

ONTOGENÈSE ET MORPHOGENÈSE DE L'ISTHME PALLÉAL CHEZ *RUDITAPES PHILIPPINARUM* (ADAMS ET REEVE) (BIVALVIA, VENEREIDAE)

par

Marcel Le Pennec

Laboratoire de Zoologie, Aquaculture et Pollutions marines
Faculté des Sciences et Techniques, 29283 Brest Cédex.

Résumé

La charnière des Bivalves est une structure complexe et dynamique subissant de nombreuses transformations, notamment au cours des premiers mois de son existence. Dans ces conditions, et en raison des relations intimes et des inter-pénétrations qui existent entre les cellules épithéliales dorsales et la charnière, l'isthme palléal est encore mal connu. C'est pourquoi, afin de mieux cerner l'identité de l'isthme palléal, nous avons entrepris l'étude de coupes histologiques sérieées, effectuées sur des exemplaires de *Ruditapes philippinarum*, depuis la métamorphose jusqu'au stade adulte.

Introduction

Malgré les nombreux travaux consacrés à l'épithélium palléal des Mollusques Bivalves (Ranson, 1939; Trueman, 1949, 50, 51; Owen *et al.*, 1953; Yonge, 1953; Beedham, 1958; Bevelander et Nakahara, 1969; Istin et Masoni, 1973, ...), il subsiste encore une région qui pose de nombreuses interrogations quant à sa morphologie et sa structure ainsi qu'au fonctionnement des cellules qui la composent. Il s'agit de l'isthme palléal, responsable de la sécrétion des dents et du ligament.

En raison des relations intimes et des interpénétrations entre les tissus mous (les cellules palléales isthmiques) et les tissus durs (les dents, la nymphe ligamentaire et le ligament), cette région ne se prête guère aux observations courantes. Ce qui explique, dans une certaine mesure, que sa topographie a longtemps prêté à confusion et qu'en 1953, Owen *et al.*, dans un but de clarification du problème, proposaient d'appeler « isthme palléal » toute la région dorsale responsable de la formation de la charnière.

Il n'y a eu aucune remise en cause de cette dénomination jusqu'à ce que des études récentes, entreprises à la fois sur des Bivalves d'eau douce (Petit, 1977) et sur des Bivalves marins (Le Pennec, 1978) aient révélé à nouveau la complexité de cette architecture

palléale. Mais surtout, à partir de techniques nouvelles, ces auteurs ont montré qu'il était possible de différencier au sein de l'isthme palléal des régions nettement délimitées, en relation directe avec les dents et les différentes composantes ligamentaires. En particulier, l'analyse de coupes histologiques sériées effectuées sur des Unionidae non déminéralisées (Le Pennec, Petit et Jones 1983) et qui, de ce fait, préservent les rapports « in vivo » des tissus mous et des tissus durs, complétée par une représentation tridimensionnelle de l'isthme palléal a permis de mieux comprendre son interpénétration au sein de la charnière et de mieux saisir sa morphologie.

Cependant, nos connaissances de l'isthme palléal ne sont encore que fragmentaires; c'est pourquoi nous avons entrepris l'étude de cet organe chez d'autres espèces et, notamment, chez *Ruditapes philippinarum* qui possède un appareil cardinal remarquablement développé. Signalons, d'autre part, que cette Veneridae se prête fort bien à l'élevage au laboratoire, ce qui permet de disposer d'animaux à différentes étapes de leur vie.

Trois séries de travaux ont été réalisées : histologie, microscopie électronique à balayage et microscopie électronique à transmission. Ils ont porté sur des postlarves, des juvéniles et des animaux adultes, mais en ce qui concerne l'isthme palléal, seules les données obtenues par l'histologie classique font l'objet de cette présente publication. Elles seront complétées par les résultats de la microscopie électronique à balayage (topographie des différentes régions isthmiques) puis de la microscopie électronique à transmission (ultrastructure cellulaire). Nous espérons ainsi fournir un modèle précis et complet permettant de servir de référence pour d'autres études sur la genèse et la structure des isthmes palléaux de divers Bivalves.

Matériel et méthodes

Les postlarves de *Ruditapes philippinarum* ont été élevées au laboratoire selon le protocole décrit par Lucas *et al.* (1976).

Après une relaxation au congélateur à -20°C pendant 10 à 15 minutes, les exemplaires sont fixés à la glutaraldéhyde, postfixés au tétroxyde d'osmium puis inclus dans le Spurr.

Les coupes sériées semi-fines ont été effectuées à l'aide d'un ultramicrotome Sovall MT2 (Porter Blum) équipé d'un couteau au diamant. Pour les exemplaires de 300 à 500 μm , les coupes sériées semi-fines ont été effectuées depuis la partie antérieure jusqu'à la partie postérieure du bivalve mais, seules, 3 coupes sont conservées toutes les 20 rotations du bras de l'ultramicrotome. Pour les individus dont la longueur est comprise entre 500 et 1 500 μm , 3 coupes sont conservées toutes les 50 rotations. Les coupes ainsi retenues sont colorées au Paragon puis photographiées. Les exemplaires ayant une taille supérieure à 1 500 μm ont été décalcifiés pendant 24 heures dans le Bouin avant inclusion dans la paraffine. Les coupes ont été effectuées au microtome type Minot.

