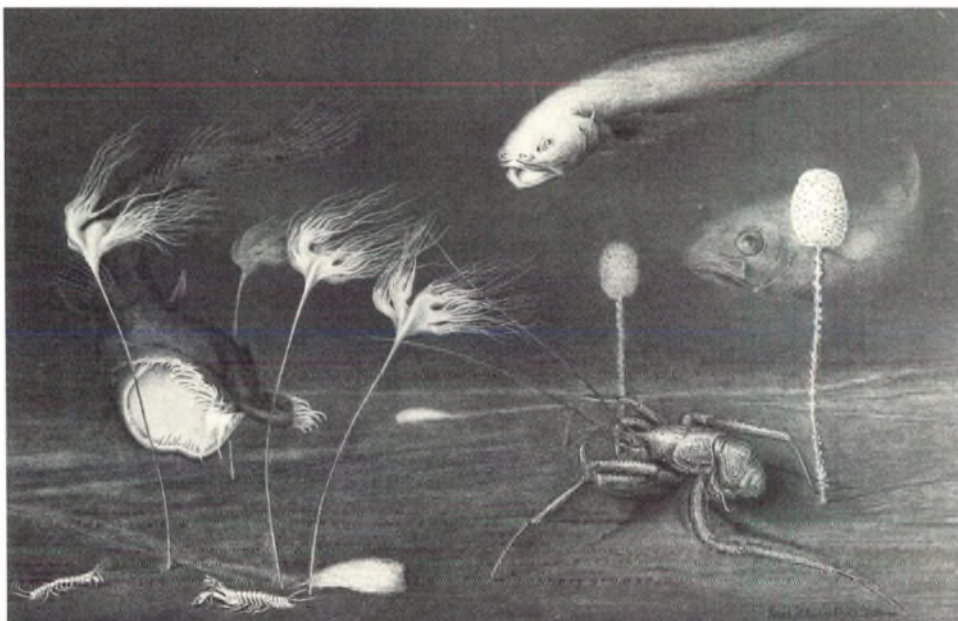


De recente Monoplacophora

Wim Bergkamp

INLEIDING

Op 6 mei 1952 hield een Deense expeditie, uitgezonden door de universiteit van Kopenhagen, zich op voor de kust van Costa Rica. Deze expeditie, „Galathea-expeditie" geheten, had tot doel planten en dieren te verzamelen uit de diepzeeën. Op deze bewuste dag vond men buiten vele andere interessante dieren ook enige exemplaren van een tot dan toe onbekende soort. Deze waren afkomstig uit een monster genomen op ongeveer 3600 meter diepte. Na bestudering kwam men tot de conclusie dat ze behoorden tot een groep van weekdieren die enigszins lijkt op de keverslakken, namelijk de klasse der Monoplacophora. Fossiele vertegenwoordigers van deze klasse waren al meer dan een eeuw bekend uit gesteentelagen van het Onder-Cambrium tot het Midden-Devoon. Men meende dat ze toen waren uitgestorven of geëvolueerd tot de hoger ontwikkelde „oerslakken". Tegenover het geringe aantal recente vondsten staat een veel groter aantal fossiele vondsten. Het baarde dan ook veel opzien toen in 1952, voor het eerst recente vertegenwoordigers van deze klasse werden gevonden in de diepzee van Zuid-Amerika. De Monoplacophora zijn dus mogelijk sinds het Devoon naar de diepzee verhuisd, misschien doordat zij door hoger ontwikkelde vormen, voedselconcurrenten of vijanden, uit hun milieu werden verdreven. (Afb. 1)



Afb. 1 Reconstructie van het milieu op 3600 meter diepte waar *Neopilina galathea* Lemche, 1957, als levend fossiel werd gevonden. (Tekening beschikbaar gesteld door het Zoologisch Museum, Kopenhagen.)



Afb. 2 Het expeditie­schip 'Galathea' waarmee de *Neopilina*'s op 6 mei 1952 voor de kust van Costa Rica werden gedregd. (Foto Zoölogisch Museum, Kopenhagen)

In de diepzee konden zij zich daarentegen meer dan 350 milj. jaar handhaven, zonder overigens noemenswaardige veranderingen te hebben ondergaan. Het aantal soorten bereikte in het Boven-Cambrium en het Ordovicium een hoogtepunt, om vervolgens weer langzaam af te nemen in het Midden-Devoon. Daarna verdween de groep geheel. De klasse werd voor 1958 bij de Gastropoda ingedeeld. Pas na de nu mogelijk geworden bestudering van de inwendige organen besloot men tot het vormen van de klasse der Monoplacophora.

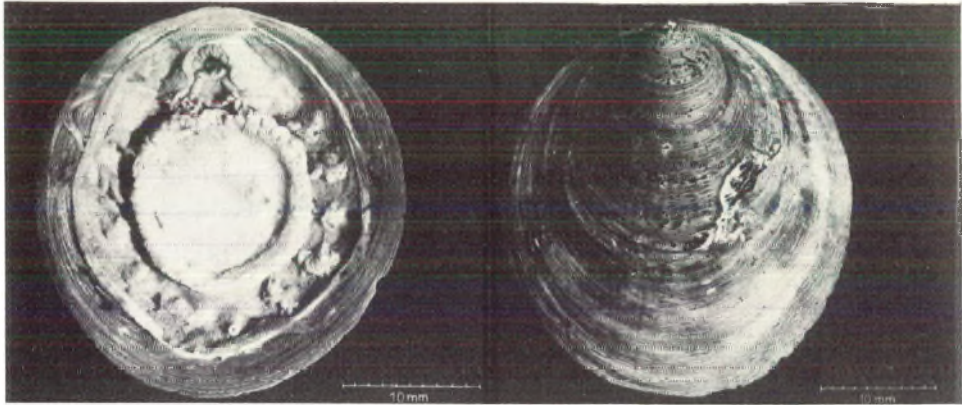
Wat de recente soorten betreft, zijn er sinds de ontdekking van de eerste soort, *Neopilina galathea* Lemche, 1957 (Afb. 3), nog tientallen exemplaren gevonden die in totaal 8 soorten van deze klasse vertegenwoordigen. De meeste van de vondsten konden op naam gebracht worden door vergelijking met andere vondsten, hetzij als een al bestaande soort, hetzij als een nieuwe soort. Echter zijn er ook vondsten, die men wel kon determineren als zijnde Monoplacophora, maar die niet nader waren te klassificeren.

De laatste soortbeschrijving dateert van 1979: de tot nu toe achtste soort, *Vema (Laevipilina) hyalina*. Op dit ogenblik is de klasse der Monoplacophora een van de meest opvallende voorbeelden van levende fossielen in de diepzee.

Ondanks dat de verzamelaar deze soorten waarschijnlijk nooit in zijn bezit zal krijgen of ten hoogste in enkele musea zal kunnen zien, willen wij toch deze groep van weekdieren onder uw aandacht brengen. Er is getracht een zo compleet mogelijk beeld te geven van wat thans over de recente Monoplacophora bekend is.

ANATOMIE VAN DE MONOPLACOPHORA

Bij de beschrijving van de anatomie van deze klasse zullen we uitgaan van *Neopilina galathea*



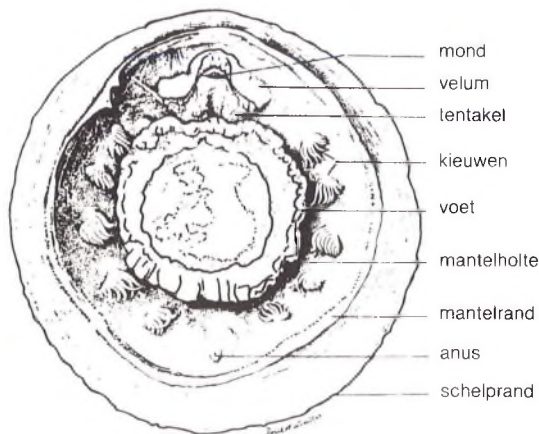
Afb. 3 Rechts: het holotype van *Neopilina galathea*. Links: een ander exemplaar uit het zelfde monster, aan de binnenzijde gezien. Voor verklaring van de organen zie Afb. 4.

Lemche, 1957 daar dit de enige soort is die zowel inwendig als uitwendig geheel tot in de details is beschreven.

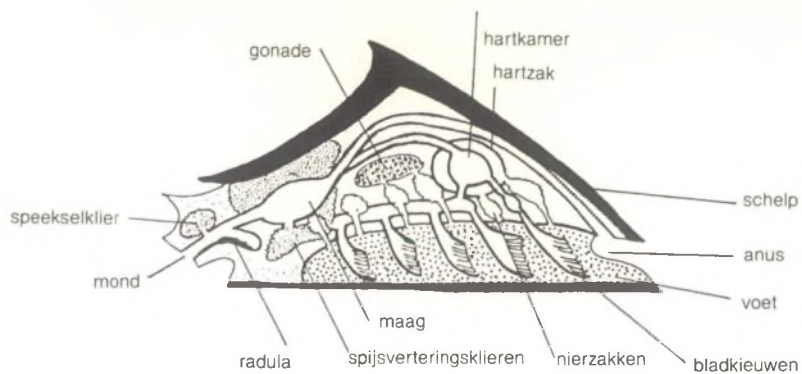
Bekijken we het dier vanaf de zijkant dan kunnen we een dorsale (rug) en een ventrale (buik) zijde onderscheiden. De rugzijde wordt bedekt door een enkele schelp, die bijna cirkelrond is en alle weke delen bedekt.

