

Fossil-Diagenese, Nr. 18\*:

## Anorganisches Kristallwachstum bei lebenden Mollusken

KLAUS BANDEL, Bonn, und CHRISTOPH HEMLEBEN, Tübingen\*\*

Mit 38 Abbildungen im Text

**Zusammenfassung:** Durch Änderung des Chemismus in Gehäuse-Hohlräumen oder durch Umkristallisation im geschlossenen System können kalzitische Kristallaggregate entstehen, die mit Quenstedts Ammoniten-Conellen vergleichbar sind.

**Abstract:** Modifications in solution composition or recrystallization processes, in enclosed systems of cavities within the mollusc shell may cause crystal aggregates to form which are comparable with Quenstedt's conellae in ammonite shells.

### Inhalt

1. Vorwort	298
2. Anorganisches Kristallwachstum bei Schnecken	299
3. Anorganisches Kristallwachstum bei Muscheln	310
4. Vergleich mit Conellen fossiler Cephalopoden	317
5. Zusammenfassung	318
6. Summary	319

### 1. Vorwort

Das Gehäuse oder die Schale eines wirbellosen Organismus entsteht in der Regel unter dem direkten Einfluß der hartteilbildenden Epithelien. Bei Mollusken erfolgt das organische Biokristallit-Wachstum unter dem Einfluß des Mantelepithels des Eingeweidesacks in vom Organismus geregelten und vorgegebenen Bahnen. Daneben aber beobachtet man immer wieder anorganisches, nur kristallographische Gesetze befolgendes Kristall-Wachstum in vom Organismus ausgeschiedenen oder vom Organismus nicht mehr kontrollierten Lösungen. Dieses anorganische Kristall-Wachstum bei lebenden Schnecken und Muscheln soll das Thema dieser Arbeit sein.

Hierzu wurden die Gehäuse von über 60 rezenten Arten mariner Prosobranchier im Bereich ihrer apikalen Windungen aufgebrochen und makroskopisch, lichtmikroskopisch und elektronenmikroskopisch untersucht. Auf gleiche Weise wurden die im oberen Litoral der mittelkalifornischen Küste und der japanischen Pazifik-Küste lebenden Muscheln untersucht.

Herr Prof. SEILACHER überließ uns dankenswerterweise sein unter dem DFG-Az.: Se 48/11 gesammeltes Muschelmaterial zu weiteren Untersuchungen. Hierfür und für stete Diskussionsbereitschaft sei ihm besonders gedankt. Für die Mithilfe bei den Untersuchungen und der Manuskripterstellung möchten wir ferner unseren Kollegen und Mitarbeitern herzlichen Dank sagen. Besonders zu nennen sind hier die Damen FREUND, HAUG, HIMMEL und LEISSRING (Tübingen), HEMMER, SIEBURG (Bonn) und die Herren FREELS, KNOPF, WESTPHAL und WETZEL (Tübingen).

\* Nr. 17: siehe NEUGEBAUER, J.; N. Jb. Geol. Paläont., Abh. (im Druck).

\*\* Anschrift der Verfasser: Dr. K. BANDEL, Institut für Paläontologie, 53 Bonn, Nußallee 8. — Dr. Ch. HEMLEBEN, Geol.-Paläont. Institut, 74 Tübingen, Sigwartstraße 10.

Für die Röntgenuntersuchungen sei den Herren Dr. F. ANDALIB (jetzt Teheran), Prof. SEIFERT, D. KADOLSKY (Bonn) herzlich gedankt. Gedankt sei auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Finanzierung (ER 4/26 und ER 4/35) einiger Aufsammlungen an rezenten Meeren durch den einen der Autoren (BANDEL). Ferner sei dem SFB 53 »Palökologie« für die finanzielle Unterstützung gedankt.