L'évolution de la charnière a été suivie sur des coquilles prélevées régulièrement dans les élevages expérimentaux. Préparées selon

la technique en usage dans notre laboratoire (Le Pennec, 1978), elles ont été observées au microscope électronique à balayage (Jéol, JSM 35).

RÉSULTATS

1. Morphogenèse de la charnière

Chez *Ruditapes philippinarum*, la première coquille formée par l'embryon mesure en moyenne 90 μm de long. Elle est dépourvue de charnière et le périostracum seul, qui se continue d'une valve sur l'autre, joue en quelque sorte le rôle de charnière pour les deux valves.

C'est lors de la sécrétion de la prodissoconque II qu'un plateau cardinal primitif se forme. Il ne comporte tout d'abord que des formations embryonnaires dentaires : les denticules.

Les premiers apparaissent vers 100 μm (planche I, 1) et dès 120 μm , ils constituent une série ininterrompue occupant les trois-quarts de la longueur du bord dorsal. Entre l'extrémité postérieure du plateau cardinal primitif et le bord postérodorsal de la coquille, existe un espace libre où se formera, vers 160 μm , la deuxième composante de la charnière : le ligament (planche I, 2).

Né à l'intérieur de la coquille, le ligament grandit d'abord perpendiculairement au plateau cardinal primitif, puis obliquement au-delà de 350 μm (planche I, 3, 4).

A partir de 160 μm , des lames, ébauches des dents cardinales, se forment au-dessous ou au sein du plateau cardinal primitif. Lors de leur développement, elles font disparaître progressivement les denticules primitifs tandis que le plateau cardinal embryonnaire, sur lequel elles reposent, englobe peu à peu la fossette ligamentaire. Vers 600 μm , les derniers vestiges denticulaires disparaissent.

Jusqu'à 1 000 μm , le ligament reste en arrière des formations dentaires, mais gagne progressivement l'extérieur de la coquille. Chez un bivalve de 1 mm, il ne mesure que 100 μm environ (planche I, 5). Vers 1 200 μm , il rejoint la dent cardinale 1a (planche I, 6).

Chez la dissoconque de 1 800 μm , la charnière est à peu près identique à celle de l'adulte. La partie antérieure du ligament est au-dessus des dents cardinales postérieures. Celui-ci est en partie externe vers 3 000 μm (planche I, 7, 8). Selon Franc (1960), le ligament de Veneridae est externe et opisthodète. En réalité, chez *Ruditapes philippinarum*, le ligament se développe dans deux directions. Postérieurement, il s'étend jusqu'au-dessus du rein et constitue le ligament principal et les lames pliages (Le Pennec et Petit, 1983). Antérieurement, il s'insinue entre la base des dents cardinales et l'umbo. Il constitue alors le ligament folié (Le Pennec et Petit, 1983). Chez *Ruditapes philippinarum*, le ligament est donc opisthodète avec cependant une tendance à l'amphidétie.

2. Morphogenèse de l'isthme palléal chez l'adulte

A la suite des travaux de Yonge (1957), il est classique de considérer les bords palléaux distaux comme formés de trois bourrelets (= plis) : externe, interne et médian.

Le bourrelet externe comporte le système d'élaboration du périostacum. Selon Petit (1978), il est lui-même divisé en :

- bourrelet externe primaire,
- sillon périostacal,
- bourrelet externe secondaire.

Le bourrelet médian joue un rôle sensitif. Le bourrelet interne contrôle la quantité d'eau rentrant dans la cavité palléale. Un sillon externe sépare les bourrelets externe et médian et un sillon interne, les bourrelets médian et interne.

Hillman et Shuster (1960), puis Ansell (1961) indiquent la présence d'un quatrième bourrelet chez plusieurs espèces de Veneridae. Le fait est confirmé par Hillman (1964) qui montre l'existence de nombreuses cellules à mucus dans ce quatrième bourrelet et qui lui prête un rôle dans l'élimination de divers débris de la cavité palléale.

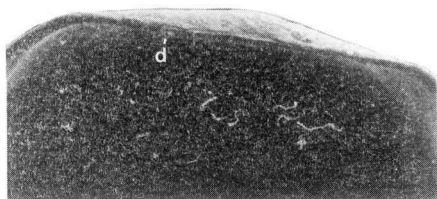
Chez certains individus de *Ruditapes philippinarum*, nous avons constaté la formation de bourrelets surnuméraires au cours de l'ontogenèse, soit entre le bourrelet externe et le bourrelet médian, soit en amont du bourrelet interne. Cependant, ces formations temporaires ne doivent pas être assimilées à un quatrième bourrelet.

Au niveau de la région dorsale et latérodorsale, les deux bords du manteau adhèrent étroitement à la masse viscérale et participent dans la région la plus dorsale du bivalve à l'élaboration de l'appareil cardinal. Il y a alors une réorganisation complète des différents bourrelets pour constituer l'isthme *sensu lato*. Celui-ci s'étend depuis le niveau des dents cardinales antérieures jusqu'aux lames pliables ligamentaires. L'observation de coupes histologiques sérieées permet de mieux suivre la morphogenèse de cette structure palléale.

