

# THE SYSTEMATICS AND BIOLOGY OF ABYSSAL AND HADAL BIVALVIA

By JØRGEN KNUDSEN

Zoological Museum, University of Copenhagen

## CONTENTS

I. Introduction . . . . .	9	Mallettiidae H. & A. Adams, 1857 . . . . .	52
Abbreviations of Museum and Institution names . . . . .	10	<i>Tindaria</i> Bellardi, 1875 . . . . .	52
Acknowledgments . . . . .	10	<i>T. antarctica</i> Thiele, 1931 . . . . .	52
Account of previous expeditions . . . . .	11	<i>T. bengalensis</i> n.sp. . . . .	53
Methods . . . . .	14	<i>T. compressa</i> Dall, 1908 . . . . .	55
A survey of the material . . . . .	16	<i>T. sundaensis</i> n.sp. . . . .	56
II. Systematic part . . . . .	18	<i>Neilonella</i> Dall, 1881 . . . . .	57
Nuculoidea Morton, 1963 . . . . .	18	<i>N. brunnea</i> Dall, 1916 . . . . .	57
Nuculidae Gray, 1824 . . . . .	18	<i>N. galatheae</i> n.sp. . . . .	58
<i>Nucula</i> Lamarck, 1799 . . . . .	18	<i>N. guineensis</i> (Thiele, 1931) . . . . .	59
<i>N. panamina</i> Dall, 1908 . . . . .	18	<i>N. hadalis</i> n.sp. . . . .	61
<i>Brevinucula</i> Thiele, 1934 . . . . .	19	<i>N. kermadecensis</i> n.sp. . . . .	63
<i>B. verrilli</i> (Dall, 1886) . . . . .	19	<i>Malletia</i> Des Moulins, 1832 . . . . .	64
Nuculanidae H. & A. Adams, 1858 . . . . .	21	<i>M. cuneata</i> (Jeffreys, 1876) . . . . .	64
<i>Sarepta</i> Adams, 1860 . . . . .	23	<i>M. estheriopsis</i> Barnard, 1963 . . . . .	67
<i>S. hadalis</i> n.sp. . . . .	23	<i>M. galatheae</i> n.sp. . . . .	69
<i>Phaseolus</i> Monterosato, 1875 . . . . .	24	<i>M. obtusa</i> G. O. Sars, 1878 . . . . .	69
<i>Ph. faba</i> n.sp. . . . .	24	Solemyoidea Morton, 1963 . . . . .	70
<i>Nuculana</i> Link, 1807 . . . . .	25	Solemyidae Gray, 1840 . . . . .	70
<i>N. agapea</i> (Dall, 1908) . . . . .	25	<i>Acharax</i> Dall, 1908 . . . . .	70
<i>N. pallida</i> (Smith, 1885) . . . . .	26	<i>A. johnsoni</i> (Dall, 1891) . . . . .	70
<i>N. vestita</i> (Locard, 1898) . . . . .	28	Arcoidea Stoliczka, 1871 . . . . .	72
<i>Ledella</i> Verrill & Bush, 1897 . . . . .	30	Arcidae Lamarck, 1809 . . . . .	72
<i>L. crassa</i> n.sp. . . . .	30	<i>Acar</i> Gray, 1857 . . . . .	73
<i>L. galatheae</i> n.sp. . . . .	32	<i>A. asperula</i> (Dall, 1881) . . . . .	73
<i>L. kermadecensis</i> n.sp. . . . .	33	<i>Arca</i> Linnaeus, 1758 . . . . .	76
<i>L. ultima</i> (Smith, 1885) . . . . .	34	<i>A. orbiculata</i> Dall, 1881 . . . . .	76
<i>Spinula</i> Dall, 1908 . . . . .	36	Limopsidae Dall, 1895 . . . . .	80
<i>S. bogorovi</i> Filatova, 1958 . . . . .	36	<i>Limopsis</i> Sassi, 1827 . . . . .	81
<i>S. calcar</i> (Dall, 1908) . . . . .	37	<i>L. galatheae</i> n.sp. . . . .	81
<i>S. kermadecensis</i> n.sp. . . . .	39	<i>L. pelagica pelagica</i> Smith, 1885 . . . . .	83
<i>S. oceanica</i> Filatova, 1958 . . . . .	39	<i>L. pelagica dalli</i> Lamy, 1912 . . . . .	86
<i>S. tasmanica</i> n.sp. . . . .	41	Mytiloidea Férussac, 1822 . . . . .	89
<i>S. vityazi</i> Filatova, 1964 . . . . .	42	Mytilidae Rafinesque, 1815 . . . . .	89
<i>S. sp.</i> . . . . .	44	<i>Dacrydium</i> Torell, 1859 . . . . .	89
<i>Portlandia</i> Moerch, 1857 . . . . .	45	<i>D. pacificum</i> Dall, 1916 . . . . .	89
<i>P. abyssicola</i> n.sp. . . . .	45	<i>D. panamensis</i> n.sp. . . . .	91
<i>Yoldia</i> Moeller, 1842 . . . . .	46	<i>Modiolus</i> Lamarck, 1799 . . . . .	92
<i>Y. kermadecensis</i> n.sp. . . . .	46	<i>M. abyssicola</i> n.sp. . . . .	92
<i>Yoldiella</i> Verrill & Bush . . . . .	47	Pterioidea Newell, 1965 . . . . .	94
<i>Y. abyssorum</i> n.sp. . . . .	47	Pectinidae Rafinesque, 1815 . . . . .	94
<i>Y. clarkei</i> n.sp. . . . .	48	<i>Propeamussium</i> de Gregorio, 1884 . . . . .	94
<i>Y. hadalis</i> n.sp. . . . .	49	<i>P. meridionale</i> (Smith, 1885) . . . . .	94
<i>Y. sootryeni</i> n.sp. . . . .	50	<i>Cyclopecten</i> Verrill, 1897 . . . . .	97
Nuculanidae sp. . . . .	51	<i>C. graui</i> n.sp. . . . .	97
		<i>C. hadalis</i> n.sp. . . . .	98