Aan de buikzijde zijn verschillende onderdelen te onderscheiden. Het meest in het oog vallend is wel de in het midden gelegen grote voet. Wanneer deze samengetrokken is, is de diameter hiervan ongeveer de helft van die van de schelp. (Afb. 4)

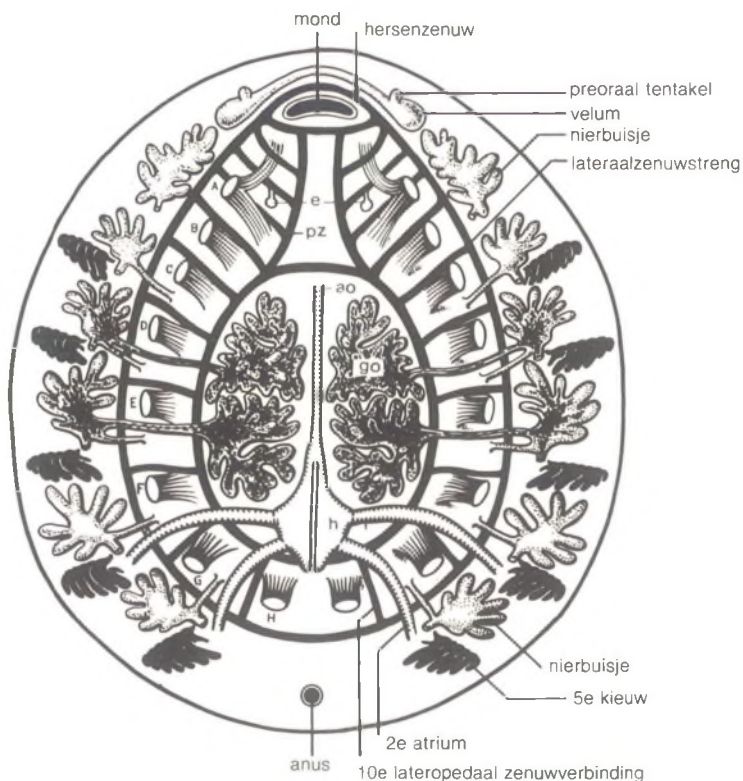
Voor de voet, tussen de voorste rand van de schelp en de voet ligt een driehoekig gebied waarin de mond en enkele zintuigen gelegen zijn. Wanneer we nu in een rechte lijn naar de achterrand van de schelp gaan, over het midden van de voet dan vinden we tussen de achterrand van de voet en de schelp een kleine papil waarop de anus is gelegen. Tussen de anus en de mond zijn aan weerszijden van de



Afb. 4 *Neopilina galathea*, binnenzijde met verklaring van de organen. (naar Lemche en Wingstrand)

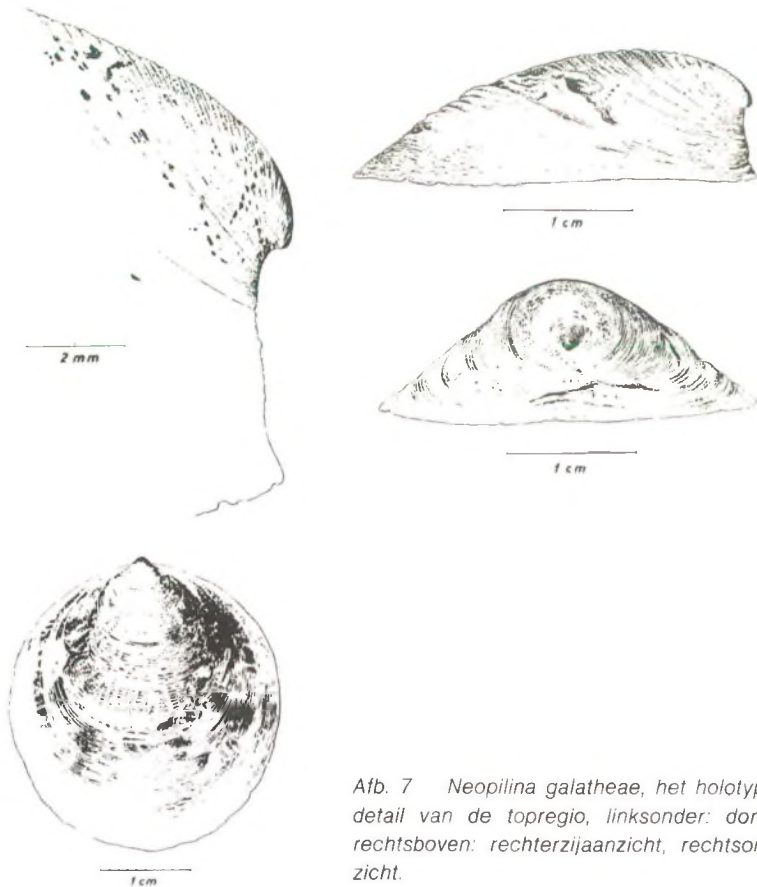


Afb. 5 Schematische lengtedoorsnee van *Neopilina*. (naar Meglitsch)



Afb. 6 Schematisch weergegeven de relatie tussen de verschillende gesegmenteerde organen in *Neopilina*. A-H de voetretractor spieren.

ao = aorta, e = evenwichts organen, h = hart, go = gonade, pz = pedaalzenuwstreng (pedaal = voet).



Afb. 7 *Neopilina galathea*, het holotype; linksboven: detail van de topregio, linksonder: dorsaal aanzicht, rechtsboven: rechterzij aanzicht, rechtsonder: vooraanzicht.

voet in de mantelholte 5 kieuwen gelegen, tevens monden in de buurt van de kieuwen de nierbuisjes (nephridia) uit, doch deze zijn zonder optische hulpmiddelen niet waar te nemen. Langs de schelprand is de mantelrand gelegen en iets meer naar binnen de mantelplooien, welke een onderdeel zijn van de mantel. Inwendig zijn verder de volgende organen gelegen: (Afb. 5) vlak achter de mond, de radula gevolgd door de keelholte en de slokdarm die eindigt in de maag. Rond de maag zijn de lever en de uitstulpingen van de keelholte gelegen. De maag gaat aan de achterzijde over in de darmen, die eindigen in de anus. Onder de darmen zijn de gonade, het hart en de nierbuisjes gelegen.

Bij de ligging van de organen en spieren valt één facet zeer duidelijk op. Verschillende organen en spieren zijn meervoudig aangelegd en paarsgewijs achter elkaar gerangschikt. (Afb. 6)

Dit verschijnsel, metamerie geheten, betreft hier voornamelijk de kieuwen, de nierbuisjes (nephridia), de geslachtsorganen (gonade), de spieren van de voet en het zenuwstelsel. Het zenuwstelsel is een touw ladderzenuwstelsel dat enkele zenuwknopen bevat en als een lus door het lichaam loopt.

DE MANTEL EN DE SCHELP

De mantel bekleedt bij dit dier als een dun vlies de binnenzijde van de schelp en loopt vanaf de schelprand door tot aan de centraal gelegen voet.

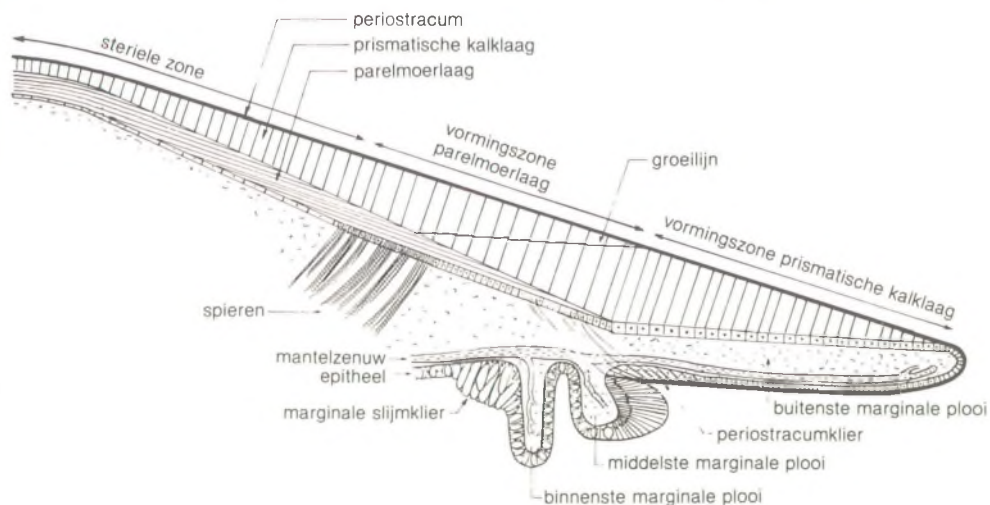
Bij de schelprand vertoont de mantel twee opvallende plooien. (Afb. 8)

Dit zijn de middelste en binnenste marginale plooien, terwijl dat deel van de mantel gelegen tegen de schelp en aan de buitenzijde de middelste marginale plooi, de buitenste marginale plooi geheten is. De mantel is bedekt met twee lagen van cellen, de epitheliale cellen. De ventrale laag bevat twee duidelijk gemarkeerde gebieden, welke elk een verschillend type klier bevat.

Het eerste gebied is gelegen aan de basis van de kieuwen, de zgn. hypobranchiale klieren.