Les bords distaux du manteau sont libres dans la région ventrale (planche II, 1) et se rapprochent peu à peu au fur et à mesure que l'on gagne la région dorsale antérieure. Au-dessus de la bouche, les bourrelets internes des deux lobes fusionnent et les bourrelets médians se rejoignent (planche II, 2). Au-dessus de l'œsophage, les bourrelets médians constituent une sorte de triangle dont la base repose sur un tissu conjonctif riche en lacunes sanguines et en vacuoles (planche II, 3).

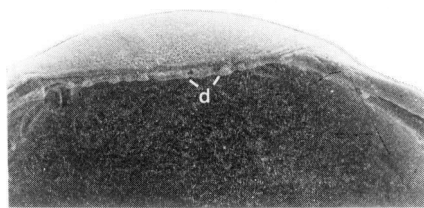
A la limite antérieure du plateau cardinal, les bourrelets externes diminuent de hauteur, mais assurent toujours la sécrétion des deux lames périostacales. L'ensemble des bourrelets se détache du corps auquel il reste relié par un pédoncule palléal formé de deux couches de cellules épithéliales reposant sur un tissu conjonctif lâche. A la base des bourrelets, le pédoncule se dilate pour constituer une première lame odontogène qui sécrète une dent cardinale antérieure (planche II, 4 et 5).

Ruditapes philippinarum



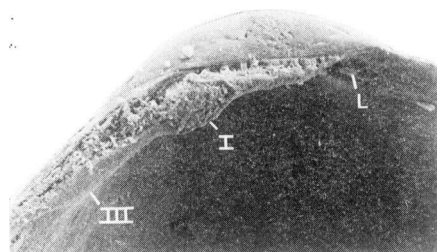
1

100 X 80



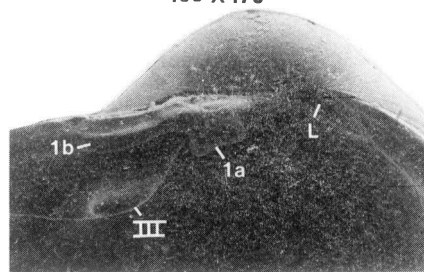
2

180 X 170



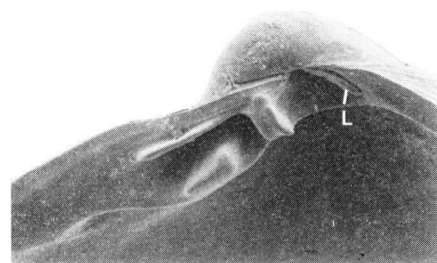
3

330 X 300



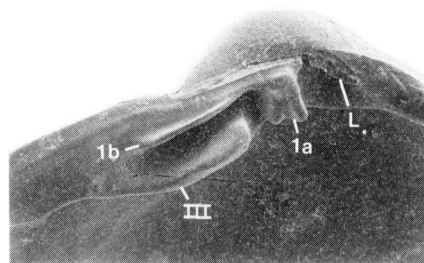
4

550 X 510



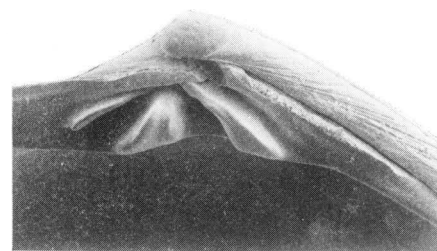
5

1000 X 900



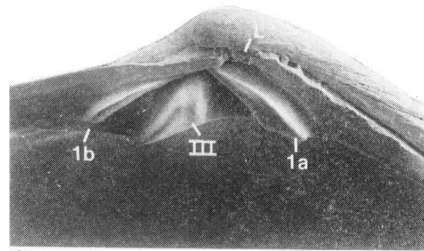
6

1200 X 1000



7

3800 X 3000



8

4200 X 3200

MARCEL LE PENNEC

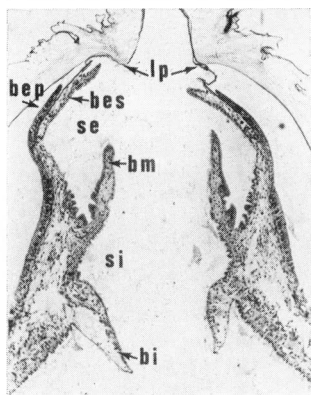
PLANCHE I

Ruditapes philippinarum

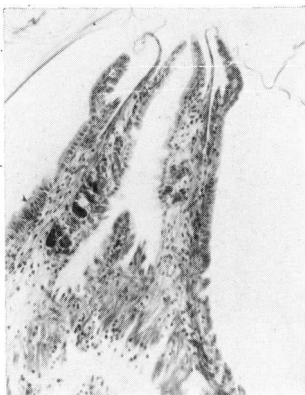
Valve droite. Sous chaque cliché sont indiquées les longueurs et les largeurs des coquilles en microns.

d: denticules; L: ligament; I (1a, 1b), III: dents cardinales.