<i>C. neoceanicus</i> (Dall, 1908) . . . . .	100	Galatheavalvidae n.fam. . . . .	156
<i>C. undatus</i> (Verrill & Smith, 1885) . . . . .	101	<i>Galatheavalva</i> n.gen. . . . .	156
<i>C. sp.</i> . . . . .	102	<i>G. holothuriae</i> n.sp. . . . .	156
Veneroida H. & A. Adams, 1858 . . . . .	102	III. General remarks . . . . .	160
Scrobiculariidae H. & A. Adams, 1856 . . . . .	102	The abyssal Bivalvia . . . . .	160
<i>Abra</i> Lamarck, 1818 . . . . .	103	List by station . . . . .	160
<i>A. californica</i> n.sp. . . . .	103	»Galathea« collection. . . . .	160
<i>A. profundorum</i> (Smith, 1885) . . . . .	104	Additional samples . . . . .	162
Kelliellidae Fischer, 1887 . . . . .	107	A survey of abyssal bivalves . . . . .	163
<i>Kelliella</i> G. O. Sars, 1870. . . . .	107	Remarks to table 1 . . . . .	163
<i>K. bruuni</i> (Filatova, 1969) . . . . .	107	The »guest« species . . . . .	176
<i>K. galathea</i> n.sp. . . . .	110	Notes on some of the species listed in Table 1 . . . . .	177
<i>K. indica</i> n.sp. . . . .	111	The endemic abyssal bivalve fauna . . . . .	180
<i>K. sundaensis</i> n.sp. . . . .	113	The families . . . . .	180
<i>K. tasmanensis</i> n.sp. . . . .	115	The genera . . . . .	183
<i>K. sp.</i> . . . . .	117	The species . . . . .	185
Myoida Stoliczka, 1870 . . . . .	118	The horizontal distribution . . . . .	186
Pholadidae Lamarck, 1809 . . . . .	118	The distribution of the species . . . . .	186
<i>Xylophaga</i> Turton, 1822 . . . . .	118	The cosmopolitan distribution of benthic abyssal organisms . . . . .	192
Teredinidae Latreille, 1825 . . . . .	118	The Atlanto-W. Pacific distribution of abyssal organisms . . . . .	193
<i>Lyrodus</i> Binney, 1870 . . . . .	118	The restricted distributions in abyssal organisms . . . . .	194
<i>L. bipartita</i> (Jeffreys, 1860) . . . . .	118	Discussion of the horizontal distribution . . . . .	194
<i>Bankia</i> Gray, 1840 . . . . .	118	Remarks on bipolarity in abyssal organisms . . . . .	196
<i>B. carinata</i> (Gray, 1827) . . . . .	118	The vertical distribution . . . . .	197
<i>Uperotus</i> Guettard, 1770 . . . . .	118	On the extra-abyssal distribution of abyssal species. . . . .	202
<i>U. clavus</i> (Gmelin, 1791) . . . . .	118	Temperature . . . . .	203
