

ANATOMIE ET STRUCTURE DU TRACTUS DIGESTIF D'UN MYTILIDAE DES SOURCES HYDROTHERMALES PROFONDES DE LA RIDE DU PACIFIQUE ORIENTAL

par

A. Hily*, M. Le Pennec*, D. Prieur* et A. Fiala-Médioni**

*Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 29287 Brest Cedex - France,

**Laboratoire Arago. 66650 Banyuls-sur-mer - France.

Résumé

Des spécimens d'un mytilidae ont été récoltés en 1982 et 1984 sur un site hydrothermal actif de la ride du Pacifique oriental (12°59'N, 103°56'W), par 2.630 m de profondeur. L'étude anatomique histologique du tractus digestif, qui renferme un matériel abondant et varié, montre son caractère fonctionnel. Cet appareil est caractérisé par des palpes labiaux très développés et un œsophage et un estomac allongés. En revanche, l'intestin court, pratiquement rectiligne, est nettement différent du modèle rencontré chez les mytilidae littoraux (*Mytilus edulis*, *Modiola barbata*). La possibilité pour cette espèce hydrothermale de capter la matière organique particulaire et de l'utiliser potentiellement pour sa nutrition est ainsi confirmée.

Introduction

Au voisinage des sites hydrothermaux actifs de la dorsale du Pacifique oriental, à 2.500-2.700 mètres de profondeur, des communautés animales denses, originales et très localisées, ont été découvertes ces dernières années. Elles sont constituées en grande partie par des espèces nouvelles appartenant principalement aux embranchements des Pogonophores, Annélides, Mollusques et Crustacés (Boss et Turner, 1980; Desbruyères et Laubier, 1980; Williams, 1980; Jones, 1981). Tous ces invertébrés ont en commun d'être associés avec des bactéries en majorité chémosynthétiques, localisées à la surface des téguments, comme chez *Alvinella pompejana* (Desbruyères et al., 1983) ou à l'intérieur même de certains tissus comme chez *Riftia pachyptila* (Cavanaugh et al., 1981). Les deux espèces de bivalves qui ont été étudiées dans ces communautés n'échappent pas à cette particularité.

Des bactéries étroitement associées aux tissus branchiaux ont été décrites chez *Calyptogena magnifica* (Rau, 1981; Fiala-Médioni, 1984; Fiala-Médioni et Métivier, 1985). Des bactéries épibiontes du péricardium et d'autres, localisées dans les tissus branchiaux, ont été signalées chez le mytilidae des sites hydrothermaux des Galapagos *Bathymodiolus thermophilus* (Kenk et Wilson, 1985) par Jannasch et Wirsén (1979) et Lutz et Hessler (1983). Des exemplaires extrêmement voisins de *B. thermophilus* ont été récoltés sur des sites

hydrothermaux du 13°N (Desbruyères et al., 1982). Cependant, des différences dans la coquille et les branchies ne permettent pas d'assimiler ce taxon à l'espèce décrite par Kenk et Wilson, 1985. Leur anatomie générale, la structure et l'ultrastructure des branchies ont été précédemment décrites (Le Pennec et al., 1983; Le Pennec et Prieur, 1984; Fiala-Médioni, 1984; Le Pennec et Hily, 1984; Fiala-Médioni et al., 1985). Des premières observations ont montré également la présence de bactéries associées au tissus branchiaux.

Cependant, des observations préliminaires ayant montré l'existence d'un tractus digestif contenant un matériel abondant et varié (Le Pennec et Prieur, 1984), une étude anatomique et structurale de l'appareil digestif a été entreprise. Nous avons ainsi voulu montrer l'intervention d'une alimentation classique par voie digestive à côté d'une possible nutrition par voie branchiale faisant participer des bactéries endocellulaires chémosynthétiques. A titre de comparaison, l'anatomie du tractus digestif de deux mytilidae littoraux chez lesquels de telles associations bactériennes n'ont pas été mises en évidence a également été observée.

Matériel et méthodes

Les spécimens étudiés ont été récoltés en 1982 et 1984 sur des sites hydrothermaux actifs de la ride du Pacifique oriental par le submersible « Cyana » au cours des campagnes « Biocyatherm » et « Biocyarise » organisées par l'IFREMER. Les sites étudiés sont situés à 2.630 mètres de profondeur par 12°59'N et 103°56'W. Les exemplaires de mytilidé analysés ont une longueur de coquille comprise entre 109 et 140 mm.