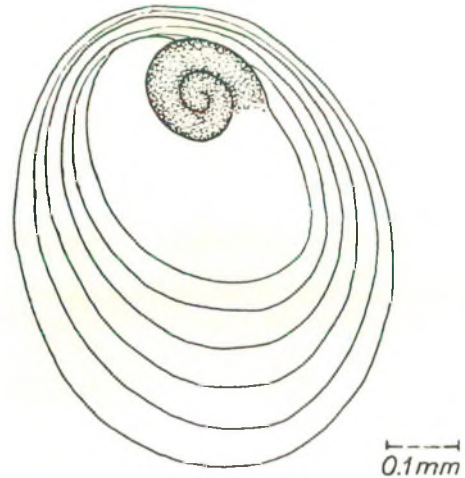
Het tweede gebied met klieren is gelegen aan de binnenkant van de binnenste marginale plooi en vormt een gesloten ring rond het gehele dier. Dit is de zgn. marginale slijmklier. De buitenste marginale plooi is geheel bedekt door kliercellen. De dorsale laag epitheliale cellen is gelegen tegen de binnenkant van de schelp aan. Deze laag vormt de eigenlijke schelp. De inwendige delen van de mantel zijn erg dun en bevatten voornamelijk spiervezels, bindweefsels en bloedholten (sinussen) met bloedcellen, alsook veel zenuwvezels die tot aan de buitenste marginale plooi reiken.

De schelp is een vrij platte kap met een bijna cirkelronde buitenlijn en meet ongeveer 3 cm. in diameter en ongeveer 9-13 mm. in hoogte. De schelp op zich is erg dun, 0,2-0,3 mm. De groeilijnen zijn zeer fijn en zeer dicht bij elkaar gelegen. Bijna elke 5e groeilijn is dikker dan de voorgaande. De groeilijnen worden gekruist door 30-60 smalle en licht verhoogde ribben, deze worden naar de rand van de schelp toe kleiner. De top (apex) valt, van opzij gezien, bijna vertikaal over de voorrand van de schelp, die hier concaaf is. (afb. 7) Bij een enkel gevonden exemplaar is op de top een larvale schelp (protoconch) gevonden, bij de overige alleen een spoor van wat eens een larvale schelp moet zijn geweest. De kleur van de schelp is dof bruin, dat donkerder wordt naar de top toe, alwaar hij bijna



Afb. 8 Schematische weergave van de schelpvorming en van de structuur van de mantelrand. De dikte van de schelp is in verhouding tot de overige structuren enkele malen vergroot weergegeven.

Afb. 9 Schets van de apex met de protoconch (moedertop). De voorzijde van het dier is aan de bovenzijde van de tekening gelegen.



zwart van kleur is. Het meeste pigment is geconcentreerd op de ribben en de groeilijnen. Naar de rand toe is de schelp meer egaal licht bruin gekleurd tot bijna strokleurig.

In doorsnee zijn in de schelp drie lagen te onderscheiden, te weten het periostracum, de prismatische kalklaag en de parelmoerlaag. De bouw hiervan komt overeen met die van andere schelpdragende weekdieren. Het periostracum (opperhuid) is bijna overal even dik, 0,003 - 0,005 mm., en is de enige laag van de schelp, die over de schelprand en de buitenste marginale plooi heen ligt, tot hij eindigt bij de periostracumklier. De klier vormt een cirkelvormige band rond het dier aan de basis van de buitenste plooi. De prismatische kalklaag wordt gevormd door de dorsale cellen van de buitenste plooi. Opmerkelijk is dat elke cel in deze laag, die maar 50 cellen breed is vanaf de rand van de plooi, één enkel kristal van kalk produceert.

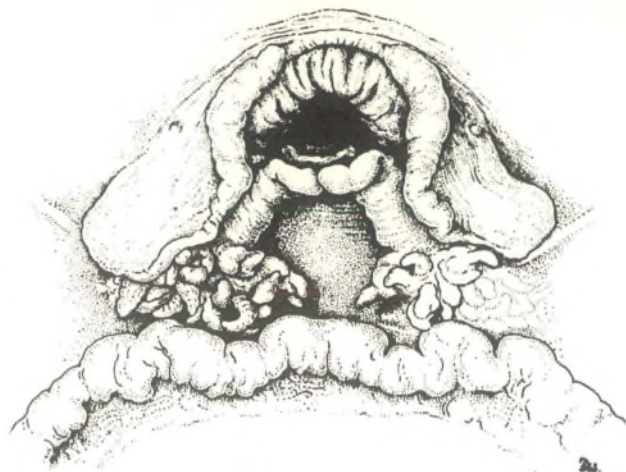
Naar het midden van de schelp toe worden deze cellen gevolgd door cellen die het parelmoer vormen, hierna volgt een laag van cellen waarvan de functie niet duidelijk is. Zoals nu blijkt kan de schelp op twee manieren verdeeld worden, in lagen van buiten naar binnen toe maar ook in zones, van de schelprand af naar de top toe. We onderscheiden hierbij dan de volgende lagen: (a) formatiezone van de prismatische kalklaag, b) formatiezone van de parelmoerlaag en als laatste een schelpplaat die niet nader omschreven is, de zgn. steriele zone.

Het dier gebruikt zijn schelp niet alleen ter bescherming van buiten af, maar ook om de spieren aan vast te hechten; dit gebeurt alleen in de zone waar het parelmoer wordt gevormd.

SPIJSVERTERINGSSYSTEEM EN VOEDINGSWIJZE

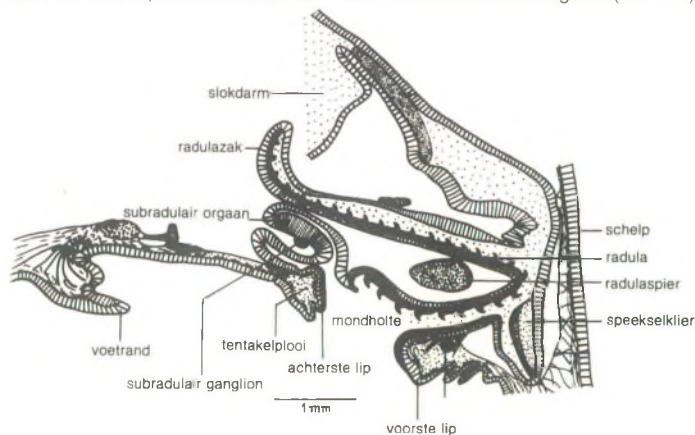
Opvallend bij de uitwendige anatomie is het mondgebied, dat voor de voet gelegen is. Het mondgebied wordt aan de achterkant begrensd door een duidelijk glad, driehoekig gebiedje, het voorvoetgebied. Dit voorvoetgebied wordt op zijn beurt weer begrensd door de tentakelplooien aan de zijanten en aan de achterkant door de voet. (Afb. 10)

Aan de voorkant wordt het mondgebied begrensd door de voorste lip. Voor de voorste lip bevindt zich een lage plooi, de midden velum plooi, welke aan beide zijden van de mond een aanhangsel vormt, het velum. Het velum is een orgaan dat rijk geïnnerveerd is en veel spiertjes bevat. De indruk is dat het een orgaan is met een grote flexibiliteit. Direct achter de achterste lip is een dwarse plooi die on-

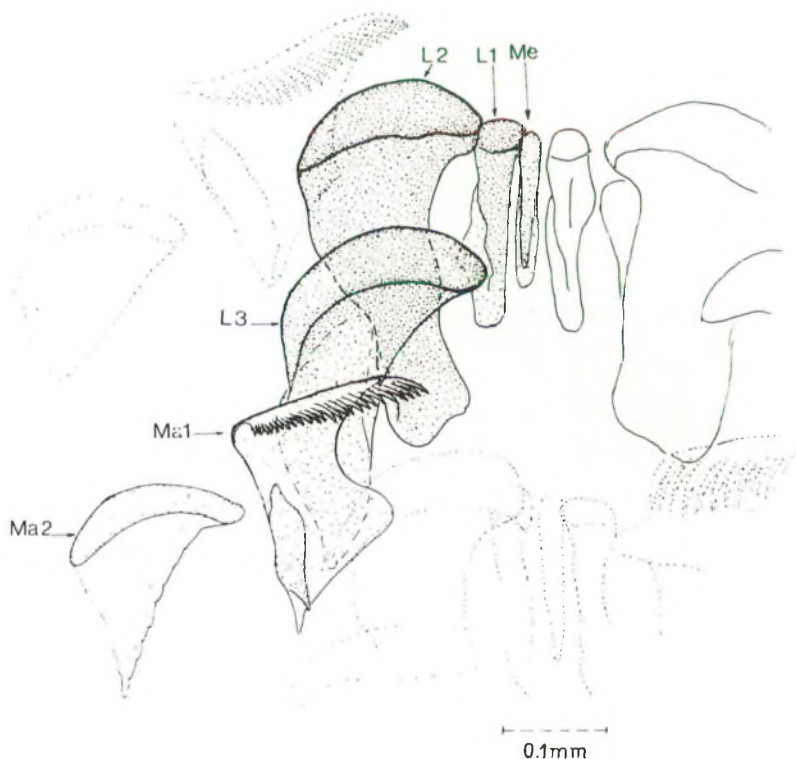


Afb. 10 De mond met de daar omheen gelegen organen: onderaan is nog juist een deel van de rand van de voet zichtbaar; direct hierboven is het voorvoetgebiedje gelegen met aan weerszijden de postorale tentakels. Zie verder de tekst.

derbroken wordt door een diepe mediane spleet. Dit geeft een indicatie dat we te doen hebben met een gepaard orgaan. Naar de zijkanalen toe wordt de plooi dunner, waarna het een scherpe hoek maakt en naar beneden loopt, tot hij eindigt in de postorale tentakels. Het voorkomen van vele zenuwen in de tentakels duidt erop dat zij mogelijk een zintuig-functie hebben, waarschijnlijk de tastzin. Tussen de tentakelplooi en het velum bevindt zich een groef, die naar de mond leidt. Mogelijk is het de gewone route van het voedsel door deze groef wanneer het bodemmateriaal opgepikt is door de tentakels of door het velum. Hierom wordt deze groef de voedingsgroef genoemd. Deze voedingsgroef staat via een spleet tussen de voorste- en de achterste lip in verbinding met de mondholte. De lippen zijn ongepaarde structuren en omranden de mond. Aan de binnenkant van de voorste lip bevindt zich een opperhuid (cuticulum) dat naar binnen toe dikker wordt. Deze laag eindigt in een kaakvormige structuur, die de zijpunten van de voorste lip vormen. De achterste lip zet zich naar binnen toe voort langs de wand van de mondholte tot in de subradulaire zak. De mondholte kan gedefinieerd worden als de ruimte binnen de mondopening. In de mondholte zijn een paar organen te onderscheiden: de radula, de subradulaire zak en het subradulair orgaan (Afb. 11).



