., 1878. Turbellarier ved Norges vestkyst., Bergen, 97 pp.
- Jones, W.A., 1944 *Macrostomum hustedi*, n.sp. A morphological and cytological study of a Rhabdocoel turbellarian. J. Morph., 75 : 345-357.
- Jouk, P.E.H., P.M. Martens & E.R. Schockaert, 1988. Horizontal distribution of the Turbellaria in a sandy beach of the Belgian Coast. Fortschritte der Zoologie. Progress in Zoologie, 36 (in druk).
- Karling, T.G., 1956. Morphologisch-histologische Untersuchungen an den männlichen Atrialorganen der Kalyptorhynchia (Turbellaria). Ark. Zool., 9 : 187-279.
- Karling, T.G., 1963. Some evolutionary trends in turbellarian morphology, 225-233. In : The Lower Metazoa, Ed. Dougherty, E.C., Univ. Calif. Press, Berkeley and Los Angeles.
- Karling, T.G., 1964. Marine turbellaria from the Pacific coast of North America III. Otoplanidae. Ark. Zool., 16 : 527-541.
- Karling, T.G., 1965. *Haplopharynx rostratus* Meixner (Turbellaria) mit den Nemertinen vergleichen. Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch., 3 : 1-18.
- Karling, T.G., 1966a. Marine turbellaria from the Pacific Coast of North America IV. Coelogynoporidae and Monocelididae. Ark. Zool., 18 : 493-528.
- Karling, T.G., 1966b. On nematocysts and similar structures in turbellarians. Acta Zool. Fenn., 116 : 1-28.
- Karling, T.G., 1966c. On the defecation apparatus in the genus *Archimonocelis* (Turbellaria, Monocelididae). Sarsia, 24 : 37-44.
- Karling, T.G., 1974a. On the anatomy and affinities of the turbellarian orders, 1-16. In : Biology of the Turbellaria, N.W. Riser & M.P. Morse (Eds.), McGraw-Hill, New York.
- Karling, T.G., 1974b. Turbellarian fauna of the Baltic Proper. Identification Ecology and Biogeography. Fauna fenn., 27 : 1-101.
- Karling, T.G., 1977. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the genus *Austrorhynchus* Karling (Turbellaria, Polycystididae). Mikrofauna Meeresboden, 61 : 153-165.
- Karling, T.G., 1978. Anatomy and Systematics of Marine Turbellaria from Bermuda. Zool. Scr., 7 : 225-248.

- Karling, T.G., 1980. Revision of Koinocystididae (Turbellaria). Zool. Scr., 9 : 241-269.
- Karling, T.G. & H. Kinnander, 1953. Nagra virvelmaskar fran Östersjön. Svensk faun. Revy ,3 : 73-79.
- Karling, T.G., V. Mack-Fira & J. Dörjes, 1972. First report on marine microturbellaria from Hawaii. Zool. Scr., 1 : 251-269.
- King, M., 1984. Karyotypic evolution in Gehyra (Gekkonidae : Reptilia). IV. Chromosome change and speciation. Genetica, 64 : 101-114.
- Klima, J., 1961. Elektronenmikroskopische Studien über die Feinstruktur der Tricladen (Turbellarien). Protoplasma, Wien, 54 : 101-162.
- Lanfranchi, A., 1978. Morphology and taxonomy of two new otoplanids (Turbellaria, Proseriata) from the Ligurian Sea. Zool. Scr., 7 : 249-254.
- Levan, A. K. Fredga & A.A. Sandberg, 1964. Nomenclature for centrometric position on chromosomes. Hereditas, 52 : 201-220.
- L'Hardy, J.-P., 1986. Karyology of a marine population of *Gyratrix hermaphroditus* (Turbellaria, Rhabdocoela) and chromosomal evolution in this species complex. Hydrobiologia, 132 : 233-238.
- Lokki, J. & A. Saura, 1979. Polyploidy in insect evolution, 272-312. In : Polyploidy biological relevance, W.H. Lewis (Ed.), Plenum Press, New York.
- Luther, A., 1950. Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. IX. Zur Kenntnis einiger Typhloplaniden. Acta Zool. Fenn., 60 : 1-40.
- Luther, A., 1960. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. I. Acoela, Catenulida, Macrostromida, Lecithoepitheliata, Prolecithophora, Proseriata. Fauna fenn., 7 : 1-155.