Dès leur remontée à bord, les animaux ont été disséqués et fixés au formol salé (5%) ou à la glutaraldéhyde (2,5%) et post-fixés au tétr oxyde d'osmium. Les coupes à 7 µm ont été confectionnées au microtome de type Minot et colorées au trichrome de Masson. Les coupes semi-fines, réalisées à l'ultramicrotome Reichert 0MU3, ont été colorées au bleu de toluidine. Les coupes ultra-fines ont été contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb puis observées au microscope électronique à transmission JEOL 100 CX. Le contenu du tractus digestif a été examiné au microscope électronique à balayage, JEOL JSM 35, sur coupes histologiques traitées selon la méthode de Prieur (1980).

Les exemplaires de *Mytilus edulis* et *Modiola barbata* ont été récoltés à basse mer sur les côtes de Bretagne, fixés et traités comme précédemment en vue d'observations au microscope photonique.

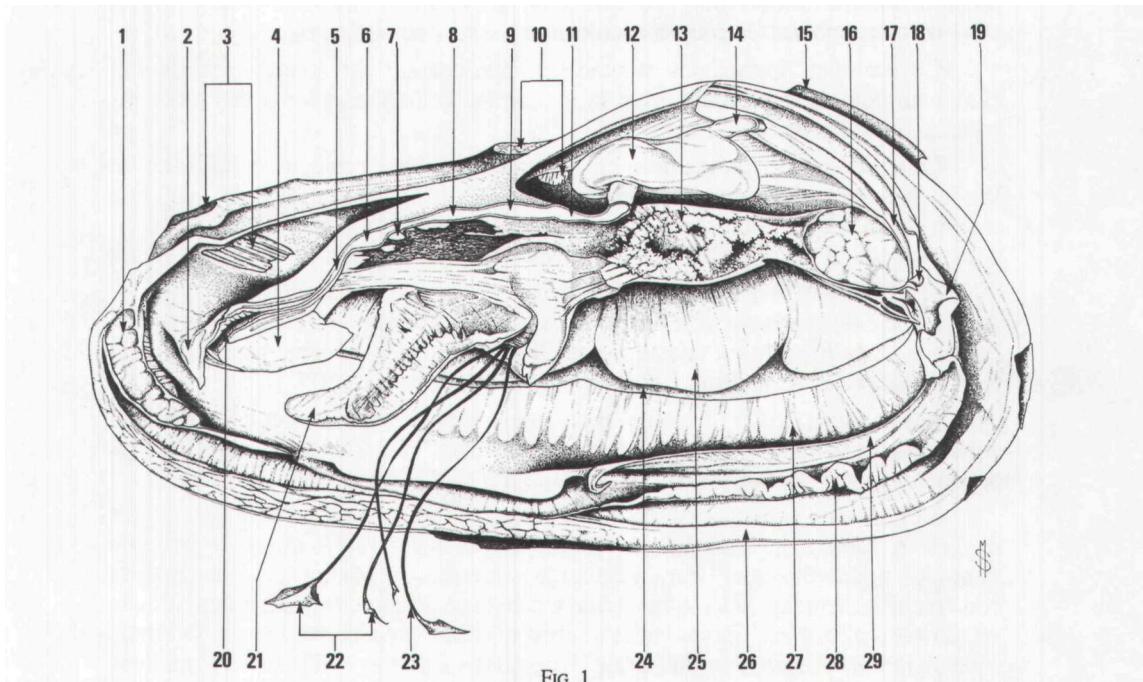
RÉSULTATS

Bien que la dimension soit réduite, le tractus digestif possède les quatre ensembles morphologiques classiquement rencontrés chez les bivalves (Fig. I) :

- les palpes labiaux, la bouche et l'œsophage,
- l'estomac et le sac du stylet,
- les diverticules digestifs,
- l'intestin et l'anus.

= Les palpes labiaux sont bien développés dans cette espèce (Pl. I, 1). Les deux paires sont d'inégales dimensions, les palpes inférieurs étant une fois et demie plus long que les palpes supérieurs. Ils constituent un véritable entonnoir, en relation avec les branchies par leur bord externe.