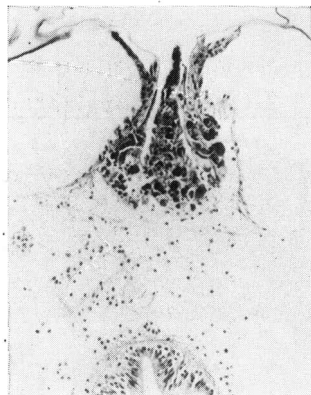
Ruditapes philippinarum



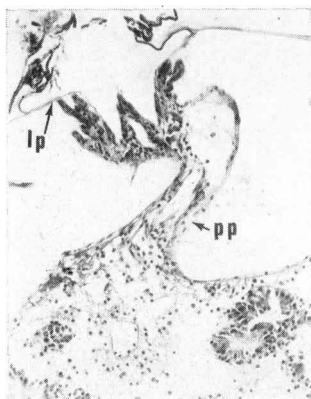
1



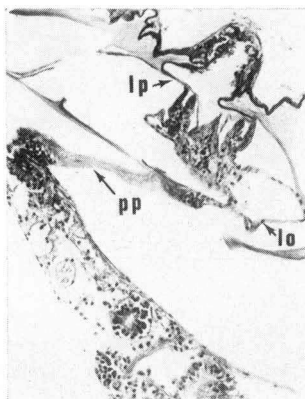
2



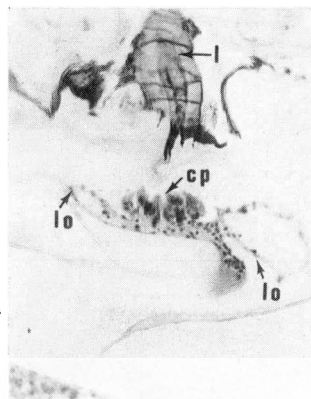
3



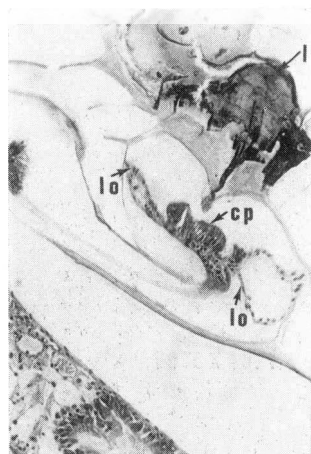
4



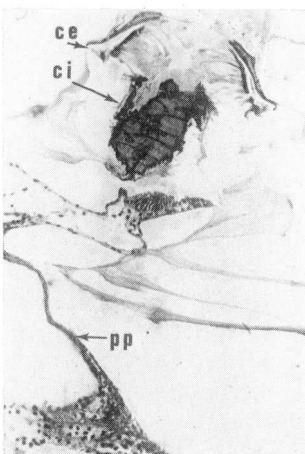
5



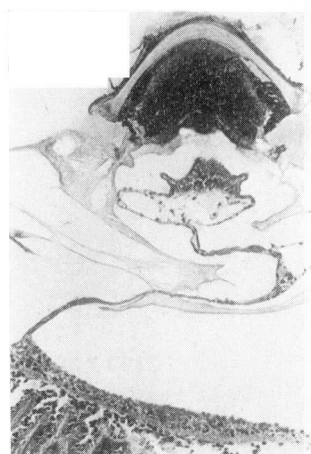
6



7



8



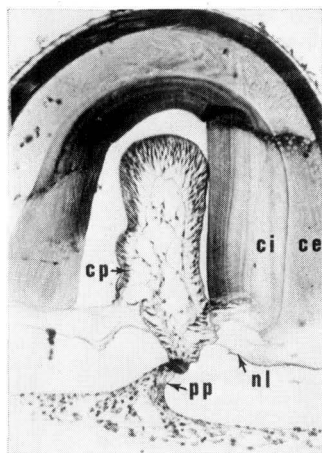
9

MARCEL LE PENNEC

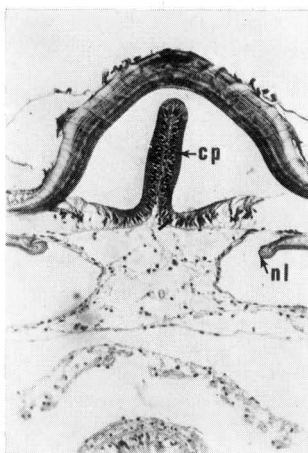
PLANCHE II
Ruditapes philippinarum

be: bourrelet externe; bep: bourrelet externe primaire; bes: bourrelet externe secondaire; bi: bourrelet interne; bm: bourrelet médian; ce: couche externe; ci: couche interne; cp: crête palléale; gp: gouttière palléale; l: ligament; lp: lame périostracale; lo: lame odontogène; nl: nymphe ligamentaire; pl: protubérance latérale; pp: pédoncule palléal; se: sillon externe; si: sillon interne.