## 2. Anorganisches Kristallwachstum bei Schnecken

Bei marinen Prosobranchiern trifft man oft von den Weichteilen des lebenden Tieres abgeschlossene Räume im Gehäuse an. Während des Abschlusses dieser Räume und nach ihrer Trennung vom Einfluß der Sekretion des Mantelepithels, entstehen aragonitische Kristallaggregate und Kristallgruppen. Ihre Bildung erfolgt teils noch unter Einfluß der Sekrete des Mantelepithels, welche kalziumkarbonatreiche Schleime darstellen, teils sind sie aber bereits vom Gewebe durch eine für Lösungen undurchdringliche Trennwand geschieden. In den vom Mantelepithel ausgeschiedenen Schleimsubstanzen, auf die dann kein weiterer Einfluß durch das belebte Gewebe mehr ausgeübt wird, bilden sich Aragonitaggregate und -Kristalle, die solchen ähneln, die in rein anorganischer Umgebung aufwachsen. Durch den Einfluß von Schleimnachlieferung und allmählich stärker werdende Kontrolle der Kristallwuchsrichtung und der Kristallmorphologie durch das sekretierende Gewebe erfolgt ein fließender Übergang von diesen nach anorganischen Regeln frei gesproßten Kristallen zu dem nach genetischen Regeln organisch gesteuerten Aufwuchs von Biokristalliten. Kristallbildungen dieser Art treten bei der Ausformung von Septen sowie der Reparatur von Gehäuseverletzungen aller möglicher Prosobranchierarten auf. Im folgenden sollen Beispiele vorgeführt werden, die an apikale Resthohlräume, durch Septen abgeschlossene apikale Hohlräume, am Hohlstachel, an Hohlrippen, an Hohlkiele sowie an Hohlräume in sonst massiver Schale gebunden sind.

### Apikale Hohlräume

Die apikalen Gehäusepartien verschiedener Arten mariner Prosobranchier sind oft in unterschiedlich starker Weise mit Schalensubstanz verfüllt oder durch Septen abgeschlossen. Diese Verschlüsse ermöglichen es dem Tier, sich aus zu eng gewordenen, früheren Gehäuselumina zurückzuziehen, ohne daß ein freier Raum zwischen Epithel und Gehäuse entsteht. Das Mantelepithel, welches den Eingeweidessack umhüllt, hat die Tendenz, immer im Kontakt zum Exoskelett zu verbleiben. Bei sehr allmählichem, langsamen Rückzug aus den apikalen Windungshohlräumen, wie dies bei allen bisher betrachteten Archaeogastropoden, vielen Mesogastropoden und einigen Neogastropoden erfolgt, kann die Schalensekretion mit dem Rückzug Schritt halten, und die verlassenene Lumina werden somit massiv mit Schalensubstanz verfüllt. Hierbei bleibt bei adulten Individuen des Archaeogastropoden *Astraea caelata* GMELIN (Überfamilie Trochidae) in späten Wuchsstadien des stark verlangsamten Schalenvorbaus eine enge zentrale Röhre zurück. Ist das Tier adult und besitzt es ein angewachsenes Gehäuse, so hat sich auch das Ende des Eingeweidessackes so erweitert und gerundet, daß die zu allerletzt im apikalen Verschuß verbliebene, bis 0,3 mm breite Innenröhre nicht mehr voll vom Gewebe des Mantels erreicht werden kann (Abb. 1). Die letzten geordneten Biokristallite bauen eine Prismenschicht auf. Eine weitere Verfüllung der apikalen Reströhre erfolgt dann dadurch, daß an Kalziumkarbonat reiche Sekrete von dem von der Schalenoberfläche der Innenröhre nun entfernten Mantelepithel ausgeschieden werden und in sie eindringen. Aus ihnen kristallisiert Aragonit aus; zuerst als unkontrolliertes Weiterwachsen der Kristallitköpfe der letzten Prismenschicht mit unterschiedlich großen Kristallköpfen und wohl ausgebildeten Flächen. Hierauf folgend formen sich halbkugelige oder kugelige

sowie spindelförmige sphärolithische Kristallaggregate (Abb.2), die in maximaler Größe das Lumen der Restöffnung schließen können (hier wurden bis 0,09 mm große Aggregate vermessen).

Die einzelnen Kristalle dieser Aggregate vergrößern vom Zentrum ihres sphärolithischen Wachses nach außen hin ihre Breite, bis sie etwa 2—3 $\mu$  messen. Die Kristallite der letzten Prismenschicht dagegen zeigen nur bis 0,4  $\mu$  Breite. Nach Auskristallisation des Kalziumkarbonats polymerisieren die organischen Substanzen des Schleims und bilden dünne Häutchen, die das Restloch gegen den Weichkörper hin versiegeln. Die im Hohlraum verbleibenden Restlösungen scheiden ihr Kalziumkarbonat an den bereits vorhandenen Aragonitkristallaufwüchsen aus, ohne daß erkennbar wäre, was vor und was nach Abschluß des Hohlraumes wuchs.