La bouche est une simple ouverture transversale, légèrement dilatée à ses deux extrémités, d'environ 3 mm de long et 1 mm de large chez un individu de 11 cm de long (Pl. I, 1). Elle donne accès à un œsophage cylindrique dans sa partie antérieure et aplati dorso-ventralement à son arrivée dans l'estomac. L'œsophage est entouré d'une assise épaisse de tissu conjonctif parcourue par des fibres musculaires disposées longitudinalement et circulairement (Pl. I, 2). Le conjonctif pénètre profondément entre les plis de l'épithélium œsophagien (Pl. I, 2, 3).



Coupe transversale d'une modiole de 13 cm de long

1, muscle adducteur antérieur. 2, palpe labial supérieur. 3, muscle rétracteur antérieur du pied. 4, palpe labial inférieur. 5, œsophage. 6, estomac antérieur. 7, conduits des diverticules digestifs. 8, bouclier gastrique. 9, sac du stylet. 10, muscle rétracteur postérieur du pied. 11, intestin antérieur. 12, péricarde. 13, gonade femelle. 14, intestin postérieur. 15, péricaracum. 16, muscle adducteur postérieur/ 17, rectum. 18, anus. 19, siphon exhalant. 20, bouche. 21, pied. 22, expansions byssales. 23, filaments byssaux. 24, lame branchiale externe. 25, lame branchiale interne. 27, muscles palléaux. 28, bourrelet palléal médian. 29, bourrelet palléal interne.

Les cellules épithéliales œsophagiennes sont hautes, étroites et pourvues de longs cils. Les noyaux sont en position basale et médiane (Pl. I, 3). La disposition des cellules donne un aspect festonné à la lumière œsophagienne dans la région antérieure. Les plis s'atténuent progressivement et disparaissent dans la région postérieure proche de l'estomac (Pl. I, 4).

= L'estomac se présente comme une outre allongée entourée, surtout ventralement, par la masse des diverticules de la glande digestive où s'intercalent des acini gonadiques.

Il est constitué de deux grandes régions :

- une cavité antérieure où débouche l'œsophage et où s'ouvrent les conduits de la glande digestive (Fig. I);
- une cavité postérieure communiquant largement avec la première et qui contient le sac du stylet. Elle permet la liaison avec l'intestin.

L'épithélium stomacal, abondamment cilié, a une surface ondulée due à l'alternance entre des zones de cellules hautes et des zones plus étroites de cellules aplatis. Des mucocytes sont également présents (Pl. I, 5,6).

Les noyaux sont en position médiane. Le cytoplasme apical renferme de nombreuses granulations tandis que le cytoplasme basai est abondamment pourvu de mitochondries (observation confirmée au MET) qui donnent l'impression d'une sorte de manchon sur les coupes histologiques semi-fines (Pl. I, 6).

Les cellules épithéliales stomacales reposent sur une couche basale qui établit un contact très proche avec la membrane cellulaire grâce à des profonds replis à l'intérieur des cellules.

Le bouclier gastrique se présente comme une couche protectrice qui recouvre la région latéro-ventrale gauche de l'estomac (Pl. I, 5). Une observation de cette région stomacale au microscope électronique à balayage montre que le contenu est particulièrement riche en bactéries, en frustules de diatomées et en divers débris organiques non identifiables (Pl. II, 1, 2).

Le sac du stylet est une formation allongée occupant les 2/3 postérieurs de l'estomac. L'épithélium est constitué de cellules ciliées toutes identiques. En coupe transversale, le stylet apparaît formé de lamelles concentriques (Pl. II, 3).

= Les diverticules digestifs sont situés surtout ventralement à l'estomac antérieur. Les nombreux tubules s'ouvrent dans des conduits ramifiés qui débouchent dans la cavité stomacale (Pl. I, 5; Pl. II, 4).

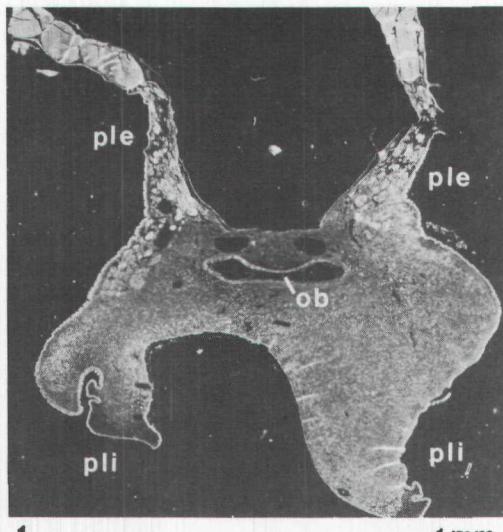
Les tubules sont constitués de deux types cellulaires. Il s'agit de cellules digestives, allongées, mesurant environ 100 µm et dont la surface apicale porte de multiples microvillosoités. Leur cytoplasme renferme de nombreuses vacuoles au contenu plus ou moins hétérogène. L'autre catégorie est représentée par des cellules sécrétrices, allongées, moins nombreuses que les précédentes, mais réparties cependant dans l'ensemble du tubule. Une observation au MET montre que leur cytoplasme contient un ergastoplasme bien développé et un appareil de Golgi volumineux (Hily et al., 1986).