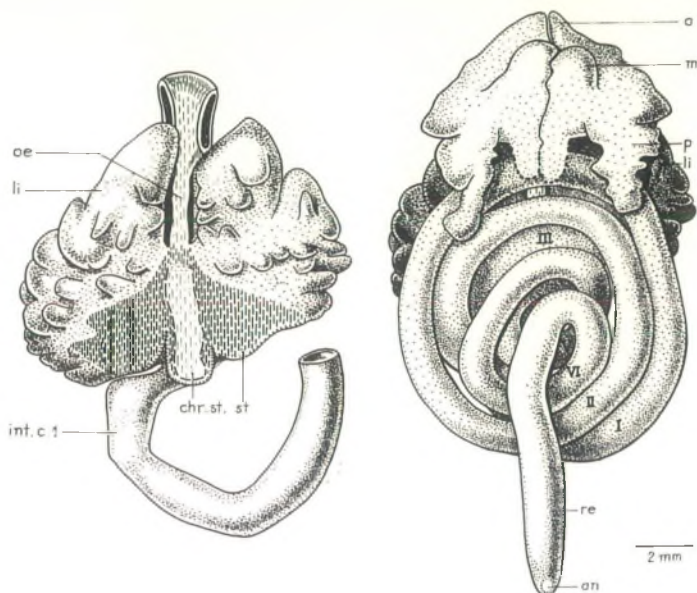
Afb. 11 Lengtedoorsnede door het midden van de kop.



Afb. 12 Detail van de radula. Duidelijk getekend is de helft van een V-vormige rij tanden. Me = Mediane of Rachistand, L1,2,3 = 1e,2e,3e Laterale tand, Ma 1,2 = 1e en 2e Marginale tand.

De subradulaire zak is een brede instulping, die uitmondt in het dak van de mondholte. Wanneer de zak terug getrokken is, dan wordt hij gedeeltelijk in tweeën verdeeld door een transversale plooi. In uitgetrokken toestand vormt de zak het dak van de mondholte. Het subradulaire orgaan, een zintuig, staat dan direkt in verbinding met de mondholte en de plooi is dan niet meer zo nadrukkelijk aanwezig. De radula is een in verhouding vrij groot orgaan en bestaat uit 45 rijen tanden, die in een V-vorm staan met de punt van de V naar de mondopening toegericht. De oudste 10 - 11 rijen zijn in dat deel van de radula gelegen dat in het verlengde ligt van de subradulaire zak. De jongste tanden worden gevormd in de radula schede, mogelijk schuiven ze naar de mond toe op bij het vormen van nieuwe tanden. Elke rij heeft de formule 2-3-1-3-2. Dit houdt in dat één rij radulatanden opgebouwd is uit één rachistand, gevolgd door drie laterale en twee marginale tanden aan weerszijden. (Afb. 12)

De mediane tand is slank staafvormig met bijna geen hoek aan de top. Direkt aan weerszijden van de mediane tand is de eerste laterale tand gelegen. Deze is iets groter en bijna van dezelfde vorm, maar vormt aan de top een rudimentaire hoek. De tweede laterale tand is breed en sterk en heeft een scherpe hoek met een stomp einde. De derde laterale tand is van bijna dezelfde vorm maar met een meer uitgesproken hoek. Het is de grootste tand in de rij. Direct na de derde laterale tand volgt een dunne kamtand, de eerste marginale tand. De basis van deze tand is smal en aan de andere kant van



Afb. 13 Links: het spijsverteringsstelsel gezien vanaf de rugzijde nadat de uitstulpingen van de keelholte en grote delen van de darm verwijderd zijn. Zichtbaar zijn nu: de slokdarm (oe) uitmondend in de driehoekige maag (st), de kristalsteel (chr.st.), de beide leverheften (li) en een deel van de eerste winding van de darm (int. c. 1). Rechts: het intacte spijsverteringsstelsel met bovenin de uitstulpingen van de keelholte (a,m,p) en onder de 6 windingen van de darm (I-VI), met rectum en anus.

de tand gelegen dan waar de derde laterale tand staat. De tweede marginale tand tenslotte heeft een rudimentaire hoek, die veel lijkt op de tweede en derde laterale tand.

De radula van de Neopilinidae lijkt veel op die van de Loricata (keverslakken) en Patellidae, welke van het docoglosse type zijn. In deze drie groepen hebben de radula's het volgende gemeen; een gereduceerde of afwezige rachistand; sterke, hoekvormige laterale tanden en een paar zwak ontwikkelde marginale tanden.

De radula's van de Loricata verschillen niet in het bijzonder van familie tot familie, in tegenstelling tot bij de gastropoda. Mogelijk dat de monoplacophora een zelfde geringe diversiteit vertonen als de keverslakken, doch het aantal bestudeerde soorten is nog wel erg klein om dit te kunnen bevestigen. Van de mondholte af loopt de keelholte (pharynx) langs de schelp omhoog en gaat dan over in de slokdarm (oesophagus). Met de keelholte staan drie structuren in verbinding, dat zijn de radula schede, de uitstulpingen van de keelholte en de voorste speekselklier. (Afb. 13)

De slokdarm mondt uit in de maag, deze is driehoekig van vorm, waarbij de brede achterrand de basis van de driehoek vormt. De slokdarm mondt uit in de punt van de driehoek. Vlak naast het midden van de basis is een blinde zak gelegen waarin de kristalsteel gevormd wordt. De kristalsteel begint in de blinde zak en wijst naar de opening van de slokdarm toe. In doorsnee is de steel opgebouwd uit concentrische lagen.

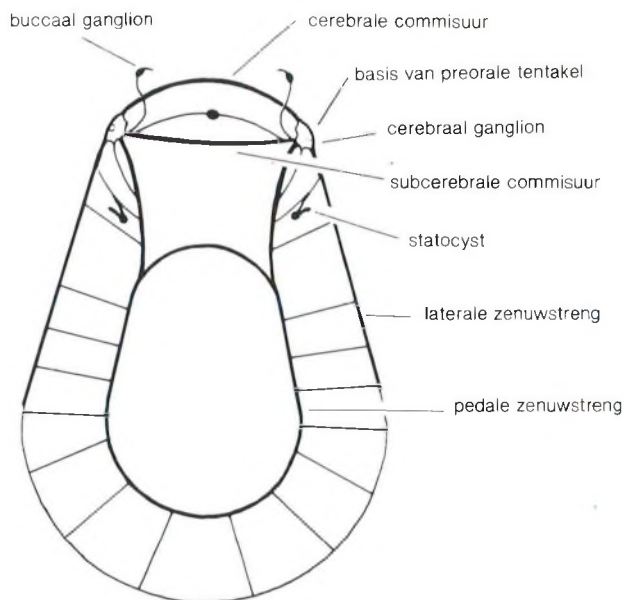
De lever (hepatopancreas) is gepaard aangelegd en mondt uit in de maag door middel van een spleetvormige opening aan beide zijden van de maag. Elke lever is sterk gelobd en zijwaarts van de slokdarm en de maag gelegen. Aan de rugkant wordt de lever bedekt door de windingen van de darm. Het begin van de darm is vlak naast de blinde zak van de kristalsteel gelegen, vandaar af maakt de darm direkt de eerste winding tegen de klok in. In totaal telt de darm zes windingen die op elkaar liggen en zo een vlakke conus vormen. De zesde winding eindigt in de endeldarm (rectum) dat niet gewonden is. Het rectum eindigt in de anale opening (anus). (Afb. 13)

VOEDINGSWIJZE

Zoals eerder vermeld voedt dit dier zich waarschijnlijk door bodemmateriaal op te nemen door middel van de tentakels en het velum. Van het bodemmateriaal wordt al het organische materiaal verteerd. In de darmen van *Neopilina* zijn onder andere radiolariën aangetroffen. Een dier met een dergelijke voedingswijze duidt men aan als een "deposit-feeder".

ZENUWSTELSTEL EN ZINTUIGEN

Het zenuwstelsel is een touw ladderzenuw, waarbij het voorste gedeelte van het zenuwstelsel een cirkelvormige orale zenuwring vormt (Afb. 14). Hierin zijn twee zenuwknoten (ganglia) gelegen, de cerebrale ganglia, die met elkaar in verbinding staan door aan de voorkant een cerebrale commissuur en aan de achterkant een subcerebrale commissuur.



Afb. 14 Schematische weergave van het zenuwstelsel (naar Lemche, 1959).

Deze ring gaat naar achteren over in twee paar zenuwstrengen, de laterale en de pedale zenuwstreng. De strengen ontmoeten elkaar ter hoogte van de anus. De pedale zenuwstreng staat in verbinding met de laterale door middel van latero - pedale verbindingstrengen. Deze verbindingstrengen zijn metamerisch aangelegd.

In *Neopilina* zijn ook drie duidelijk gelokaliseerde zintuigen aangetroffen, te weten het subradulair orgaan, de gepaarde preorale tentakels en de gepaarde statocysten.