Bei den anderen Arten erfolgt der Rückzug ruckartig und gibt auf einmal große Hohlräume frei. Das Mantelepithel, welches sich gerade von der Innenseite des apikalen Exoskeletts gelöst hat, scheidet sofort einen an Kalziumkarbonat reichen Schleim ab. In diesem bilden sich Aragonitkristalle und -kristallaggregate und schaffen zusammen mit polymerisierten organischen Substanzen einen schnellen Abschluß des verlassenen Raumes. Die Polymerisation der organischen Substanzen erfolgt ganz zuletzt, so daß je nach der Menge der vom Mantel auf einmal oder während eines längeren Zeitraumes ausgeschiedenen Schleimsubstanz Aragonit in winzigen Kristallen ausfällt, oder zu großen Aggregaten heranwächst.

Abb. 1. Innerster Hohlraum eines ansonsten mit massiver Schale gefüllten apikalen Gehäusehohlraumes von *Astraea caelata* mit teilweiser Füllung durch sphärolithisch aufgebaute Aragonitaggregate und endgültigem Abschluß durch organische Lamellen. L. Nr. 37426, A. Nr. 1330/22 A 97 x vergr.

Fig. 1. Innermost tube of apical whorl of *Astraea caelata* which otherwise is filled with solid shell material. Into this cavity spherulitic aragonite aggregates grew and final closure was achieved by organic membranes x 97.

Abb. 2. Sphärolithisch aufgebaute Halbkugel der inneren Füllung des apikalen Resthohlraumes von *Astraea caelata*. Die einzelnen prismatischen Kristalle nehmen in ihrem Durchmesser nach außen hin zu. L. Nr. 37423; A. Nr. 1330/20 A. 900 x vergr.

Fig. 2. Spheres of spherulitic fabric as part of filling of the apical last hollow tube of *Astraea caelata* constructed by crystals becoming increasingly larger toward the outside. x 900.

Abb. 3. Nadelige Aragonitkristalle bilden die zuerst abgelagerte apikale Schicht eines neuen Septums von *Contumax nodulosus*. A. Nr. 33046, L. Nr. 1184/20 A. 4500 x vergr.

Fig. 3. Needle-like crystals of aragonite form the newly secreted apical layer of a septum of *Contumax nodulosus*. x 4500.

Abb. 4. Prismatischer Aufwuchs von Aragonitkristallen auf der aperturalen Seite eines Septums von *Charonia variegata*, welcher sich nach der Bildung eines neuen, weiter vorne gelegenen Septums im Hohlraum allseitig wandständig bildete. L. Nr. 35900, A. Nr. 1281/23. 650 x vergr.