= L'intestin et l'anus.

Cette formation, parfois extrêmement complexe dans son trajet chez de nombreux bivalves, est ici relativement simple (Fig. I). Issu de l'estomac postérieur, l'intestin quitte rapidement la masse viscérale, sans décrire de circonvolution, traverse le péricarde, contourne le muscle adducteur postérieur

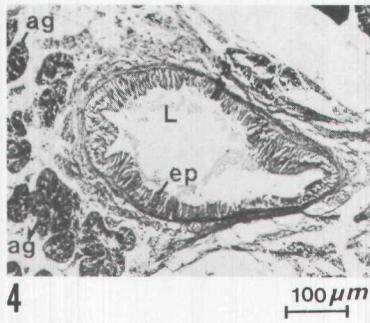
PLANCHE I

1 — Coupe transversale des palpes labiaux; pli : palpes labiaux internes, ple : palpes labiaux externes; ob : ouverture buccale. 2 — Coupe transversale de l'œsophage; ep : épithélium cilié, L : lumière, ag : acini gonadiques. 3 — Détail de la paroi œsophagienne; ep : épithélium cilié, ac : assise conjonctive. 4 — Coupe transversale de la partie postérieure de l'œsophage; ep : épithélium cilié, L : lumière, ag : acini gonadiques. 5 — Coupe transversale des diverticules digestifs et de l'estomac; sc : stylet cristallin, bg : bouclier gastrique, td : tube digestif, ct : conduit. 6 — Détail de la paroi stomacale. Les cellules ciliées reposent sur une assise conjonctive épaisse (ac). Elles possèdent de nombreuses mitochondries (m) disposées au pôle basai. Des mucocytes (mu) sont également présents.