- Maddison, W.P., M.J. Donoghue & D.R. Maddison, 1984. Outgroup analysis and parsimony. Syst. Zool., 33 : 83-103.
- Marcus, E., 1946. Sobre Turbellaria Brasileiros. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. S Paulo, Zoologia, 11 : 5-254.
- Marcus, E., 1948. Turbellaria do Brasil. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. S Paulo, Zoologia, 13 : 111-244.
- Marcus, E., 1949. Turbellaria Brasileiros (7). Bol. Fac. Fil. Ciênc. Univ. S. Paulo, Zoologia, 14 : 7-156.
- Marcus, E., 1950. Turbellaria Brasileiros (8). Bol. Fac. Fil. Ciênc. Univ. S. Paulo, Zoologia, 15 : 5-192.
- Marcus, E., 1951. Turbellaria Brasileiros (9). Bolm. Fac. Fil. Ciênc. Univ. S. Paulo, Zoologia, 16 : 5-216.

- Marcus, E., 1954a. Turbellaria Brasileiros (11). Papéis Dep. Zool. S. Paulo, 11 : 419-489.
- Marcus, E., 1954b. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. 11. Turbellaria, Kungl. Fysiograf. Sällsk. Handl. N. F. 64, 13 : 1-115.
- Maristo, L. 1938. Beiträge zur Kenntnis der Monocelidinen (Turbellaria, alloeocoela). Annales Zool. Vanamo, 8 : 1-69 lt.
- Martens, E.E., 1984. Ultrastructure of the spines in the copulatory organ of some Monocelididae (Turbellaria, Proseriata). Zoomorphology, 104 : 261-265.
- Martens, E.E., 1985. Vergelijkende studie van de ultrastructuur van het kopulatieorgaan bij Proseriata (Plathelminthes). Doctoraatsverhandeling, V.U.B., Brussel, 103 pp
- Martens, E.E., 1986. Comparative ultrastructure of copulatory organs having a stylet in the Proseriata (Turbellaria). Hydrobiologia, 132 : 165-173.
- Martens, E.E. & E.R. Schockaert, 1981. Observations on the ultrastructure of the copulatory organ of *Archilopsis unipunctata* (Fabricius, 1826) (Proseriata, Monocelididae). Hydrobiologia, 84 : 277-285.
- Martens, P.M., 1983. Three new species of Minoninae (Turbellaria, Proseriata, Monocelididae) from the North Sea, with remarks on the taxonomy of the subfamily. Zool. Scr., 12 : 153-160.
- Martens, P.M., 1984a. Comparison of three different extraction methods for Turbellaria. Mar. Ecol. Progr. Ser., 14 : 229-234.
- Martens, P.M., 1984b. Three new *Duplominona* species (Turbellaria, Monocelididae, Minoninae) from the Mediterranean. Cah. Biol. Mar., 25 : 319-331.
- Martens, P.M. & M.C. Curini-Galletti, 1987. Karyological study of three Monocelis-species, and description of a new species from the Mediterranean, *Monocelis longistyla* sp.n. (Monocelididae, Plathelminthes). Microfauna Marina, 3 : 297-308.
- Martens, P.M. & M.C. Curini-Galletti. Platyhelminthes from South-Sulawesi (Indonesia) part 1 : Monocelididae and Archimonocelididae (Proseriata), Tropical Zoology, (in druk).
- Martens, P.M., M.C. Curini-Galetti & I. Puccinelli, 1988. On the morphology and karyology of the genus *Archilopsis* (Meixner) (Platyhelminthes, Proseriata). Hydrobiologia, (in druk).
- Martens, P.M., M.C. Curini-Galletti & P. Van Oostveldt. Polyploidy in Proseriata (Plathelminthes) and its phylogenetical implications. Evolution, (in druk).

- Martens, P.M., M.C. Curini-Galletti & P. Van Oostveldt, 1985. Comparative karyology and scanning cytophotometric DNA measurements of Proseriata (Turbellaria) : with phylogenetic conclusions. *Annls. Soc. r. zool. Belg.*, 155 : 241.
- Martens, P.M., P. Jouk, R. Huys & R. Herman, 1985. Short note on the relative abundance of the Turbellaria in the meiofauna of sandy Habitats in the southern light of the Nort Sea and on Belgian Beaches. *Progress in Belg. Oceanogr. Res.*, 341-342.