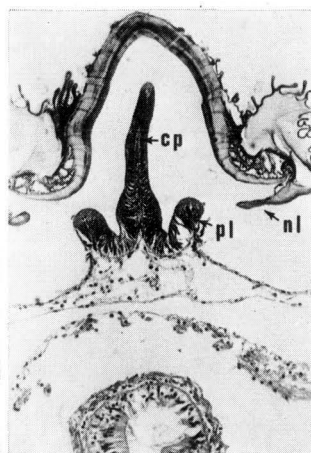
Ruditapes philippinarum



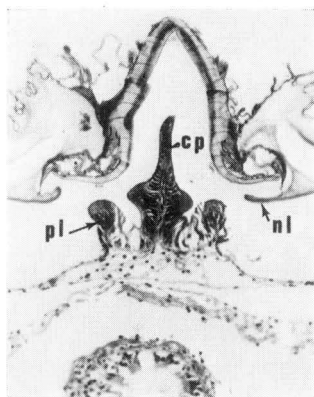
10



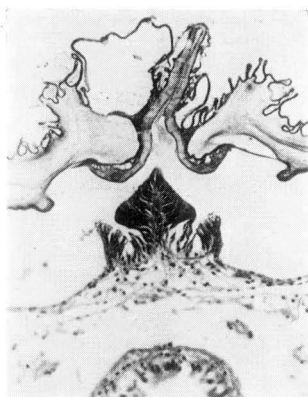
11



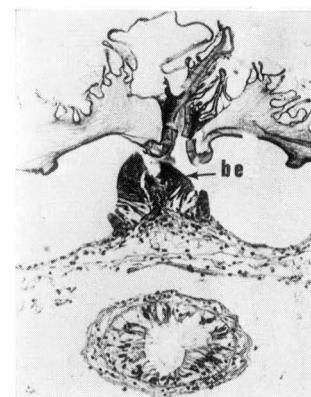
12



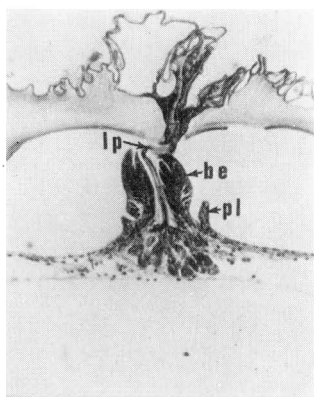
13



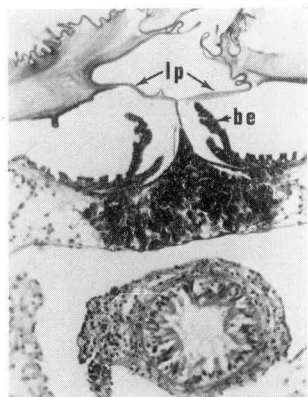
14



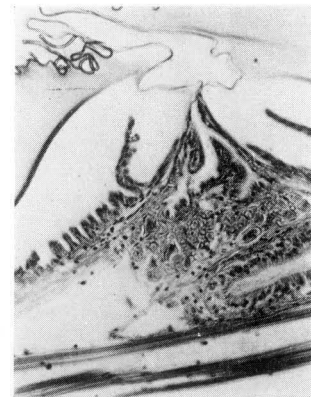
15



16



17



18

MARCEL LE PENNEC

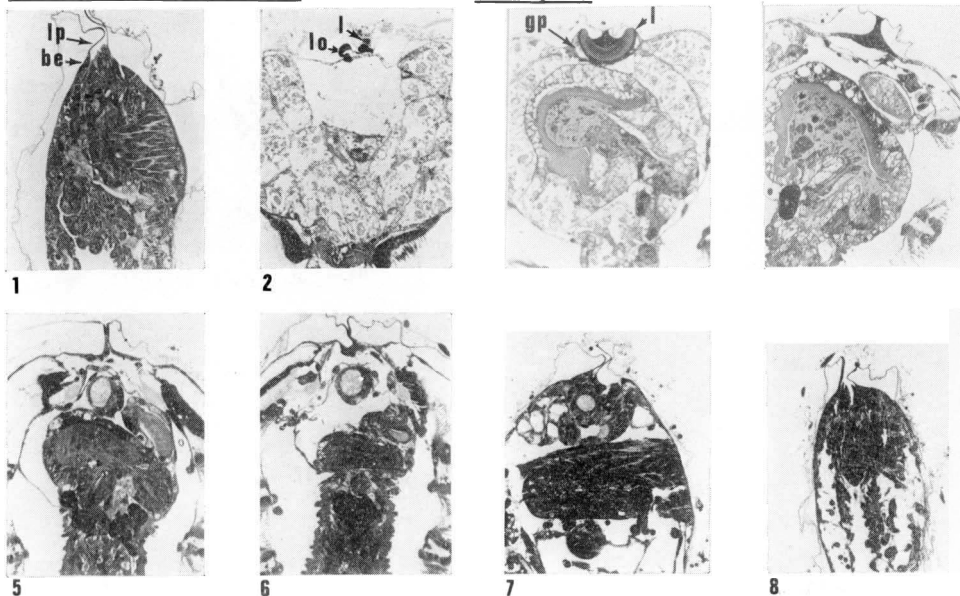
PLANCHE III

R. p.

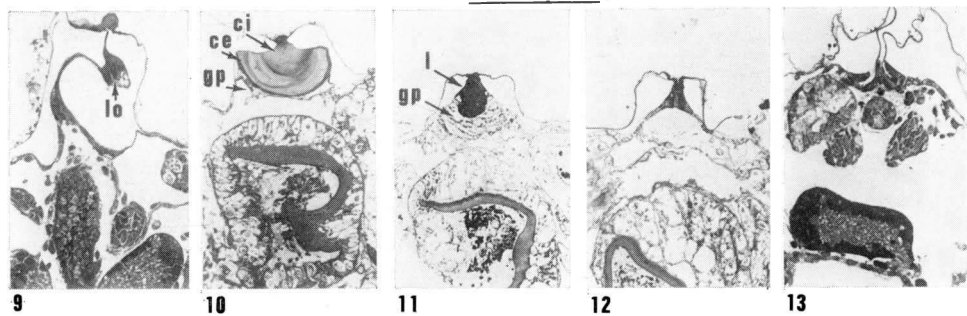
Mêmes abréviations que planche II

Ruditapes philippinarum

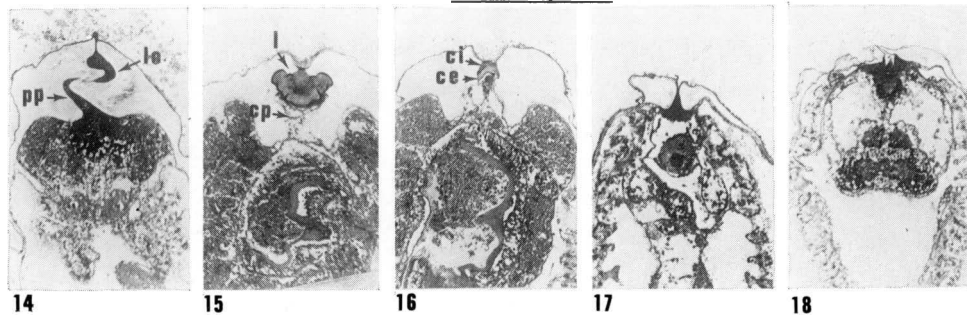
320 μ m



500 μ m



1200 μ m



MARCEL LE PENNEC

PLANCHE IV

R. p.

Mêmes abréviations que planche II

Au niveau des deux premières dents cardinales, le pédoncule palléal, très étroit, porte deux lames odontogènes situées de part et d'autre des bourrelets. La sécrétion du périostracum n'est plus assurée car les bourrelets externes sont atrophiés. De même, les bourrelets médians sont eux aussi considérablement réduits. Une nouvelle formation apparaît, la crête palléale, qui va engendrer le ligament (planche II, 6 et 7).

La première couche ligamentaire s'incruste entre les bords de la coquille. A la hauteur des dents cardinales médianes et postérieures, une couche externe vient s'ajouter à la couche interne (planche II, 8 et 9).

Postérieurement à l'umbo, la physionomie du ligament et de l'isthme palléal change. Le premier est à son épaisseur maximale car, aux couches interne et externe, vient s'ajouter une couche de fusion (ainsi dénommée par Owen *et al.*, 1953).

Dès la limite postérieure des dents cardinales, la crête palléale s'accroît rapidement et le ligament prend alors la forme d'un fer à cheval.