Septibranchioidea Pelseneer, 1889. . . . .	118	Hydrostatic pressure. . . . .	204
Poromyidae Dall, 1886 . . . . .	118	Sediment. . . . .	205
<i>Cetoconcha</i> Dall, 1886 . . . . .	119	The geological age of the abyssal bivalve fauna . . . . .	205
<i>C. ceylonensis</i> n.sp. . . . .	119	A survey of the literature . . . . .	205
<i>C. galathea</i> n.sp. . . . .	120	Present survey . . . . .	208
<i>Poromya</i> Forbes, 1844 . . . . .	121	Some specialized abyssal invertebrates . . . . .	210
<i>P. leonina</i> (Dall, 1916). . . . .	121	Variation . . . . .	211
<i>P. perla</i> Dall, 1908 . . . . .	122	Intraspecific variation . . . . .	211
<i>P. tornata</i> (Jeffreys, 1876) . . . . .	124	Geographic variation . . . . .	211
Verticordiidae Stoliczka, 1871 . . . . .	128	Speciation. . . . .	212
<i>Laevicordia</i> Seguenza, 1876 . . . . .	128	Feeding . . . . .	212
<i>L. galathea</i> n.sp. . . . .	128	Reproduction . . . . .	215
<i>Policordia</i> Dall, Bartsch & Rehder, 1938 . . . . .	129	Shell morphology . . . . .	217
<i>P. cf. alaskana</i> (Dall, 1895) . . . . .	129	Gigantism. . . . .	217
<i>P. lisbetae</i> n.sp. . . . .	132	Attachment . . . . .	217
Cuspidariidae Dall, 1886 . . . . .	134	The epifauna of abyssal Bivalvia . . . . .	217
<i>Myonera</i> Dall & Smith, 1886 . . . . .	134	Predation . . . . .	219
<i>M. mexicana</i> n.sp. . . . .	134	Shell destruction . . . . .	219
<i>M. undata</i> (Verrill, 1884) . . . . .	136	Remarks on the occurrence of valves of shallow-water bivalves in the abyssal zone . . . . .	219
<i>Cardiomya</i> Adams, 1864 . . . . .	138	The hadal Bivalvia . . . . .	221
<i>C. abyssicola</i> Verrill & Bush, 1898 . . . . .	138	List by station . . . . .	221
<i>Cuspidaria</i> Nardo, 1840 . . . . .	139	A survey of hadal bivalves . . . . .	221
<i>C. barnardi</i> n.sp. . . . .	139	Concluding remarks . . . . .	225
<i>C. delli</i> n.sp. . . . .	141	IV. Summary . . . . .	225
<i>C. guineensis</i> n.sp. . . . .	143	V. References . . . . .	230
<i>C. haasi</i> n.sp. . . . .	145	VI. Dansk resumé . . . . .	236
<i>C. hadalis</i> n.sp. . . . .	146		
<i>C. natalensis</i> n.sp. . . . .	148		
<i>C. parkeri</i> n.sp. . . . .	150		
<i>C. tasmanica</i> n.sp. . . . .	152		
<i>C. testai</i> n.sp. . . . .	154		
<i>C. glacialis</i> (G. O. Sars, 1878). . . . .	155		
Not classified . . . . .	156		