De preorale tentakel (Afb. 15) is gelegen aan de basis van het velum, in de plooi tussen dit orgaan en de mantel. Het is een 0,3 mm groot aanhangseltje. Deze preorale tentakel is gepaard aangelegd, bij elke velumlap bevindt zich er één. De top van de tentakel is sterk geïnnerveerd, hetgeen er op wijst dat het hier om een zintuig gaat. De basis van de preorale tentakel is te vinden op het cerebrale ganglion. Wat precies de functie is, is niet geheel duidelijk uit de bouw op te maken, mogelijk bevat het de reukzin (chemoreceptie).

De ligging van het subradulair orgaan is reeds beschreven bij het spijsverteringssysteem. Helaas bleek dat de identificatie van zintuigcellen niet mogelijk was. Zoals ook bij andere weekdieren zal dit orgaan zeer waarschijnlijk dienen als smaakzintuig om voedsel te proeven en te keuren.

Het evenwichtsorgaan of de statocyst is gepaard aangelegd, aan beide zijden is één statocyst gelegen buiten het voetgebied. De statocyst is hoger gelegen dan de laterale en pedale zenuwstrengen, welke dicht tegen de ventrale wand van het lichaam zijn gelegen. De zenuw van de statocyst loopt dan ook ventraal naar voren en eindigt in de 2e latero - pedale verbindingstreng, in tegenstelling tot andere mollusken alwaar de zenuw van de statocyst eindigt in de cerebrale ganglia.

Elke statocyst is een blaasje van platte epitheliale cellen, dat in verbinding staat met de mantel door middel van een lang kanaal, of dit opent in de mantel is niet met zekerheid vast te komen staan.



Afb. 15 De preorale tentakel, gelegen in de plooi tussen het velum en de mantel bevat mogelijkerwijs de reukzin.

ADEMHALING EN BLOEDVAATSTELSEL

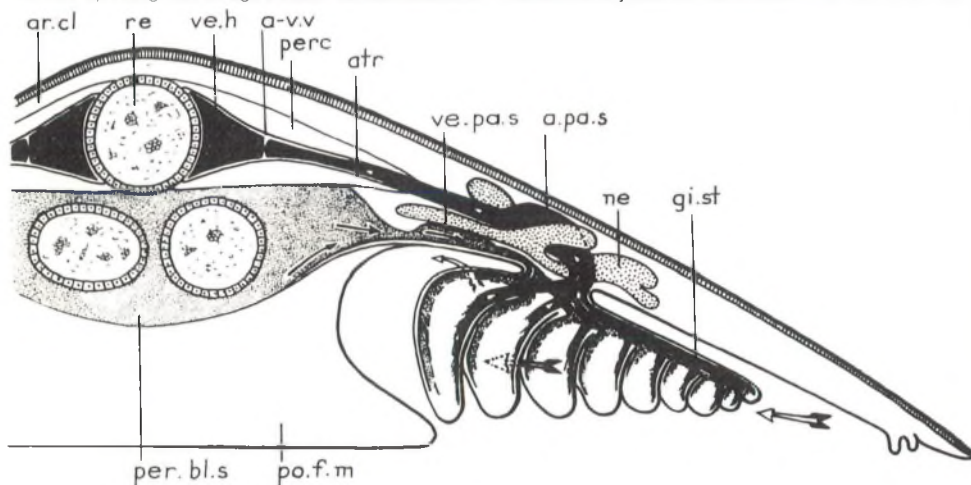
Voor de opname van zuurstof zorgen vijf paar kieuwen, die langs de voet zijn gelegen. Elke kieuw bestaat uit een spits toelopende stam met zeven tot acht kieuwlamellen. Deze zijn aan de ventrale zijde van de kieuwstam gelegen.

Aan de buitenkant zijn de lamellen bedekt door kliercellen en cellen die trilharen (ciliën) dragen. Aan de top van elke lamel bevinden zich in hoofdzaak cellen met ciliën; deze ciliën zijn duidelijk langer en sterker dan de overige ciliën, ze wekken een waterstroom op.

De zuurstof opname vindt plaats door middel van diffusie. Het koolzuurgas dat bij verbruik van voedingsstoffen ontstaat, wordt door het bloed via een aanvoerend vat naar de kieuwen getransporteerd (afb. 16), dit aanvoerende vat splitst zich uit over elke lamel, alwaar dan de uitwisseling van koolzuurgas en zuurstof zou moeten plaatsvinden. Het zuurstofrijke bloed wordt weer afgevoerd door een bloedvat in de lamel naar het afvoerende vat in de kieuwstam dat naar het hart leidt.

Bekijken we de bloedstroom vanaf de kieuwen naar het hart, dit is de zuurstofrijke bloedstroom, dan zien we dat het afvoerende vat uit de kieuwstam de mantelplooi inloopt en daar uitmondt in een sinus, de arteriële mantelsinus.

Tot zover is het vaatsysteem vanaf de kieuwen voor alle vijf nog gelijk. De arteriële mantelsinus van de vijfde kieuw nu, gaat direct over in de achterste hartboezem (atrium), terwijl die van de eerste tot en met de vierde kieuw onderling verbonden zijn tot één grote bloedsinus, die boven de basis van de kieuwen gelegen is. Deze sinus gaat over in de voorste hartboezem. Zoals in afb. 17 is te zien zijn er twee paar hartboezems. De achterste hartboezem mondt uit in het achterste gedeelte van het ventrikel, de voorste hartboezem opent aan de zijkant van het ventrikel. Tussen de ventrikels, die gepaard zijn aangelegd, en de hartboezems is een nauw kanaal, de atrium-ventrikel opening. In deze opening zijn hartkleppen aanwezig, die lijken te bestaan uit een plooi van de binnenkant van de atrium-ventrikel opening. Deze kleppen bevatten spiercellen, hetgeen erop wijst dat ze dienen ter afsluiting van de opening om terugstromen van het bloed te voorkomen bij het samentrekken van het ventrikel.



Afb. 16 Schematische weergave van een dwarsdoorsnede ter hoogte van het hart. Zichtbaar zijn het hart en de verbindingen met de kieuwen. De pijltjes geven de richting van de bloedstroom en van de waterstroom door de kieuwen aan.

De beide ventrikels zijn elk aan een kant van het rectum gelegen en zijn driehoekig van vorm. Ze monden uit in de centraal gelegen slagader (aorta), welke voorbij het rectum open eindigt in de bloedsinussen.

De bloedsinussen omringen de meeste organen en monden via de veneuze mantelsinus weer uit in de kieuwen.

In het gehele vaatstelsel, als ook in de bloedsinussen zijn bloedcellen aangetroffen. Deze zijn alle van hetzelfde type, ze zijn rond tot licht ovaal met een maximale diameter van 0,01 mm. De kernen van deze cellen zijn rond en smal en maar 0,003 mm. groot.

Een bloedvaatstelsel, opgebouwd als hethier beschrevene noemt men een open bloedvaatstelsel. De bloedvaten staan in verbinding met onregelmatig gevormde bloedruimten in de weefsels. Dit systeem komt bij meerdere weekdieren voor, echter sommige weekdieren, als met name inktvissen kennen een beter systeem, het gesloten bloedvaatstelsel.

DE UITSCHEIDINGSORGANEN

De nierbuisjes (nephridia) zijn zijwaarts van de voetspieren gelegen (afb.6) en herhalen zich met dezelfde frequentie als de kieuwen, de latero-pedale zenuwverbindingen en de voetspieren, zijn eveneens metamerisch aangelegd.

Vijf paar nephridia monden, d.m.v. een nieropening (renopoor) uit in de mantelplooi aan de basis van de vijf paar kieuwen. Een zesde paar nephridia is voor de eerste kieuw gelegen en mondt ter hoogte van voetspier B (afb. 6) uit in de mantelplooi.

Dus in totaal zijn er zes paar nephridia, gelegen bij de voetspieren B t/m G. In de twee paar nephridia, die bij de D en E spier, monden de afvoerende gangen van de geslachtsorganen uit, de gonoducten. De nephridia bij de A t/m C spier zijn mogelijk onderling verbonden, de overige zijn duidelijk van elkaar gescheiden.

Een nephridia is in zijn algemeenheid als volgt opgebouwd: ze beginnen vanaf de lichaamsholte met een trechter; na de trechter volgt een kort en nauw kanaal (nephrostoma) dat in de nephridia leidt. Deze bestaat uit een centrale zak met vele lobben. De centrale zak opent direct met een renopoor in de mantelplooi.

DE GESLACHTSORGANEN

De dieren zijn van gescheiden geslacht, er is voor zover geen indicatie van hermafroditisme. De bouw van de geslachtsorganen (gonade) is vrij simpel. Het zijn gelobde zakken, gelegen ventraal ten opzichte van de darmen en de lever.

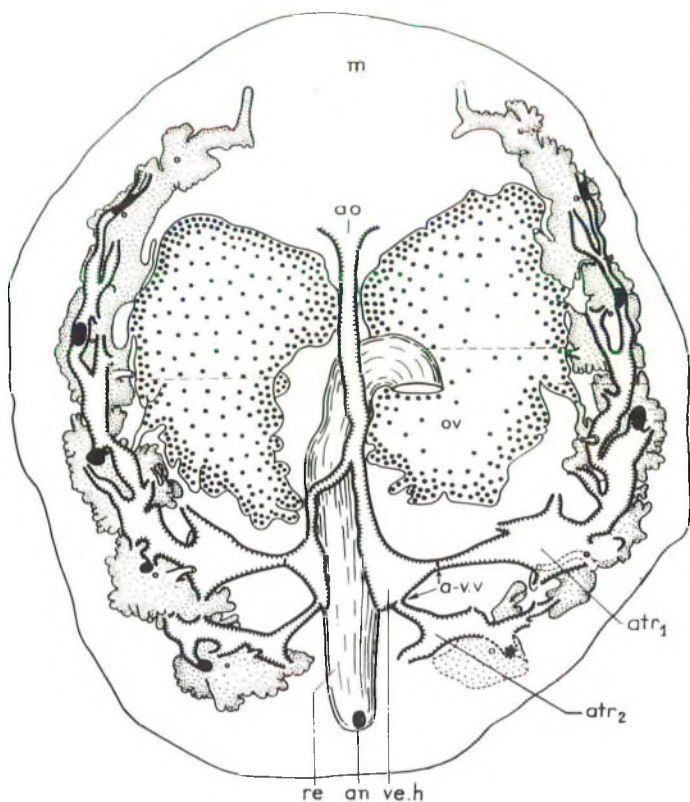
Twee paar korte gonoducten, aanwezig in beide sexen, verbinden de gonaden met de nephridia. Vanaf de gonoduct komt het genitaal-product via de respectieve nephridia en renopoor in de mantelplooi, waar het dan verspreid wordt door de waterstroming. Copulatie-organen zijn niet aanwezig.