Il repose par deux bases sur les nymphes ligamentaires. Le pédoncule palléal, en l'absence de lames odontogènes, est court (planche II, 10).

En gagnant la partie postérieure de la nymphe ligamentaire, le pédoncule palléal se raccourcit, s'élargit puis disparaît. La crête palléale s'amincit et, de ce fait, la couche interne du ligament diminue d'épaisseur. En revanche, de part et d'autre de la crête palléale, naît une protubérance latérale qui se segmente rapidement (planche II, 11 et 12).

Au-dessus de l'intestin, les nymphes ligamentaires ne sont plus représentées que par une légère saillie. La crête palléale se raccourcit, s'évase dans sa partie basale et prend la forme d'un fer de lance (planche II, 13).

Au-dessus du rectum, une encoche se forme au sommet de la crête palléale. Elle s'agrandit et sépare la crête en deux lobes d'où sont issus les bourrelets palléaux externes (planche II, 14 et 15). Dès que les deux bourrelets externes sont suffisamment séparés, la sécrétion du périostracum reprend. En revanche, le ligament n'est plus alors représenté que par la fin des lames pliables. Les bourrelets palléaux internes et médians, encore soudés, y sont à nouveau reconnaissables à la base des bourrelets externes (planche II, 16).

Au niveau de la partie terminale du rectum, les bourrelets externes, pourvus de hautes villosités, sont nettement séparés des bourrelets internes et médians (planche II, 16 et 17).

3. Ontogenèse de l'isthme palléal

Bien que la naissance de lames primitives, ébauches des dents cardinales, ait lieu avant la métamorphose, c'est surtout lors de la formation de la dissoconque que le développement du ligament et des lames primitives est le plus important.

Nous allons étudier la formation de l'isthme palléal successivement chez la dissoconque de 320 μm , 500 μm et 1 200 μm .

— A 320 μm .