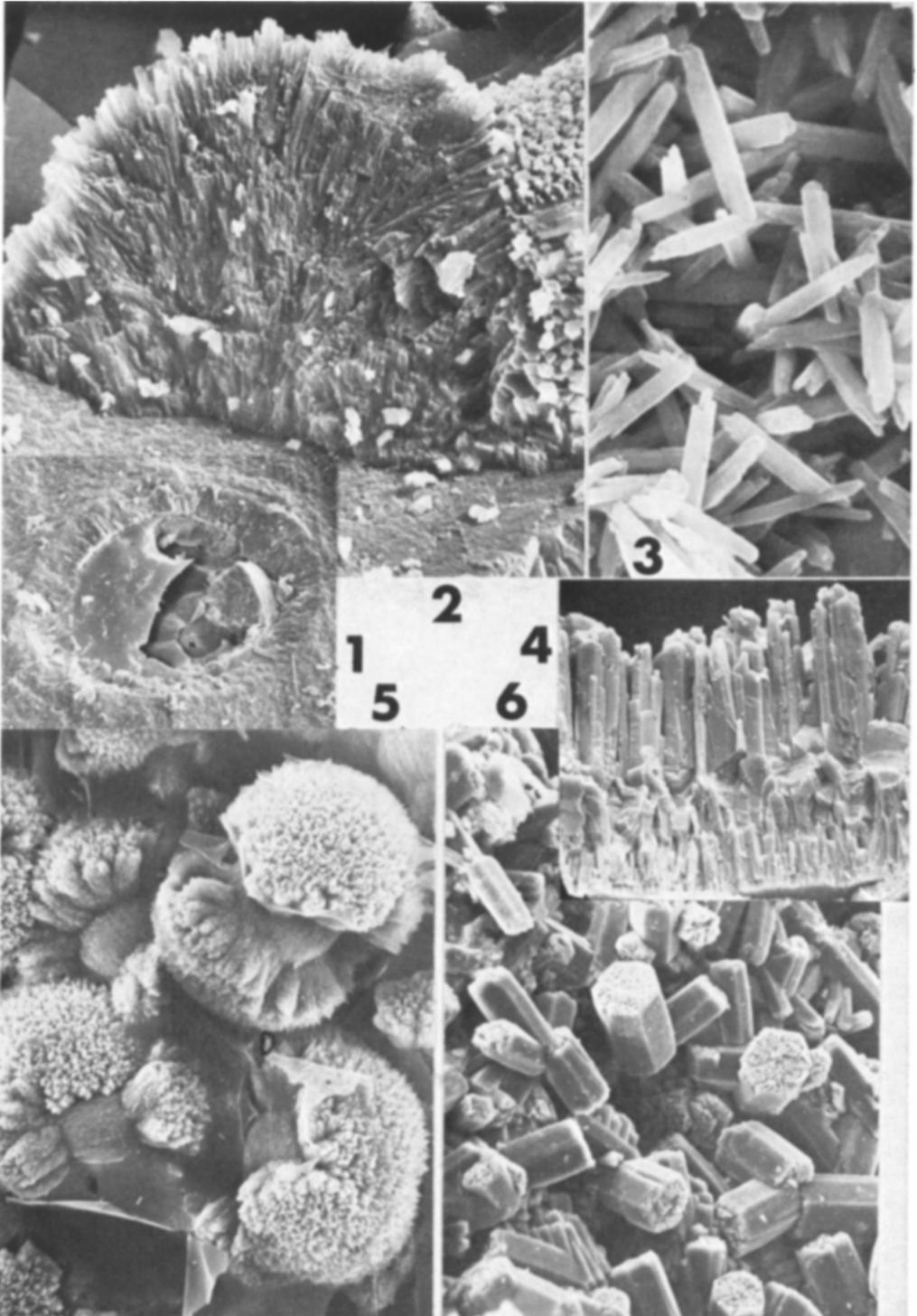
Fig. 4. Prismatic aragonite crystal growth found on the apertural side of a septum of *Charonia variegata* which grew up when a more frontal septum closed this cavity off. x 650.

Abb. 5. Kugelige bis spindelförmige Aragonitaggregate mit sphärolithischem Aufbau aus einzelnen Kristallnadeln bilden die zuerst entstandene Septenwand bei *Charonia variegata*. L. Nr. 35507, A. Nr. 1268/42 A. 330 x vergr.

Fig. 5. Spherical to spindle-shaped aggregates of aragonite with spherulitic fabric of single needle-like crystals form the earliest layers of a septum of *Charonia variegata*. x 330.

Abb. 6. Idiomorphe Aragonitkristalle, die ohne Regelung an der Innenwand eines durch ein Septum abgeschlossenen apikalen Hohlraumes bei *Charonia variegata* wuchsen. L. Nr. 34887, A. Nr. 1248/34, 220 x vergr.

Fig. 6. Idiomorph crystals of aragonite which grew on the inner walls of a cavity closed by a septum in the apical region of *Charonia variegata*. x 220.



In der Überfamilie der Cerithiaceen können apikale Septen bei allen Vermetiden nachgewiesen werden. Hierdurch entstehen bei den meist irregulär entrollten und einem Substrat verhafteten Tieren große, vom lebenden Organismus abgeschlossene Resträume. Die Septen gleichen in ihrem Aufbau denen von *Contumax nodulosus* (BRUGUIÈRE), einem Vertreter der Familie Cerithiidae. Hier allerdings folgen die sehr feinen, dünnen Septen in engem Abstand aufeinander. Sie bestehen aus einem eng verfilzten Gewirr  $0,7\ \mu$  breiter und bis  $5\ \mu$  langer, nadeliger Aragonitkristalle, die durch aragonitische Lamellen miteinander verbunden sind (Abb. 3). Diese Septen gleichen in ihrem Aufbau der von BANDEL (1975 a) von *Xancus angulatus* SOLANDER beschriebenen Schalenschicht, die in sehr schneller Ausscheidung (innerhalb von Stunden) den noch ungeschützten apikalen Nähr-Eiersack der schlüpfenden Embryonen verschloß. In anderen Teilen eines Septums von *Contumax nodulosus* verwachsen die lockeren, unregelmäßigen Kristalle auch und bilden eine etwas festere Schicht.