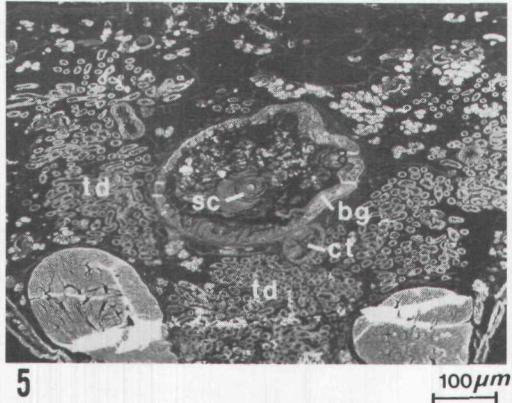
1

1 mm



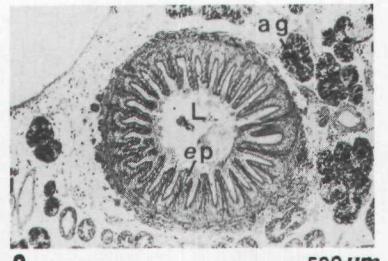
4

100 μm



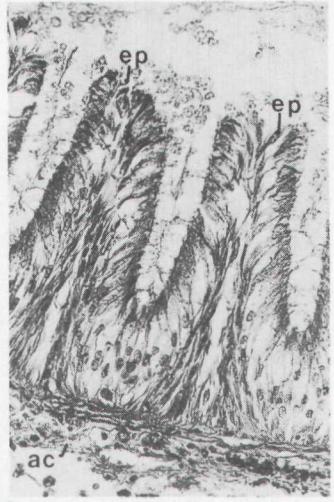
5

100 μm



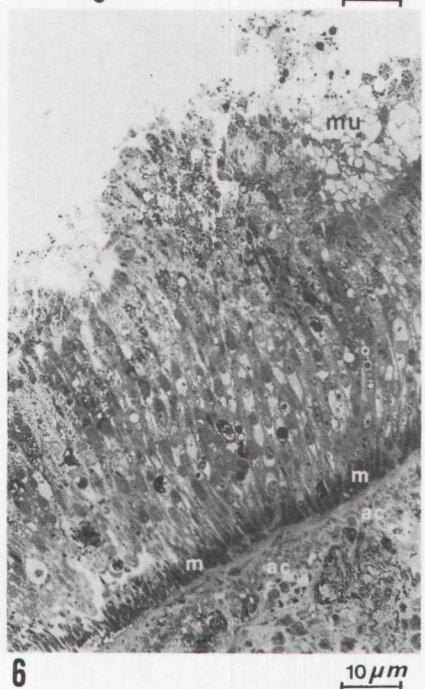
2

500 μm



3

100 μm

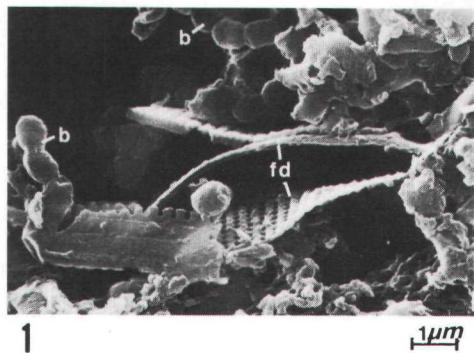


6

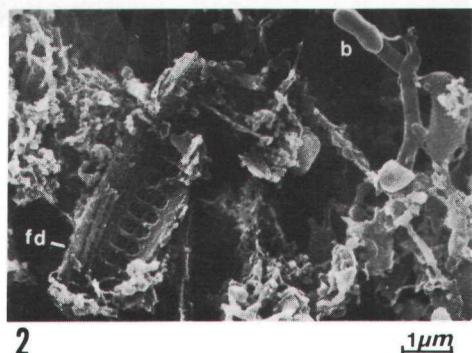
10 μm

A. HILY, M. LE PENNEC, D. PRIEUR et A. FIATA-MENDON

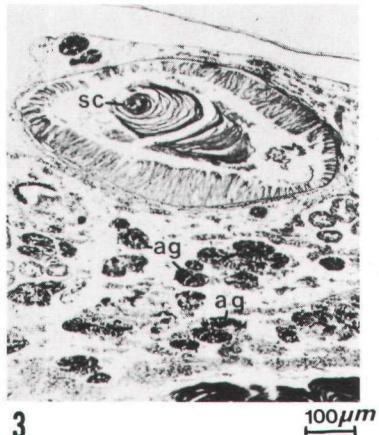
PLANCHE I



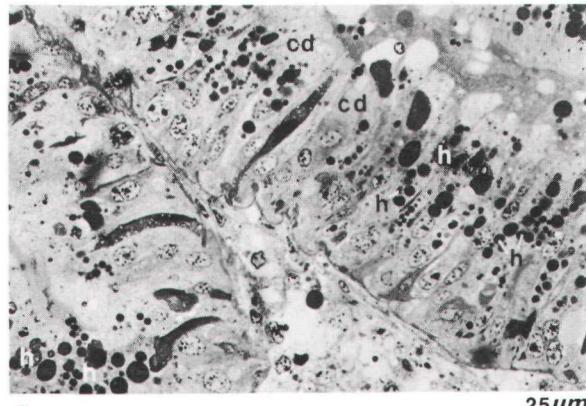
1



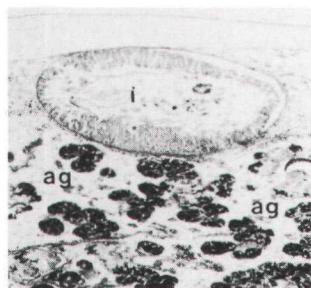
2



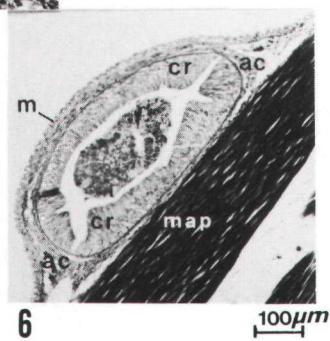
3



4



5



6



7

A. HILY, M. LE PENNEC,
D. PRIEUR et A. FIATA-MENDONI

contre lequel il vient s'ouvrir par un anus muni de deux valves bien développées. L'anus se trouve à proximité du siphon exhalant.