Comme chez l'adulte, la réunion des bourrelets internes et médians est achevée au niveau du muscle adducteur antérieur. Les bourrelets externes se rapprochent l'un de l'autre (planche IV, 1).

Sous l'umbo, les bourrelets internes, médians et externes ont disparu pour faire place à une nouvelle structure qui constitue l'isthme palléal.

Au niveau des lames primitives, celui-ci se présente sous la forme d'un fin pédoncule issu de l'épithélium palléal sur lequel la lame odontogène se développe (planche IV, 2). Dès le début de la sécrétion du ligament, le pédoncule rejoint l'épithélium palléal avec lequel il se confond. L'isthme palléal se présente alors comme une sorte de gouttière reposant largement sur l'épithélium dorsal : nous l'appellerons gouttière palléale. Lorsqu'il est à son développement maximal, le ligament est entièrement interne et semi-circulaire. Il apparaît formé de deux couches : une couche inférieure de couleur claire, en forme de croissant de lune et une couche supérieure, plus sombre, grossièrement triangulaire dont le sommet est en contact avec l'extérieur (planche IV, 3).

Au-delà de la partie postérieure de la glande digestive, la sécrétion du ligament se termine par suite de la disparition de la gouttière palléale. L'isthme palléal affecte alors la forme d'un triangle reposant largement sur l'épithélium du manteau (planche IV, 4).

Au-dessus de l'intestin, il y a reformation progressive des différents bourrelets palléaux (planche IV, 5, 6, 7, 8). Les bourrelets externes seront visibles au-dessus du rectum (planche IV, 7). Les bourrelets médians apparaîtront en arrière du muscle adducteur (planche IV, 8).

— A 500 μm .

La mise en place de l'isthme palléal se fait comme chez la dissoconque de 320 μm . Cependant, à 500 μm , les dents cardinales sont déjà bien développées et procurent un engrenage solide des deux valves; en conséquence, les lames odontogènes sont plus volumineuses (planche IV, 9).

La sécrétion ligamentaire est toujours assurée par la gouttière palléale. Le ligament est composé de deux couches déposées à l'intérieur, dans l'espace intervalvaire dorsal (planche IV, 10).

Au-dessus de la partie postérieure de la glande digestive, la gouttière palléale disparaît (planche IV, 11 et 12).

En gagnant la région postérodorsale de la dissoconque, la segmentation progressive de l'épithélium palléal conduit à la reformation des bourrelets externes et des bourrelets médians et internes (planche IV, 13).

— A 1 200 μm .

La mise en place des dents cardinales se poursuit et on constate des modifications importantes de la charnière, notamment en ce qui concerne les structures responsables de la sécrétion ligamentaire.

1. La couche dorsale du ligament, bien qu'étant toujours interne, est nettement visible de l'extérieur.

2. Le pédoncule palléal se détache de l'épithélium palléal dorsal. C'est le commencement de la formation de la crête palléale dont nous avons vu le plein épanouissement chez l'adulte.

Au niveau des dents cardinales, les lames odontogènes sont bien visibles et conservent le même aspect que sur des animaux plus jeunes (planche IV, 14).

En revanche, alors que jusqu'à présent le pédoncule palléal disparaissait après la formation des dents cardinales, à partir de 1 200 μm , il subsiste et sert de liaison entre la gouttière palléale et l'épithélium palléal dorsal (planche IV, 15 et 16).

D'autre part, l'espace intervalvaire dorsal s'agrandit et, de ce fait, la couche dorsale du ligament, bien qu'étant toujours interne, est nettement visible de l'extérieur (planche IV, 16).

Dès la fin de la sécrétion ligamentaire, le pédoncule palléal disparaît puis on assiste à la restructuration progressive des différents bourrelets palléaux (planche IV, 17 et 18) selon le modèle que nous connaissons chez les individus plus jeunes.

CONCLUSION

La charnière des Bivalves est une structure complexe et dynamique. Depuis la larve D jusqu'à l'adulte, les transformations qu'elle subit sont nombreuses et permanentes. En effet, l'acquisition de la charnière définitive ne se fait qu'après la présence temporaire d'une charnière primitive indispensable, non seulement à la larve pélagique, mais aussi à la jeune postlarve benthique.

Chez les Venereidae qui sont parmi les Bivalves les plus évolués, les premiers éléments de la charnière définitive se forment déjà chez la prodissoconque II, vers 160 μm . Cependant, ce n'est que progressivement, après des déplacements importants, que ces éléments acquièrent une position et un volume suffisant pour jouer pleinement leur rôle.

On peut considérer que, chez les Venereidae, les éléments de la charnière définitive sont opérationnels chez la dissoconque de 300 μm , mais que la mise en place des éléments de cette structure n'est terminée que vers 3 000 μm .

Ces importants mouvements de la charnière ont pour corollaire une profonde évolution de l'isthme palléal. Celui-ci a, de ce fait, une architecture complexe, difficile à saisir dans son ensemble et sujette à des modifications nombreuses au cours du développement de la dissoconque. C'est une des raisons pour lesquelles, jusqu'à présent, les études effectuées seulement à un stade donné n'ont pu fournir que des résultats fragmentaires et imprécis.