De mannelijke geslachtsorganen zijn duidelijk verdeeld in twee paar testes, die sterk gelobd zijn. Hierin worden de zaadcellen (spermatozoïden) geproduceerd. Elke testis heeft zijn eigen opening in een nephridium door middel van zijn spermaduct. De ronde vorm van de spermakoppen duidt erop, dat de bevruchting plaats heeft in het water.

De vrouwelijke geslachtsorganen zijn minder sterk gelobd dan de mannelijke. De ovariumlobben hebben een vrij groot lumen, dat soms leeg is, maar gewoonlijk vrije eicellen bevat.

De ovaria monden door middel van een oviduct uit in de nephridia. De eicellen bezitten geen schaal of andere beschermende structuren. Dit wijst er eveneens op dat de bevruchting buiten het lichaam, in het water plaats vindt.

Afb. 17 Grafische reconstructie van het aanvoerende deel het bloedvatstelsel. m - mond; ao - aorta; ov - ovarium; avv - atrium-ventrikel opening met hartkleppen; art1 - voorste hartboezem of atrium; atr2 - achterste hartboezem; veh - ventrikel (hartkamer); an - anus; re - rectum.



VOORTBEWEGING

Voor de voortbeweging zorgt de centraal gelegen voet, die cirkelrond van vorm is. Het centrale gedeelte van de voet bestaat uit een membraanachtige schijf, welke iets meer dan 0,1 mm dik is en daarom ietwat transparant aandoet.

De periferie van de voet is goed ontwikkeld als een gespierde voetrand. In de periferie zijn alle dorso-ventrale voetspieren gelegen.

In afb. 6 zien we dat de dorso-ventrale voetspieren metamerisch zijn aangelegd. Tussen elke latero-pedale zenuwverbinding bevindt zich één spier.

De voorste voetrand is dikker dan de rest van de voet, door de aanwezigheid van de voetklier. De rest van de ventrale zijde van de voet bevat eveneens klieren, doch deze zijn meer verspreid gelegen als in de voetklier. De ventrale zijde van de voet vormt buiten de voetklier, de kruipzool. De voetklier scheidt een slijmerige stof af die de cohesie tussen voet en substraat versterkt.

Bij de vondsten, die later in dit artikel beschreven worden, is ook een vondst van 16 levende exemplaren van één soort, getypeerd als *Vema* sp. Het bleek mogelijk deze dieren 25 dagen in leven te houden en hun voortbeweging te bestuderen.

De voortbeweging lijkt op die van de *Patella*'s: het dier rijst hoog op boven de voet, kantelt de schelp of zijwaarts of naar voren toe. Daarna draait de schelp in afwisselende richting zijwaarts, tot soms 90° op de lichaamsas. Het dier verplaatst zich daarna zeer langzaam.

Tijdens de studie verplaatste het dier zich maar over korte afstanden. De maximale afstand, die in drie weken werd afgelegd was 10 cm!

GEOGRAFISCHE VERSPREIDING EN ECOLOGIE

Horizontale verspreiding Onder de horizontale verspreiding verstaat men de eigenlijke geografische verspreiding. Het verspreidingsgebied van de *Monoplacophora* is niet geheel bekend door het toch wel geringe aantal vondsten.

Opmerkelijk is dat de meeste vondsten gelegen zijn tussen 30° noorder- en 15° zuiderbreedte en voornamelijk ten oosten van het Amerikaanse continent. Er is maar één vondst bekend uit het Aziatisch continent en één uit de zuidelijke atlantische oceaan (51° Z.B.). Dit maakt het aannemelijk dat deze groep een groot verspreidingsgebied heeft. Wat dan de meest noordelijke en zuidelijke begrenzing mag wezen, blijft te raden.

Vertikale verspreiding Onder verticale verspreiding van een soort verstaat men de diepte of de hoogte waarop een soort voorkomt.

De zeeën over de wereld zijn op biologische grondslag in verschillende zones verdeeld. Men onderscheidt een pelagische zone, die bevolkt wordt door rondzwemmende of in het water zwevende organismen en een benthonische zone, die de levensruimte van de bodembewonende organismen omvat; dit is de bodem zelf met de vlak daarbovenstaande waterlaag. Beide zones zijn weer onderverdeeld: de pelagische zone in een epipelagische zone (tot 1000 m, diepte), een mesopelagische zone (van 1000 - 2000 m. diepte) en een bathypelagische zone (onder 2000 m). De benthonische zone is verdeeld in vijf andere zones, als eerste de littorale zone, ook wel kuststrook geheten. Na de littorale zone volgt de neritische zone, die zich uitstrekt tot op 200 meter diepte, en de bathyale zone, lopende van 200 - 2000 meter diepte.

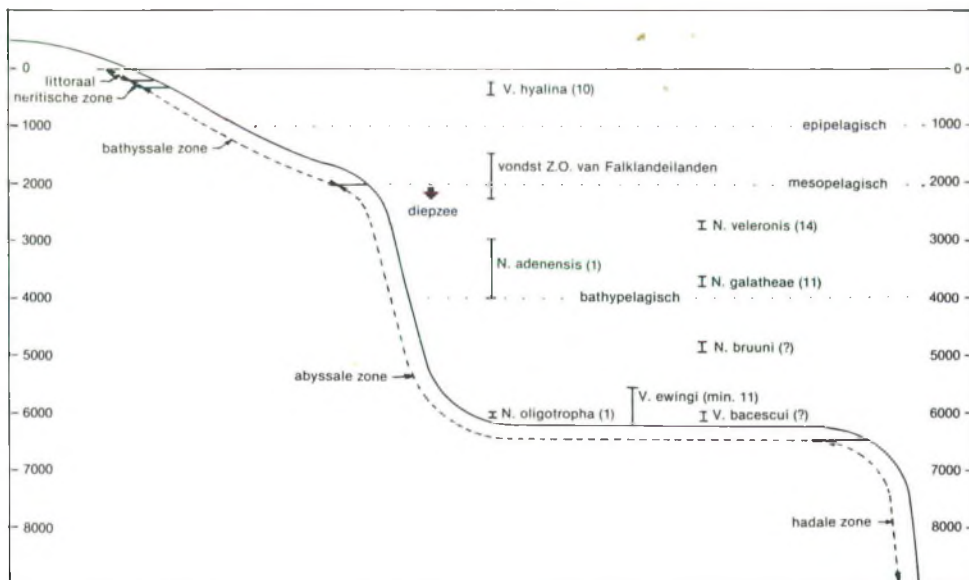
Na 2000 meter begint de eigenlijke diepzee ofwel abyssale zone, deze omvat de diepste delen van de zeebodem tot 6000 meter diepte, afgezien van de diepzeeotroggen. Als laatste onderscheidt men nog de hadale zone, die de bodem van de diepzeeotroggen omvat beneden de 6000 meter.

De *Monoplacophora* zijn voornamelijk aangetroffen in de abyssale zone (2000 - 6000 meter); het zijn duidelijk diepzee soorten. Dat ze echter niet alleen in de diepzeeën worden aangetroffen bewijst wel de bathysale vondst op het continentale plat van Californië (*V. hyalina*). Dat niet elke soort zich handhaaft c.q. voorkomt op iedere diepte in de abyssale zone kunnen we zien als de soorten gerangschikt worden naar de diepte waarop ze gevonden zijn (Afb. 18).

We zien dat de meeste, tot het geslacht *Neopilina* behorende soorten zich ophouden in het hogere gedeelte van de abyssale zone, terwijl een aantal *Vema*-soorten in de hadale zone zijn aangetroffen. Het voorkomen van de soorten op verschillende diepten brengt met zich mee dat de levensomstandigheden niet voor alle gelijk zijn.

Zo varieert de temperatuur op een diepte van 3000 - 6000 meter tussen de 2 - 1° Celsius. Het zuurstof gehalte neemt tot 3000 meter diepte af tot minder dan 1 ml/l, en klimt dan weer op tot 2 ml/l., zodat het leven op de diepzeebodem toch een redelijke hoeveelheid zuurstof ter beschikking heeft. Op het continentale plat zijn de omstandigheden wat milder, de temperatuur varieert daar tussen de 200 - 400 meter van maximaal 9° C. tot minimaal 6,4 C.

De diepzeesoorten werden voornamelijk aangetroffen in een modderige bodem, bestaande uit fijn se-



Afb. 18 Geografische spreiding van de tot nu toe bekende vondsten van de verschillende soorten *Monoplacophora* en de diepten waarop de verschillende soorten werden aangetroffen.

diment dat veel organisch materiaal bevat. Een uitzondering hierop vormt *N. oligotropha*, die in het voedselarme centrale deel van de oceaan werd gevonden.