- Martens, P.M. & E.R. Schockaert, 1981. Sand dwelling Turbellaria from the Netherlands Delta area. *Hydrobiologia*, 84 : 113-127
- Martens, P.M. & E.R. Schockaert, 1985. On the anatomy of *Gnosonesima mediterranea* sp. n. from Corsica (Plathelminthes, Lecithoepitheliata) with special emphasis on its genito-intestinal connections. *Microfauna Marina*, 2 : 397-410.
- Martens, P.M. & E.R. Schockaert, 1986. The importance of turbellarians in the marine meiobenthos : a review. *Hydrobiologia*, 132 : 295-303.
- Martens, P.M. & E.R. Schockaert, 1988. Phylogeny of the digonporid Proseriata. *Fortschritte der Zoologie. Progress in Zoologie*, 36 (in druk).
- Martin, G.G., 1978. A new function of rhabdites : mucus production for ciliary gliding. *Zoomorphology*, 91 : 235-248.
- Matthey, R., 1949. *Les Chromosomes des Vertébrés*. Rouge, Lausanne, 344 pp.
- Mayr, E., 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York, 428 pp.
- McGregor H.C., 1981. Big chromosomes and speciation amongst Amphibia, 325-341. In : *Genome evolution*, G.A. Dover & R.B. Flavell (Eds), Academic Press, New York.
- Meixner, J., 1928. Der Genitalapparat der Tricladen und seine Beziehungen zu ihrer allgemeinen Morphologie, Phylogenie, Ökologie und Verbreitung. *Z. Morph. ökol. Tiere*, 11 : 570-612.
- Meixner, J., 1938a. Turbellaria (Strudelwürmer). I.-Tierwelt N.-u. Ostsee, 4b : 1-146.
- Meixner, J., 1938b. Turbellaria (Strudelwürmer). II. (System). Tierwelt N.-u. Ostsee 4b : niet gepubliceerde proefdruk.
- Meixner, J., 1943. Über die Umbildung einer Turbellarienart nach Einwanderung aus dem Meere ins Süßwasser. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 43 : 458-468.
- Midelburg, A., 1908. Zur Kenntnis der Monocelididae. *Zeitschr. wiss. Zool.*, 89 : 81-108.

- Murina, G.-V., 1981. Notes on the biology of some psammophile Turbellaria of the Black Sea. *Hydrobiologia*, 84 : 129-130.
- Nakamura, H.K., 1986. Chromosomes of Archaeogastropoda (Molusca : Prosobranchia), with some remarks on their cytotaxonomy and Phylogeny. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 31 : 191-267.
- Oersted, A.S., 1844. Entwurf einer systematischen Eintheilung und speciellen Beschreibung der Plattwürmer, auf microscopische Untersuchungen gegründet. Copenhagen, 96 pp
- Ohno, S., 1970. Evolution by gene duplication. Springer-Verlag, New York, 160 pp.
- Ohno, S., 1974. Animal Cytogenetic. Vol. 4 : Chordata 1. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Stuttgart, 92 pp.
- Oki, O., S. Tamura, T. Yamayoshi & M. Kawakatsu, 1981. Karyological and taxonomic studies of *Dugesia japonica* Ichikawa et Kawakatsu in the Far East. *Hydrobiologia*, 84 : 53-68.
- Olmo, E., 1983. Nucleotype and cell size in vertebrates : a review. *Bas. Appl. Histochem.*, 27 : 277-256.
- Palombi, A., 1926. "Digenobothrium inerme" n.gen., n.sp. (Crossocoela). *Arch. Zool. Ital.*, 11 : 143-175
- Papi, F., 1950. Ricerche cariologiche sui Rabdoceli. 1. Sopra alcuni rappresentati della Fam. Typhloplanidae. *Caryologia*, 2 : 113-126.
- Papi, F., 1951. Über eine Methode die "chitinösen" Gebilde des Genitalapparats bei Turbellarien zu färben und über die Bestachelung einiger *Castrada*-Arten. *Mem. Soc. pro Fauna et Flora Fenn.*, 26 : 3-8.
- Pearse, A.S., H. Humm & G.W. Wharton, 1942. Ecology of sand beaches at Beaufort, N.C. *Ecol. Monogr.*, 12 : 135-190.