Les cellules intestinales, ciliées, reposent sur une couche de tissu conjonctif renforcé par des fibres musculaires (Pl. II, 5, 7). La section de la lumière intestinale varie avec le stade de remplissage, mais elle reste cependant de forme ovale. Les cils sont particulièrement allongés au niveau du rectum (Pl. II, 6).

Des mucocytes alternent avec les cellules ciliées. Celles-ci possèdent de nombreuses granulations dans leur cytoplasme apical. Elles présentent des évaginations cytoplasiques dans la lumière intestinale (Pl. II, 7).

DISCUSSION

Le plan d'organisation du tractus digestif est le même que chez les autres bivalves, profonds ou littoraux, les quatre grands ensembles anatomiques que l'on différencie classiquement dans cet appareil sont présents avec cependant des particularités qu'il faut souligner.

Les palpes labiaux, la bouche et l'œsophage sont des organes ciliés spécialisés dans le tri dimensionnel des particules et leur transport jusqu'à l'estomac. Comme chez la plupart des bivalves profonds, les palpes labiaux sont bien développés chez le mytilidae hydrothermal. La comparaison avec *Calyptogena magnified*, autre bivalve des sources hydrothermales, chez lequel ces appendices buccaux sont réduits (Boss et Turner, 1980), laisse penser que le rôle physiologique joué par ces structures est différent chez les deux bivalves. Il semble en effet, et l'absence de véritable bol alimentaire dans le tractus digestif de *C. magnifica* est une indication, que cette espèce ait une alimentation basée essentiellement sur une symbiose avec des bactéries chémosynthétiques présentes dans l'épithélium branchial. Le faible développement des palpes serait alors à mettre en parallèle avec l'absence de véritable fonction pour ces structures. En revanche, chez le mytilidae, dont le régime alimentaire est mixotrophe, la fonction des palpes est importante et leur développement extraordinaire peut être mis en relation avec leur rôle dans l'acheminement des proies vers l'ouverture buccale.

L'estomac est une vaste poche munie d'un stylet. Contrairement à *C. magnified*, chez lequel l'estomac apparaît toujours vide, à l'exception d'un matériel muqueux (Boss et Turner, 1980), chez le mytilidae le contenu stomacal est toujours abondant et constitué d'un matériel varié (Le Pennec et al., 1984). Le stylet, absent chez *C. magnified*, est ici bien représenté puisqu'il occupe un vaste volume dans l'estomac postérieur. Sa présence et sa structure lamellaire caractéristique des mollusques constituent des arguments supplémentaires en faveur du rôle fonctionnel du tube digestif.

PLANCHE II

1 et 2 : Vue partielle au MET du contenu stomacal; b : bactéries, fd : frustules de diatomées. 3 — Coupe transversale de l'estomac au niveau du stylet cristallin (sc); ag : acini gonadiques. 4 : Cellules digestives (cd) dans un diverticule digestif montrant de nombreux hétérolyssosomes (h). 5 — Coupe transversale de la région antérieure de l'intestin (i); ag : acini gonadiques. 6 — Coupe transversale du rectum; cr : cellules rectales, ac : assise conjonctive, m : manteau, map : muscle postérieur. 7 — Détail des cellules intestinales. Elles renferment de nombreux globules lipidiques (li) et possèdent des expansions cytoplasmiques (ec) au pôle apical. Elles reposent sur une couche de tissu conjonctif (tc). Coloration au bleu de toluidine.

La glande digestive, dont le rôle est essentiel dans la digestion intracellulaire grâce aux cellules digestives qui constituent les tubules (Hily, 1984), est bien représentée chez ce mytilidae. L'étude ultrastructurale montre l'existence de deux catégories cellulaires dans les tubules digestifs : la cellule claire digestive et la cellule dense sécrétrice (Hily *et al.*, 1986). On retrouve donc ici les deux types cellulaires présents chez de nombreuses espèces d'eau douce, intertidales et sublittorales (Henry, 1984), ce qui confirme la possibilité d'une véritable assimilation intracellulaire dans les diverticules digestifs. Enfin, les nombreuses vésicules de pinocytose à l'apex des cellules digestives prouvent l'entrée d'un matériel exogène qui est ensuite dégradé par les enzymes lysosomales (Hily *et al.*, sous presse).