De eventuele substraten die voorkomen zijn voornamelijk mangaanknollen, die voor het merendeel onder het sediment bedolven zijn. Of de diepzeesoorten vastgehecht op deze knollen leven, is niet met zekerheid te zeggen daar ze er niet op aangetroffen werden.

Daarentegen leeft de continentale soort meer waarschijnlijk op een hard substraat omdat het Californische continentale plat ietwat rotsachtig is; bovendien zijn er vondsten van deze soort, waarbij het dier vastgehecht zit op een stuk rots.

Aan de hand van de darminhoud van een aantal exemplaren is vast komen te staan dat de dieren zich voeden met organisch materiaal dat zich in het sediment bevindt. Zo bevatten de darmen delen van diatomeeën, radiolaria, foraminiferen, bacterie-grote partikels en ook naalden van sponzen. Tevens is de bouw van de radula niet dusdanig dat deze zich in prooidieren kan boren of oppervlakten kan afraspen.

OVERZICHT VAN DE VONDSTEN VAN MONOPLACOPHORA

Data	Aantallen	Vindplaatsen	Dieptes	Coördinaten	Expedities
Neopilina galathea Lemche, 1957					
06/05/'52	10	Kust van Costa Rica	3591 m.	9°23' N/89°32' W.	Galathea
11/11/'58	1	Kust van Costa Rica	3718 m.	10°07' N/89°50' W.	Vema 15
(?)	(?)	Kust van Californië	(?)	± 23° N/± 110° W.	Horizon
Neopilina veleronis Menzies & Layton, 1962					
31/12/'60	14	Cadros Island, Californië, Mexico	2730-2769 m.	27°52' N/115°45' W.	Velero IV
Neopilina bruuni Menzies, 1968					
04/11/'65	(?)	Kust van Peru	4823-4925 m.	08°54' Z/80°41' W	Anton Bruun
Neopilina adenensis Tebble, 1967					
22/02/'67	1	Golf van Aden	3000-3950 m.	13°50' N/51°47' O.	RRS Discovery
Neopilina oligotropha Rokop, 1972					
08/07/'70	1	680 mijl N. van Hawaii	6065-6079 m.	30°05' N/156°11' W.	Seventow (?)
Vema bacescui Menzies, 1968					
19/10/'65	(?)	Kust van Peru	5986-6134 m	08°44' Z/80°45' W.	Anton Bruun
Vema ewingi (Clarke & Menzies, 1959)					
06/12/'58	3	Kust van Peru	5817-5834 m.	07°35' Z/81°24' W.	Vema 15
06/12/'58	2	Kust van Peru	5841-5854 m.	07°30' Z/81°25' W.	Vema 15
09/12/'58	4	Kust van Peru	6324-6329 m.	10°13' Z/80°05' W.	Vema 15
19/12/'58	1	Kust van Peru	5607-5614 m.	12°02' Z/79°08' W.	Vema 15
08/06/'62	1	Kust van Peru	6002 m.	08°10,5' Z/81°08,1' W.	Eltanin
12/10/'65	(?)	Kust van Peru	6260-6364 m.	08°20' Z/81°04' W.	Anton Bruun
08/11/'65	(?)	Kust van Peru	6146-6354 m.	11°30' Z/79°25' W.	Anton Bruun
16/10/'65	(?)	Kust van Peru	6156-6489 m.	08°16' Z/81°05' W.	Anton Bruun
12/10/'65	(?)	Kust van Peru	6260-6052 m.	08°25' Z/81°05' W.	Anton Bruun
Vema (Laevipilina) hyalina McLean, 1979					
? /02/'65	1	Kust van Californië	174 m.	32°41' N/119°17,3' W.	L. Zermatten
? /04/'65	1	Kust van Californië	229 m.	32°25,8' N/119°13,5' W.	L. Zermatten
01/05/'76	2	Kust van Californië	388 m.	32°58,85' N/119°33,05' W.	Velero IV
14/02/'77	6	Kust van Californië	373-384 m.	32°59' N/119°32,8' W.	Velero IV

Niet nader geklassificeerde Monoplacophora:

Neopilina sp.					
02/11/'65	(?)	Kust van Peru	3909-3970 m.	08°46' Z/80°44' W.	Anton Bruun
06/11/'65	(?)	Kust van Peru	6313-6146 m.	08°52' Z/80°47' W.	Anton Bruun
08/11/'65	(?)	Kust van Peru	6146-6354 m.	11°30' Z/79°25' W.	Anton Bruun
14/03/'66	1	Zuidoost van de Falkland eilanden	1647-2044 m.	51°43' Z/55°37' W.	Eltanin

SOORTSBESCHRIJVINGEN

NEOPILINA VELERONIS Menzies & Layton, 1962

De schelp is tamelijk afgeplat. Het periostracum kleurloos en de schelp wit van kleur. Op de protoconch is het periostracum goudkleurig. Schelp bedekt met concentrische en radiale ribbels die tezamen een patroon van gelijkzijdige veldjes vormen. De concentrische ribbels zijn zwaarder dan de radiale. De top reikt tot aan of net over de voorrand van de schelp. De verschillende exemplaren variëren van 1.1 tot 2.6 mm in lengte. De grootste exemplaren zijn zeker volwassen te noemen, vanwege de aanwezigheid van met eieren gevulde ovaria.

Anatomie: 5 paar kieuwen aanwezig. Als postorale tentakels zijn een viertal eenvoudige buisjes aanwezig. De kieuwen hebben slechts 2 tot 4 lamellen.

Vondsten: Een veertiental exemplaren werd gedregd voor de kust van Cedros Island, Mexico.

NEOPILINA BRUUNI Menzies, 1968

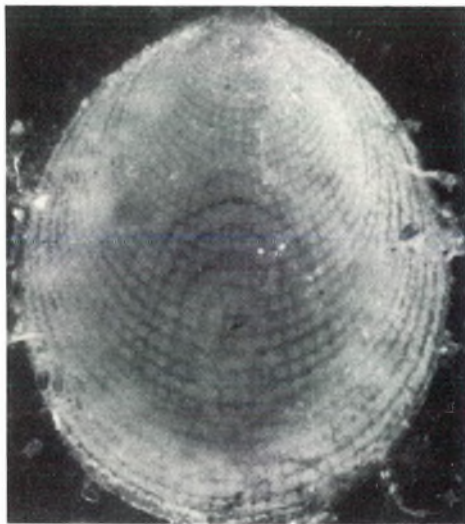
De schelp is bol van vorm en ovaal in omtrek, waarbij hij iets langer is dan breed. De top is achter de voorrand gelegen en tevens lager dan het hoogste gedeelte van de schelp.

Kleur matgrijs tot blauwgrijs. Afmetingen: L.B.H. = 15/12,7/5 mm. Afstand top-voorrand \pm 1,3 mm.

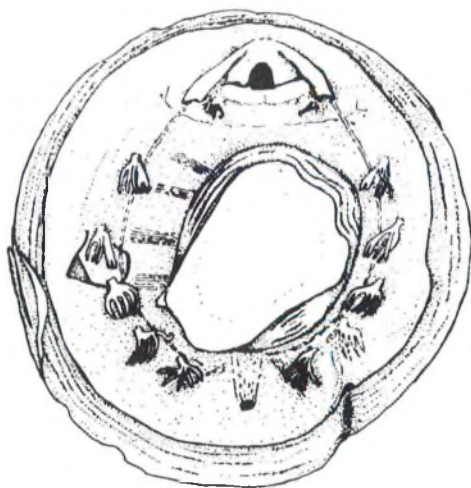
Anatomie: als *N. galathea*, is alleen duidelijk kleiner en de postorale tentakels zijn min of meer gereduceerd tot papilvormige uitsteeksels, op elke tentakelplooi zes.

Vondsten: Minimaal één exemplaar in het Milne-Edwards Deep, gelegen in de Perù-Chilitrog.

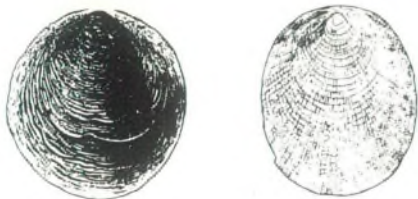
Opmerking: De soort is in de betreffende publikatie zeer summier beschreven, zoda* alleen een onvolledige beschrijving mogelijk is aan de hand van gepubliceerde foto's.



Afb. 19 *Neopilina veleronis* Menzies & Layton, 1962. Het holotype van dorsaal. Foto. James H. McLean.



Afb. 20 *Neopilina bruuni* Menzies, 1968. Het holotype van ventraal. Naar Menzies.



Afb. 21 Links: *Neopilina oligotropa* Rokop, 1972. Het holotype van dorsaal. Naar Rokop. Rechts: *Neopilina adenensis* Tebble, 1967. Het holotype van dorsaal. Naar Tebble.

NEOPILINA ADENENSIS Tebble, 1967

De schelp is bol met een hoekige top, die in het enig bekende exemplaar 0,8 mm achter de achterrand is gelegen. De sculptuur bestaat uit een groot aantal concentrische ribben, ± 75 tot aan de apicale zone, alwaar de ribben zo dicht bijelkaar liggen dat ze niet te tellen zijn.

In het centrale deel wordt de concentrische sculptuur onregelmatig, doordat er verschillende onregelmatige groeven van variërende diepte overheen lopen.

De kleur variërend van wit aan de rand tot lichtbruin naar de top toe. L.B.H. = 10,7/10,1/3,0 mm.

Anatomie: Een mogelijk afwijkende bouw ten opzichte van *N. galathea* is niet bekend.

Vondsten: Eén enkel exemplaar in de Alula-Fartrak trog in de golf van Aden. De vondst vertegenwoordigt hiermee als enige zijn klasse in de diepzee van de Indische Oceaan.