- Plessis, du, G., 1874. Turbellariés limicoles. *Bull. d.l. Soc. Vaud. d.Sc. nat.*, 13 : 114-124.
- Powell, E.N., M.A. Crenshaw & R.M. Rieger, 1980. Adaptations to sulfide in sulfide-system meiofauna. Endproducts of sulfide detoxification in three turbellarians and a gastrotrich. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2 : 169-177.
- Ralin, D.B. & R.K. Selander, 1979. Evolutionary genetics of diploid-tetraploid species of treefrogs of the genus *Hyla*. *Evolution*, 33 : 395-608.
- Rees, H., 1972. DNA in higher plants, 394-418. In : Evolution of genetic systems. Brokhaven Symposia in Biology, Gordon & Breach, New York.
- Reisinger, E. 1926. Zur Turbellarienfauna der Antarktis. *Dtsch. Südpol.-Exped XVIII. Zool.*, 10 : 417-462.

- Reiser, K., 1988. Plathelminth diversity in littoral sediments of the island of Sylt in the North Sea. Fortschritte der Zoologie. Progress in Zoologie, 36 (in druk).
- Reisinger, E., 1929. Zum Ductus genito-intestinalis-Problem. I. Über primäre geschlechtstrakt-darmverbindungen bei Rhabdocoelen Turbellarien. Z. Morph. Ökol. Tiere, 16 : 49-73.
- Reisinger, E., 1933. Neues zur vitalen Nevenfärbung (Gleichzeitig ein Beitrag zur Kenntnis der Protoplanelliden-Nervensystems). Verh. Deuts. Zool. Ges., 35 : 155-160.
- Remane, A., 1933. Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel), 21 : 161-221.
- Remane, A., 1937. 8. Die übrige Tierwelt. In : Die Schlei und ihre Fischereiwirtschaft, R. Neubaur & S. Jaeckel (Eds.), Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst, 22 : 209-225.
- Remane, A., 1951. Die Bursa-Darmverbindung und das Problem des Enddarmes bei Trubellarien. Zool. Anz., 146 : 275-291.
- Remane, A., 1955. Die Brackwassersubmergenz und die Umkomposition der Coenozen in Belt- und Ostsee. Klierer Meeresforsch., 11 : 59-73.
- Reuter, M., 1961. Untersuchungen über Rassenbildung bei *Gyratrix hermaphroditus* (Turbellaria Neorhabdocoela). Acta zool. Fenn., 100 : 1-32.
- Reuter, M., T. Karhi & L.P.C. Schot, 1984. Immunocytochemical demonstration of peptidergic neurons in the central and peripheral nervous systems of the flatworm *Microrstomum lineare* with antiserum to FMRF-amide. Cell Tissue Res, 238 : 431-436.
- Reuter, M., M. Wikgren & M. Lehtonen, 1986. Immunocytochemical demonstration of 5-HT-like and FMRF-amide-like substances in whole mounts of *Microstomum lineare* (Turbellaria). Cell Tissue Res, 246 : 7-12.
- Riedl, R. 1959. Turbellarien aus submarinen Höhlen, 3. Seriata und Neorhabdocoela. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil IX. Publ. Staz. Zool. Napoli, 30 suppl., : 305-332.
- Rieger, R.M., 1971. Die Turbellarienfamilie Dolichomacrostomidae nov. fam. (Macrostomida). Zool. Jb. Syst., 98 : 236-314.
- Rieger, R.M., 1981. Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level. Hydrobiologia, 84 : 213-229.
- Rieger, R.M., 1986. Asexual reproduction and the turbellarian archetype. Hydrobiologia, 132 : 35-45.

- Rieger, R.M. & D. Doe, 1975. The proboscis armature of the Turbellaria Kalyptorhynchia, a derivative of the basement lamina?. Zool. Scr., 4 : 25-32.
- Rieger, R. & J. Ott, 1971. Gezeitenbedingte Wanderungen von Turbellarien und Nematoden eines Nordadriatischen Sandstrandes. Vie et Milieu, 22 : 425-447.
- Ruebush, T.K., 1938. A comparative study of the Turbellaria chromosomes. Zool. Anz., 122 : 321-329.
- Saether, O.A., 1983. The canalized evolutionary potential : inconsistencies in phylogenetic reasoning. Syst. Zool., 32 : 343-359.