Des études histologiques effectuées au cours de l'ontogenèse éclairent d'un jour nouveau nos connaissances sur la morphogenèse

de l'isthme palléal. En particulier, elles montrent le passage progressif de la gouttière palléale responsable de la sécrétion d'un ligament interne à la crête palléale qui engendre le ligament externe. De même, elles montrent les différents rôles joués par l'isthme. Il existe, en effet, une partie antérieure (lame odontogène) responsable de la production des dents et une partie postérieure (crête palléale) dont dépend le ligament folié, le ligament principal et les lames pliables.

En complément à ces études ontogéniques, une analyse au microscope électronique à balayage des cellules épithéliales isthmiques, suivie de la mise en évidence de leur caractéristique ultrastructurale en microscopie électronique à transmission, devraient permettre une meilleure compréhension de l'isthme palléal.

Summary

The bivalve hinge, a complex and dynamic structure, is subjected to many transformations, especially during the first month of its existence. In these conditions and, also, owing to the intimate relations and the interpenetration occurring between the dorsal epithelial cells and the hinge, the pallial isthmus is not well defined. To have a better identification of the pallial isthmus, we have realized a series of histological studies on *Ruditapes philippinarum* from the metamorphosis stage to the adult.

Resumen

La charnela de los Bivalvos es una estructura compleja y dinámica que sufre numerosas transformaciones, particularmente durante los primeros meses de existencia. Por estas causas y dadas las relaciones íntimas de interpenetraciones que existen entre las células epiteliales dorsales y la charnela, el istmo paleal está aún mal conocido. Con el fin pues de mejor situar la identidad del istmo paleal, hemos realizado el estudio de cortes histológicos seriados efectuados en ejemplares de *Ruditapes philippinarum*, desde la metamorphosis hasta su estadio adulto.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANSELL, A., 1961. — Reproduction, growth and mortality of *Venus striatula* (Da Costa) in Kames Bay, Millport. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 42, pp. 191-215.
- BEEDHAM, G., 1958. — Observations on the mantle of the Lamellibranchia. *Quart. J. micr. Sci.*, 99, 2, pp. 181-197.
- BEVELANDER, G. and NAKAHARA, H., 1969. — An electron microscope study of the formation of the ligament of *Mytilus edulis* and *Pinctada radiata*. *Calc. Tiss. Res.*, 4, pp. 101-112.
- FRANC, C., 1960. — Classe des Bivalves. In Grassé P.P., *Traité de Zoologie*, 5, 2, pp. 1845-2133.
- HILLMAN, R., 1964. — The functional morphology of the fourth fold of the mantle of the Northern Quahog, *Mercenaria mercenaria* (L.). *J. Mit. Soc.*, 80, 1, pp. 8-12.
- HILLMAN, R. and SHUSTER, C., 1960. — Observations on the mantle of the Northern Quahog, *Mercenaria mercenaria* (L.). *Proc. Nat. Shellfish. Assoc.*, 51, pp. 15-22.
- ISTIN, M. et MASONI, A., 1973. — Absorption et redistribution du calcium dans le manteau des Lamellibranches en relation avec la structure. *Calc. Tiss. Res.*, 11, pp. 151-162.

- LE PENNEC, M., 1978. — Genèse de la coquille larvaire et postlarvaire chez divers Bivalves marins. Thèse d'Etat, U.B.O., Brest, 229 pp., 108 pl.
- LE PENNEC, M. and PETIT, H., 1983. — The ligament folding laminae in Veneridae. *Malacologia* (sous presse).
- LE PENNEC, M., PETIT, H., JONES, D., 1983. — Isthmus and ligament interrelationships in Unionid mussels: a basis for a comprehensive terminology. *Malacologia* (sous presse).
- LUCAS, A., LE PENNEC, M., PRIEUR, D., LE ROUX, S., 1976. — Elevages expérimentaux de larves de Mollusques marins. Lab. Zoo. U.B.O., Brest, pp. 1-25.
- OWEN, G., TRUEMAN, E., YONGE, C., 1953. — The ligament in the Lamellibranchia. *Nature*, 171, pp. 73-75.
- PETIT, H., 1977. — The mantle-shell in the fresh-water mussel *Amblema plicata perplicata* Conrad. Doctoral Dissertation. Baylor University, Texas (U.S.A.).
- RANSON, G., 1939. — Le provinculum de la prodissoconque de quelques Ostreidés. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2, pp. 318-332.
- TRUEMAN, E., 1949. — The ligament of *Tellina tenuis*. *Proc. Zool. London*, 119, pp. 717-742.
- TRUEMAN, E., 1950. — Observations on the ligament of *Mytilus edulis*. *Quart. J. micr. Sci.*, 91, 3, pp. 225-235.
- TRUEMAN, E., 1951. — The structure, development and operation of the hinge ligament of *Ostrea edulis*. *Quart. J. micr. Sci.*, 92, 2, pp. 129-140.
- YONGE, C., 1953. — The monoyarian condition in the Lamellibranchia. *Trans. Roy. Soc. Edinburg*, 62, pp. 443-478.
- YONGE, C., 1957. — Mantle fusion in the Lamellibranchia. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 29, pp. 151-171.