NEOPILINA OLIGOTROPHA Rokop, 1972

Een kleine, dunne, halftransparante schelp, met een structuur van concentrische en radiale verheven ribben. De radiale ribben nemen in aantal toe van bijna 40 bij de top tot 135-140 aan de onderrand. De concentrische ribben zijn aan de top 12 in getal en 32 op het midden van de lijn van de top naar de onderrand. De meest naar achteren gelegen concentrische ribben zijn niet continu, ze lopen niet geheel door naar de voorkant van de schelp, integendeel, ze verdwijnen abrupt aan de schelprand. Ook zijn er tussen de lange concentrische ribben kortere ribben te vinden ter hoogte van de middellijn. De concentrische ribben vallen niet samen met groeilijnen, maar vormen aan eigen structuur. Het snijpunt van de radiale en concentrische ribben vormt een verheven knobbeltje. De ribben zelf bakenen een vierkant veldje af; per vierkante mm. komen ongeveer 150-200 van deze afgebakende gebiedjes voor. De omtrek van de schelp is ovaal, iets langer dan breed. De uitstekende top ligt iets achter de voorrand, is glad en zonder duidelijke protoconch. Vlak achter de top is een klein donker vlekje aanwezig, dit duidt mogelijk op een contactplaats van de verloren protoconch. Het periostracum is transparant, vaal-geel van kleur. L.B.H. = 3,0/2,5/0,9 mm.

Anatomie: De 5 paar kieuwen bevatten hier ca. 4 lobben, terwijl de kieuwen van *N. galathea* 7-8 lamellen bezitten.

Vondsten: Eén gaaf exemplaar en één fragment met vleesresten, gevonden 680 mijl ten noorden van Hawaii.

Ecologie: In tegenstelling tot de vorige soorten, die allen in de nabijheid van het continentale plat werden gevonden, waar de biotopen in het algemeen voedselrijk (eutroof) zijn, werd *N. oligotropa* gevonden in het voedselarme (oligotrofe) centrum van de oceaan, waar het totale gewicht (biomassa) aan bodemfauna per vierkante meter erg laag is (0,01-0,05 gram). Het dier leeft op een bodem van rode klei met mangaanknollen, die hoofdzakelijk begraven liggen onder het sediment.

VEMA BACESCUI (Menzies, 1968)

De schelp is pokdalig van uiterlijk met over de gehele oppervlakte een netvormige structuur. De kleur is goudkleurig. Verdere gegevens ontbreken. Lengte 28 mm.

Anatomie: Evenals *V. ewingi* heeft deze soort 6 paar kieuwen. De post-orale tentakels bestaan uit 20 lobjes aan elke tentakelplooi.

Vondsten: Een onbekend aantal exemplaren werd gevonden in het Milne-Edwards Deep, voor de kust van Peru.

Opmerking: De soort is genoemd naar Dr. Mihai Bacescu, directeur van het Antipa-museum in Boekarest, Roemenië, die het verschil tussen deze soort en *V. ewingi* ontdekte.

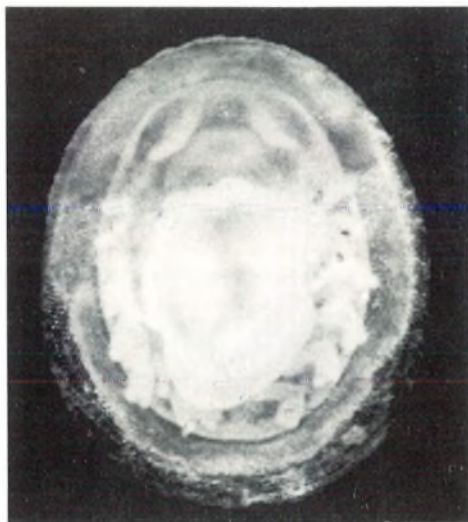
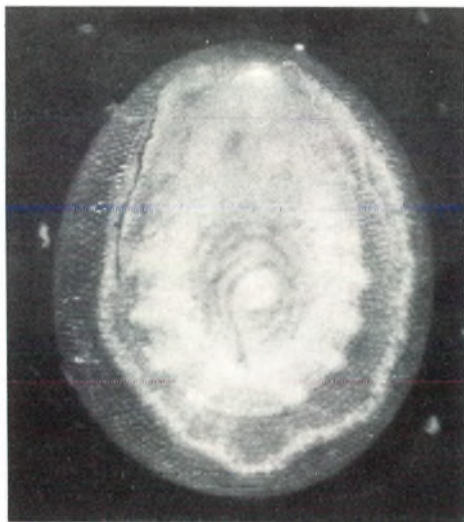
VEMA EWINGI (Clarke & Menzies, 1959)

De schelp is dun, halftransparant, ovaal met een gladde schelprand. De sculptuur bestaat uit fijne concentrische ribben, die gekruist worden door zwak ontwikkelde radiale ribben. Tussen de concentrische ribben bevinden zich vierkante veldjes met microscopisch kleine concentrische en radiale lijntjes. De naar voren gelegen top valt, van opzij gezien, bijna verticaal naar beneden, doch is achter de voorrand gelegen. De schelp is vaal geel-wit van kleur.

L.B.H. = 4,9-15,5/3,7-14,0/1,5-5,0 mm.

Anatomie: Bij deze soort komen 6 paar kieuwen met 5-7 lamellen aan elke kieuw voor. Bij *N. galathea* zijn slechts 5 paar kieuwen met 7-8 lamellen gevonden. *V. ewingi* heeft bovendien grotere aantallen tentakels.

Vondsten: Meer dan 15 exemplaren werden gevonden in het noordelijk deel van de Peru-Chili trog.



Afb. 22 *Vema (Laevipilina) hyalina* McLean, 1979. Links, het holotype van dorsaal, rechts van ventraal. Foto's James H. McLean.

Opmerking: Deze soort is de eerste die gerekend werd tot het subgenus *Vema*, later genus *Vema* geheten. De naam werd gegeven ter ere van Maurice Ewing, directeur van Lamont Geological Observatory.

VEMA (LEAVIPILINA) HYALINA McLean, 1979

Het is een klein, dun, transparant en iriserend schelpje met een glad oppervlak; knobbelige structuren ontbreken. Het periostracum is dun en te zien als een gele glans op de schelp. De schelp is ovaal, lengte en breedte verhouden zich als 1,2:1. De grootste hoogte van de schelp bevindt zich iets voor het midden. De top is iets achter de voorrand op halve schelphoogte gelegen. L.B.H. = 0,81-2,28/0,66-1,93/0,26-0,64 mm.

Anatomie: Deze soort heeft evenals *V. ewingi* 6 paar kieuwen, doch deze zijn iets anders van bouw. De eerste twee paar hebben 2 lobben aan elke kieuw, de andere 4 bezitten 3 vlezige vingerachtige lobben. *V. ewingi* heeft 5-7 eenvoudige lamellen aan elke kieuw.

Vondsten: In totaal werden 10 exemplaren van deze soort gevonden op het continentale plat van Californië, voor de kust van Mexico.

LITERATUUR

- CESARI, P. & R. GUIDASTRI 1976. Contributo alla conoscenza dei monoplacofori recenti. Conchiglie, Milan 12: 223-250.
- CLARKE, A.H. Hr. & R.J. MENZIES 1959. *Neopilina (Vema) ewingi*, a second living species of the Paleozoic Class Monoplacophora. Science 129: 1026-1027.
- FILATOVA, Z.A. e.a. 1968. Mollusc of the Cambro-Devonian Class Monoplacophora found in the Northern Pacific. Nature 220: 1114-1115.
- FILATOVA, Z.A. e.a. 1974. New finding of the ancient primitive mollusc *Neopilina* in the Atlantic part of the Antarctic. Nature 249: 675.
- LEMICHE, H. 1957. A new living deep-sea mollusc of the Cambro-Devonian Class Monoplacophora. Nature 179: 413-416.
- LEMICHE, H. & K.G. WINGSTRAND 1959. The anatomy of *Neopilina galathea* Lemche, 1957 (Mollusca, Tryblidiacea). Galathea Rept 3: 9-71.
- LOWENSTAM, H.A. 1978. Recovery, behavior and evolutionary implications of live Monoplacophora. Nature 273: 231-232.
- MCLEAN, J.H. 1976. A new genus and species of Monoplacophora from the continental shelf of southern California (Abstract) Bull. Amer. Malac. Union, Inc., 1975: 60.
- MCLEAN, J.H. 1979. A new Monoplacophoran limpet from the continental shelf off southern California. Contributions in Science Nat. Hist. Mus. of Los Angeles 307. 16 maart 1979, 1-19.
- MENZIES, R.J. 1968. New species of *Neopilina* of the Cambro-Devonian Class Monoplacophora from the Milne-Edwards Deep of the Peru-Chili Trench, R/V Anton Bruun. Mar. Biol. Assoc. Proc. Sumpos. Mollusca, Symp. Ser. 3: 1-9.
- MENZIES, R.J. e.a. 1959. Ecology of the Recent Monoplacophora Oikos 10 (2): 168-182.
- MENZIES, R.J. & W. LAYTON, Jr. 1963. A new species of monoplacophoran mollusc, *Neopilina (Neopilina) veleronis* from the slope of the Cedros Trench, Mexico. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 13, 5: 401-406.
- ROOKOP, F.J. 1972. A new species of monoplacophoran from the abyssal North Pacific. Veliger 15 (2): 91-95.
- ROSEWATER, J. 1970. Monoplacophora in the South Atlantic Ocean. Science 167: 1485-1486.
- TEBBLE, N. 1967. A *Neopilina* from the Gulf of Aden. Nature 215: 663-664.
- YONGE, C.M. 1957. Reflexions on the monoplacophoran *Neopilina galathea* Lemche. Nature 179: 672-673.