- Saether, O.A., 1986. The myth of objectivity-Post-Hennigian deviations. Cladistics, 2 : 1-13.
- Schmidt, O., 1861. Untersuchungen über Turbellarien von Corfu und Cephalonia. Nebst Nachträger zu Früheren Arbeiten. Z. wiss. Zool., 11 : 1-30 .
- Schockaert, E.R. & P.M. Martens, 1985. Turbellaria from Somalia. III. Lecithoepitheliata and Typhloplanoida. Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl., 20 : 27-41
- Schockaert, E.R. & P.M. Martens, 1987. Turbellaria from Somalia. VI. The genus *Pseudomonocelis* Meixner, 1943. Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl., 22 : 101-115.
- Schultz, R.J., 1979. Role of polyploidy in the evolution of fishes, 313-329. In : Polypoidy biological relevance, W.H. Lewis (Ed.), Plenum Press, New York.
- Schultze, M.S., 1851. Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. C.A. Koch's Verlagshandlung, Griefswald, 78 pp.
- Schütz, L., 1963. Die Fauna der Fahrinne des NO-Kanals. Kieler Meeresforsch., 19 : 104-114.
- Schütz, L., 1966. Ökologische Untersuchungen über die Benthosfauna im Nordostseekanal. II Autökologie der vagilen und hemisessilen Arten im Bewuchs der Phähle : Mikro- und Mesofauna. Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr., 51 : 633-685.
- Schütz, L. & O. Kinne, 1955. Über die Mikro- und Makrofauna der Holzphähle des Nord-Ostsee-Kanals und der Kieler Förde. Kieler Meeresforsch., 11 : 110-135.
- Smith, J.P.S. & S. Tyler, M.B. Thomas & R.M. Rieger, 1982. The morphology of Turbellarian rhabdites : phylogenetic implications. Trans. Am. Microsc. Soc., 101 : 209-228.

- Smith, J.P.S. & S. Tyler, 1985. The acoel turbellarians : kingpins of metazoan evolution or a specialized offshoot ?, 123-142. In : The origins and relationships of lower invertebrates, S. Conway Morris, J.D. George, R. Gibson & H.M. Platt (Eds), Oxford University Press, Oxford.
- Smith J.P.S., S. Tyler & R.M. Rieger, 1986. Is the Turbellaria polyphyletic ? *Hydrobiologia*, 132 : 13-21.
- Sopott, B., 1972. Systematik und Ökologie von Proseriaten (Turbellaria) der deutschen Nordseeküste. *Mikrofauna Meeresboden*, 13 : 1-72.
- Sopott, B., 1973. Jahreszeitliche Verteilung und Lebenszyklen der Proseriata (Turbellaria) eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt.-Akad. Wiss. Lit. Mainz. *Mikrofauna Meeresboden*, 15 : 1-106.
- Sopott-Ehlers, B., 1979. Ultrastruktur der Haftapparate von *Nematoplana coelogynoporoides* (Turbellaria, Proseriata). *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 32 : 365-373.
- Sopott-Ehlers, B., 1984a. Feinstruktur pigmentierter und unpigmentierter Photorezeptoren bei Proseriata (Plathelminthes). *Zool. Scr.*, 13 : 9-17.
- Sopott-Ehlers, B., 1984b. Epidermale Collar-Rezeptoren der Nematoplanidae und Polystyliphoridae (Plathelminthes, Unguiphora). *Zoomorphology*, 104 : 226-230.
- Sopott-Ehlers, B., 1985. The phylogenetic relationships within the Seriata (Platyhelminthes), 159-167. In : The origins and relationships of lower invertebrates, S. Conway Morris, D.J. George, R. Gibson & H.M. Platt (Eds.), Oxford University Press, Oxford.
- Sopott-Ehlers, B., 1986. Fine-structural characteristics of female and male germ cells in Proseriata Otoplanidae (Platyhelminthes). *Hydrobiologia*, 132 : 137-144.
- Sopott-Ehlers, B. & P. Ax, 1985. Proseriata (Plathelminthes) von der Pazifikküste der USA (Washington). III Monocelididae. *Microfauna Marina*, 2 : 331-346.
- Stebbins, G.L., 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York, 643 pp.