L'intestin, court et direct, a un trajet inhabituel pour les mytilidae, si on prend comme exemple *Mytilus edulis* et *Modiola barbata* chez lesquels il décrit plusieurs circonvolutions à l'intérieur de la masse viscérale et pédieuse (Le Pennec et Prieur, non publié). Par comparaison aux Protobranches qui constituent la majorité des bivalves profonds et chez lesquels l'intestin suit un parcours complexe dans la masse viscérale (Sanders et Allen, 1973. 1977), le parcours intestinal du mytilidae hydrothermal est particulier.

Il semble cependant que dans cette espèce, l'intestin postérieur ne soit pas limité à un simple conduit de transit des particules dégradées. Les expansions cytoplasmiques observées dans la lumière intestinale pourraient contenir des enzymes jouant un rôle dans la digestion. Dans ce cas, l'intestin renfouerait l'action digestive des cellules des diverticules notamment en utilisant secondairement du matériel en partie dégradé par ces dernières.

La recherche d'activités enzymatiques par des techniques d'histoenzymologie permettrait d'obtenir des informations suffisantes pour comprendre la succession des processus digestifs et mieux se rendre compte du mode de nutrition de cette espèce hydrothermale.

L'étude histologique du tractus digestif de ce mytilidae permet de conclure que bien que certaines régions soient réduites, et notamment l'intestin, cet appareil est fonctionnel. Compte tenu des observations préalables sur la branchie où des bactéries sont dégradées par des enzymes lysosomales (Herry, com. pers.), on peut conclure à un régime alimentaire mixotrophe pour ce mytilidae. Le caractère fonctionnel du tractus digestif expliquerait aussi le fait que cette espèce soit, selon les données de Hessler et Smithey (1984), Desbruyères et Laubier (1984), une des dernières à se maintenir sur un site lorsque l'activité hydrothermale diminue.

Summary

Anatomy and structure of the digestive gut of a deep hydrothermal vents mytilid from the East Pacific Rise.

Several specimens of a mytilid were collected near hydrothermal vents on the East Pacific rise (12°5'N, 103°56'W), by 2.630 m depth. The anatomical and histological study of the digestive tract, which is full of various and abundant material, shows its functional character. It is clearly marked by well extended labial palps and an elongated oesophagus and stomach. But the short and almost straight hindgut clearly distinguish it from coastal Mytilid species (*Mytilus edulis*, *Modiola barbata*). The possibility for this hydrothermal bivalve to catch organic particular matter and to use it for its feeding is now corroborated.