Die großwüchsige Tonnacee *Charonia variegata* LAMARCK sowie die nahe verwandten Arten *Charonia tritonis* (LINNÉ) und *Charonia lampas* (LINNÉ) verschließen im adulten Zustand die ersten 5 bis 7 Windungen mit maximal 3 Septen, wobei die Septen voneinander 2 bis 2,5 Windungen entfernt sind. Demnach gibt es hier hinter dem zuletzt geformten Septum einen beachtlich großen, mit Flüssigkeit gefüllten apikalen, vom Weichkörper völlig abgeschlossenen Hohlraum. Die Septen bestehen aus verschiedenartig aufgebauten Schichten. Der eigentlichen, festen, dicken, in Kreuzlamellenstruktur aufgebauten mittleren Septalwand liegen 3—6 feine lockere Schichten auf, die reich an organischen Bestandteilen sind. Bei einer etwa  $200\ \mu$  dicken Septalwand bestehen etwa  $20\ \mu$  aus Bildungen, die im Schleim ohne Einfluß des Mantelepithels als erste Ausscheidungen entstanden. Die darauf folgende Kreuzlamellenschicht mißt  $100\ \mu$  in ihrer Dicke und wuchs im folgenden im direkten Kontakt zum Mantelepithel auf. Ein  $10\ \mu$  dicker Kristallrasen setzte sich im Innenraum auf das neugebildete Septum nach Abschluß des Hohlraumes auf, und ein  $70\ \mu$  dicker Kristallrasen wuchs schließlich von innen her auf, als ein weiteres Septum den Raum vor diesem Septum abschloß. Die erste Schicht also, die in diesem Septum entstand, besteht aus kugeligen, sphärolithisch aufgebauten Aragonitaggregaten, die anfangs locker, später randlich miteinander verschmelzend in organische Häutchen eingebettet sind (Abb. 5). Diese Kugeln besitzen einen Durchmesser von  $200\ \mu$  bis  $20\ \mu$ . Sie wachsen oft in mehreren Schüben, so daß sie im Bruch konzentrische Anwachsstreifung aufweisen. Nach innen (in Richtung auf die Apertur) verschmelzen sie bei weiterem Verwuchs miteinander, und die feinen, faserigen Einzelkristalle richten sich aus, so daß sie parallel zueinander nach innen weisen. Die hieraus resultierende Prismenschicht geht in eine Kreuzlamellenschicht über und stellt damit den Übergang von anorganischem Kristallwuchs zum vom Organismus geordnet angelegten Biokristallitwuchs. Während das Septum nach innen hin verdickt wird, bildet sich aus den noch an Kalziumkarbonat reichen Restbeständen der im apikalen Hohlraum abgeschlossenen Flüssigkeit ein aragonitischer Aufwuchs, der sich allseitig der Wand anlegt und aus den verschiedensten Kristallformen ausgebildet sein kann. Die Dicke dieses Rasens und auch der Durchmesser der zuletzt aufgewachsenen Kristalle ist direkt vom Volumen des Hohlraums bzw. der Menge der abgeschnürten Restlösung abhängig. Je größer der Raum, um so großwüchsiger die Kristalle und Kristallaggregate. Nach Abschluß des Septum-Baues und nach einem erneuten Rückzug des Eingeweidetasches kann dann auch auf der der Apertur zugewandten Seite ein solcher Kristallrasen aufwachsen. Dieser ist entsprechend dem größeren Hohlraum dicker als der, welcher auf der apikalen Seite dieses Septums aufgewachsen ist. Hierbei werden aus feinen, etwa  $0,5\ \mu$  im Durchmesser aufweisenden, gleichförmig nadeligen Aragonitkristallen schnell bis zu  $6\ \mu$  breite und unregelmäßig dicke Kristalle (Abb. 4). Es bilden sich aber auch oberflächliche Schichten unregelmäßig