- Stebbins, G.L., 1977. Progress of organic evolution (Ed. 3). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Steinböck, O., 1924. Untersuchungen über die Geschlechtstrakt-Darmverbindung bei Turbellarien nebst einem Beitrag zur Morphologie des Trikladendarmes. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 2 : 461-504.

- Steinböck, O., 1925. Zur Systematik der Trubellaria metamerata, zugleich ein Beitrag zur Morphologie des Tricladen-Nervensystems. Zool. Anz., 64 : 165-192.
- Sterrer, W., 1973. Plate tectonics as a mechanism for dispersal and speciation in interstitial sand fauna. Netherl. J. Sea Res., 7 : 200-222.
- Stirewalt, M.A., W.A. Kepner & F.F. Ferguson, 1940. A new Turbellarian worm (Alloeocoele) from Beaufort, North Carolina, *Archiloea wilsoni* n. sp. J. Elisha Mitchell Scient. Soc., 56 : 123-133.
- Straarup, B.J., 1970. On the ecology of turbellarians in a sheltered brackish shallow water bay. Ophelia, 7 : 185-216.
- Tajika, K.-I., 1981. Eine neue Art der Gattung *Archimonocelis* (Turbellaria, Proseriata, Monocelididae) aus Hokkaido, Japan. Proc. Jap. Soc. Syst. Zool., 21 : 1-9.
- Tajika, K.-I., 1982a. Morphologisch-phylogenetische Untersuchungen an der Familie, Coelogynoporidae (Turbellaria, Proseriata). Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool., 23 : 13-62.
- Tajika, K.-I., 1982b. Marine Turbellarien aus Hokkaido, Japan IX. Monocelididae (Proseriata). Bull. Lib. and Sci. Course, Sch. Med. Nihon Univ., 10 : 9-34.
- Tajika, K.-I., 1982c. Eine neue gattung der Familie Nematoplanidae (Turbellaria, Proseriata) aus Hokkaido, Japan. Annot. zool. Japan., 55 : 9-25.
- Tyler, S., 1976. Comparative ultrastructure of adhesive systems in the Turbellaria. Zoomorphologie, 84 : 1-76.
- Tyler, S., 1977. Ultrastructure and systematics : an example from turbellarian adhesive organs. Mikrofauna Meeresboden, 61 : 271-286.
- Tyler, S., 1984. Turbellarian Platyhelminths, 112-131. In : Biology of the Integument, J. Bereiter-Hahn, A.G. Motoltsy & K.S. Richards (Eds.), Springer, Berlin.
- Tyler, S., J.P.S. Smith, R.M. Rieger, U. Ehlers & V. Gremigni, 1986. Electron microscopy of turbellarian platyhelminths : a bibliography. Hydrobiologia, 132 : 323-343.
- Van Oostveldt, P., D. Carrez, & B. Collumbien, 1985. Computer assisted analysis of nuclear structure during endomitosis in lupine. Med. Fac. Landb., 50 163-171.
- Watzin, M.C., 1983. The effects of meiofauna on settling macrofauna : meiofauna may structure macrofaunal communities. Oecologia, 59 : 163-166.

- Wehrenberg, C. & K. Reise, 1985. Artenspektrum und Abundanz freilebender Plathelminthes in sublitoralen Sänden der Nordsee bei Sylt. *Microfauna Marina*, 2 : 163-180.
- Westblad, E., 1952a. Turbellaria (excl. Kalyptorhynchia) of the Swedish South Polar expedition 1901-1903. Further zool. Results Swedish Antarctic Exp. 1901-1903, 4(8):1-55.
- Westblad, E., 1952b. Some new "Alloeocoels" (Turbellaria) from the Scandinavian West Coast. *Univ. Bergen Arbok. Naturv. rekke 7*, Publ. the Biol. Stat., 5 : 1-27.
- White, M.J.D., 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 961 pp.
- White, M.J.D., 1978. *Modes of Speciation*. C.I. Davern (Ed.). W.H. Freeman, San Francisco, 455 pp.
- Wiley, E.O., 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. J. Wiley, New York 439 pp.
- Xylander, W.E.R. & K. Reise, 1984. Free-living Platyhelminthes (Turbellaria) of a rippled sand bar and a sheltered beach : a quantitative comparison at the island of Sylt (North Sea). *Microfauna Marina*, 1 : 207-277.