Remerciements

Nous remercions vivement Nadine Mosconi (Banyuls) et Alain Paimbeni (Brest) pour les travaux d'histologie, Michel Salaün (Brest) pour le dessin de la modiole, Alain Le Mercier (Brest) pour les photographies et Gérard Sinquin (Brest) pour sa collaboration aux microscopes électroniques. Nous remercions aussi le CENTOB (IFREMER, Brest) qui nous a fourni les modioles hydrothermales et l'IFREMER pour son aide financière.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOSS, K.J. and TURNER R.D., 1980. — The giant white clam from the Galapagos rift, *Calyptogena magnifica* species novum. *Malacologia*, 20 (1), pp. 161-194.
- CAVANAUGH, C.M., GARDINER, S.L., JONES, M.L., JANNASCH, H.W. and WATERBURY, I.B., 1981. — Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones : possible chemoautotrophic symbionts. *Science*, 203, pp. 1073-1083.
- DESBRYUÈRES, D. et LAUBIER, L., 1980. — *Alvinella pompejana* gen. sp. n., Ampharetidae abberant des sources hydrothermales de la ride Est-Pacifique. *Oceanología Acta*, 3 (3), pp. 267-274.
- DESBRYUÈRES, D., CRASSOUS, P., GRASSLE, J., KHRIFOOUNOPF, A., REYS, D., RIO, M. et VAN FRAET, M., 1982. — Données écologiques sur un nouveau site d'hydrothermalisme actif de la ride du Pacifique oriental. *CR. Acad. Sc. Paris*, 292, pp. 489-494.
- DESBRYUÈRES, D., GAOILLI, F., LAUBIER, L., PRIEUR, D. et RAU, G.H., 1983. — Unusual nutrition of the Pompei worm *Alvinella pompejana* (Polychaetous Annelid) from a hydrothermal vent environment : SEM, TEM, ^{13}C and ^{15}N evidence. *Mar. Biol.*, 75, pp. 201-205.
- DESBRYUÈRES, D. et LAUBIER, L., 1984. — In «Hydrothermal processes at sea floor spreading center». P.A. Rona, K. Bostrom, L. Laubier and K. Smith eds., pp. 711-734.
- FIALA-MEDIONI, A. and MÉTIVIER, C., 1985. — Ultrastructure If the gill of the hydrothermal vent bivalve *Calyptogena magnifica*, with a discussion on its nutrition. *Mar. Biol.*
- FIALA-MEDIONI, A. and MÉTIVIER, C., HERRY, A. and LE PENNEC, M., 1985. — Ultrastructure of the gill filament of an hydrothermal vent mytilidae. *Mar. Biol.*
- HENRY, M., 1984. — Ultrastructure des tubules digestifs d'un mollusque bivalve marin, la palourde *Ruditapes decussatus* en métabolisme de routine. I, La cellule digestive. *Vie Marine*, 6, pp. 7-15.
- HENRY, M., 1984. — Ultrastructure des tubules digestifs d'un mollusque bivalve marin, la palourde *Ruditapes decussatus* en métabolisme de routine. II, La cellule sécrétrice. *Vie Marine*, 6, pp. 17-24.
- HESSLER, R.R. and SMITH, K., 1984. — In «Hydrothermal processes at sea floor spreading center». P.A. Rona, K. Bostrom, L. Laubier and K. Smith eds., pp. 711-734.
- HILY, A., 1984. — Etude ultrastructurale et histoenzymologique de l'appareil digestif chez le juvénile de *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve). *Thèse 3^e cycle, UB.O., Brest*, pp. 1-115.
- HILY, A., LE PENNEC, M. et HENRY, M., 1986. — Ultrastructure des diverticules digestifs d'un mytilidae des sources hydrothermales du Pacifique oriental. *CM. Acad. Sc. Paris*, 302 pp. 495-502.
- JANNASCH, H.W. and WIRSEN, C.O., 1979. — Chemosynthetic primary production at East Pacific sea-flour spreading center. *Bio-Science*, 29, pp. 595-598.
- JONES, M.I., 1981. — *Riftia pachyptila* Jones : Observations on the vestimentifera worm from the Galapagos rift. *Science*, 213, pp. 333-336.
- KENK, V.D. and WILSON, B.R., 1985. — A new mussel (Bivalvia, Mytilidae) from hydrothermal vents in the Galapagos rift zone. *Malacologia*, 26 (1-2), pp. 253-271.
- LE PENNEC, M., LUCAS, A. et PETIT, H., 1983. — Etudes préliminaires sur un mytilidae des sources hydrothermales du Pacifique. *Haliothis*, 13, pp. 69-82.
- LE PENNEC, M. et PRIEUR, D., 1984. — Observations sur la nutrition d'un mytilidae d'un site hydrothermal actif de la dorsale du Pacifique oriental. *CR. Acad. Sc. Paris*, 298 (17), pp. 493-498.
- LE PENNEC, M. et HILY, A., 1984. — Anatomie, structure et ultrastructure de la branchie d'un Mytilidae des sites hydrothermaux du Pacifique oriental. *Oceanologica Acta*, 7 (4), pp. 517-523.
- LUTZ, R.A. et HESSLER, R.R., 1983. — Life without sunlight. Biological communities of deep-sea hydrothermal vents. *The Science Teacher*, 50, pp. 22-29.
- PRIEUR, D., 1980. — Observations de coupes histologiques en microscopie électronique à balayage : application à l'étude de microorganismes dans le tractus digestif de *Mytilus edulis* (L.). *CR. Acad. Sc. Paris*, 290 (15), pp. 1087-1089.
- RAU, G.H., 1981. — Hydrothermal vent dam and tube ^{13}C , ^{12}C : further evidence of non-photosynthetic food sources. *Science*, 213, pp. 338-340.
- WILLIAMS, A.B., 1980. — A new crab family from the vicinity of submarine thermal vents on the Galapagos rift (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 93 (2), pp. 443-472.
- SANDER, H.L. et ALLEN, J.A., 1973. — Studies on the deep-sea Protobranchia (Bivalvia); Prologue and the Pristiglomidae. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 145 (5), pp. 237-262.
- SANDERS, H.L. et ALLEN, J.A., 1977. — Studies on the deep-sea Protobranchia (Bivalvia); The family Tindariidae and the genus *Pseudotindaria*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 148 (2), pp. 23-59.