gelagerter idiomorpher Aragonitkristalle von 6eckigem Querschnitt und kurzsäuliger Gestalt (Abb. 6). Diese werden bis zu 50  $\mu$  lang und bis zu 40  $\mu$  breit. Ähnliche Kristalle können auch zu Rosetten zusammentreten, die dann bis zu 0,2 mm Durchmesser aufweisen (Abb. 7). Septen wurden noch bei einer ganzen Anzahl weiterer mariner Prosobranchier beobachtet. Sie zeigen im allgemeinen die bei *Charonia* aufgezeigten Merkmale. Die Tonnacee *Distorsio anus* (LINNÉ) füllt den größten Teil des apikalen Lumens mit massiver Schale, bildet jedoch auch einzelne Septen aus. Besonders die auf der Innenseite des apikalen Hohlraumes aufgewachsenen Kristallköpfe zeigen dabei Formen, wie sie Kalzit besitzen könnte (Abb. 8). Diese innere Schicht ist jedoch außerordentlich dünn (etwa 6  $\mu$ ) und überlagert typische Aragonitkristalle und -kristallite nur als feine Kristall-Tapete. In anderer Hinsicht gleichen die Septen-Bildungen bei *Distorsio anus* (LINNÉ), *Cymatium lotorium* (LINNÉ), *Phalium strigatum* (GMELIN) denen von *Charonia* weitgehend, wenn auch die jeweiligen durch Septen abgeschlossenen Hohlräume viel kleiner sind als bei letzterer.

Innerhalb der Neogastropoden wurden besonders einige großwüchsige karibische Muriceen und Buccinaceen auf den Aufbau ihrer Septen und der Kristallaufwüchse innerhalb der apikalen Hohlräume hin untersucht. Septen von *Xancus angulatus* SOLANDER aus der Karibischen See und *Buccinum undatum* aus der Nordsee wurden gesondert beschrieben (BANDEL 1975 a). Sie gleichen aber weitgehend denen von *Murex brevisfrons* LAMARCK, *M. nuttingi* DALL, *M. recurvirostris rubidus* F. C. BAKER, *M. pomum* GMELIN, *M. beaulti* FISCHER & BERNARDI. Die Bildung eines neuen Septums wird wieder durch die Sekretion eines karbonathaltigen Schleims eingeleitet, in dem dann Aragonitkristalle und -aggregate in unterschiedlicher Gestalt auskristallisieren. Sie verbacken dann durch organisches Material miteinander und bilden so den ersten Abschluß des verlassenen Raumes. Diese Aragonitbildungen können aus nadeligen Kristallen von etwa 4  $\mu$  Breite und 16  $\mu$  Länge der Form, wie auf Abb. 3 abgebildet, bestehen oder aus einfachen, im Querschnitt sechseckigen, säuligen etwa 7  $\mu$  breiten und 13  $\mu$  langen Kristallen (ähnlich Abb. 6). Diese verwachsen miteinander, anfangs in geringer Zahl (Abb. 9), dann in größerer Zahl (Abb. 10). Es können auch größere Aggregate von kugeligem Gestalt und sphärolithischem Aufbau und bis 20  $\mu$  Durchmesser entstehen. Die aus Kristallen und Aggregaten aufgebaute Schicht ist locker und mißt maximal 50  $\mu$  Dicke. Dünne Septen können allein durch sie aufgebaut sein. Meist bildet sie jedoch nur den apikalen Anteil eines Septums, welches nach innen hin unvermittelt in eine Prismenschicht übergeht. Die einzelnen Kristallite der Prismenschicht messen nur etwa zwischen 0,6 und 0,3  $\mu$  in ihrer Breite und können sich, wenn die Schicht dicker als 10  $\mu$  wird, in Lamellen 3. Ordnung von Kreuzlamellen umwandeln. Septen mit innerer Prismenschicht dünner als 10  $\mu$  bilden noch keine Kreuzlamellen aus. Das in die Dicke wachsende Septum kann in allen Wachstumsstadien vom apikalen Ende des Eingeweidesackes verlassen werden. Dann wachsen zumeist auf der Spitze der Prismen und der ausstreichenden Lamellen 3. Ordnung der Kreuzlamellen grobe, große Kristallköpfe auf, die wohlgeformte Kristallflächen aufweisen (Abb. 11). Kristalle und Kristallaggregate zeigen keinen zusätzlichen Aufwuchs, sondern wachsen nach Abriegelung des Weichkörpers durch ein neues Septum von diesem Hohlraum in ihrer ursprünglichen Gestalt weiter.

Bei den Buccinaceen *Vasum muricatum* BORN und *Vasum capitellus* LINNÉ finden wir ähnliche Septen wie bei *Murex*. Besonders bei der großwüchsigen *Vasum muricatum* BORN kommt es dabei in den letzten vom adulten Tier abgeschiedenen Septen zu großwüchsigen (bis 300  $\mu$ ) sphärolithisch aufgebauten Kugeln und gerundet pyramidalen Gebilden als erste Septenabscheidung (Abb. 12). Bei *Vasum capitellus* LINNÉ treten zudem vereinzelt als letzte kristalline Bildungen des abgeschlossenen apikalen Hohlraumes Kristallgestalten auf, die ähnlich den in Abb. 8 dargestellten an Kalzit erinnern.

### Hohlstachel

Stacheln als Skulpturelemente mariner Prosobranchier sind durchaus nicht selten, doch handelt es sich in ihrer großen Mehrheit nicht um Hohlstacheln. Die meisten Stacheln bleiben offene Rinnen oder wachsen zu massiv gefüllten Gebilden heran. Nur bei den Arten *Guildfordia triumphans* (PHILIPPI), *Angaria delphinula* (LINNÉ), *Solarium stellarae* und *Biplex perea* PERRY ließen sich Hohlstacheln nachweisen. Die Stacheln all dieser Arten bestehen anfangs aus einer Hohlrinne, deren seitliche Ränder bei *Solarium* und *Biplex* ihrer ganzen Länge nach und bei *Guildfordia* und *Angaria* in ihren basalen Partien allmählich verwachsen. Bis auf *Biplex*, wo die Spitze des Stachels geschlossen ist, bleibt diese bei allen anderen offen. *Solarium* nun schließt den Stachel an der Basis durch eine normale, der Mündungsaußenlippe im Aufbau gleiche Schale ab, der allerdings das Periostrakum fehlt. Hier entsteht kein abgeschlossener Hohlraum, da der Stachel ja nach außen hin offen ist. Es kommt somit hier auch zu keinen kristallinen Hohlraumbildungen.

*Guildfordia triumphans* (PHILIPPI), eine Archäogastropode aus der Familie Turbiniidae, verschließt ihre Stacheln beim Vorrücken der Außenlippe durch eine Anzahl aufeinander folgender Septen (Abb. 13). Da die Abstände dieser Septen voneinander sehr unregelmäßig sind, entstehen so eine Reihe ungleich großer Hohlräume im basalen Teil des Stachels (Abb. 13). Vom vorrückenden Aperturrand erreichte alte Stacheln werden resorbiert, so daß immer die gleiche Anzahl von Stacheln (7—9) an einem Gehäuse vorhanden sind. Der anfangs rinnenförmige Stachel wird dann selten bis zu seiner Spitze, oft aber in basalen Teilen durch randliche Schalensekretion zu einem Hohlstachel

Abb. 7. Rosette bestehend aus großen Aragonitkristallen, die an der Innenwand eines durch ein Septum abgeschlossenen Hohlraumes bei *Charonia variegata* sproßte, L. Nr. 34891, A. Nr. 1248/38. 270 x vergr.

Fig. 7. Rosette of large crystals of aragonite which grew up on the inner wall of a cavity closed by a septum in *Charonia variegata*. x 270.

Abb. 8. Im bereits vom Weichkörper von *Distorsio anus* durch ein Septum getrennten Hohlraum aufgewachsene Kristalltapete, deren Kristallformen an die von Kalzit erinnern. L. Nr. 37267, A. Nr. 1323/11. 2250 x vergr.

Fig. 8. Crystal layer with shapes resembling that of crystals of calcite grown within the cavity already cut off from the soft parts of *Distorsio anus* by a septum. x 2250.

Abb. 9. Zwei miteinander verwachsene Aragonitkristalle der zuerst gebildeten Septenschicht von *Murex brevifrons*. L. Nr. 34804, A. Nr. 1323/11. 1800 x vergr.

Fig. 9. Two aragonitic crystals intergrown with each other found in the first layers secreted within a newly formed septum of *Murex brevifrons*. x 1800.

Abb. 10. Miteinander verwachsene Aragonitkristalle bilden tönchenförmige Aggregate im Septum von *Murex pomum*. L. Nr. 35530, A. Nr. 1269/24 A. 2200 x vergr.

Fig. 10. Crystals of aragonite intergrown with each other form barrel shaped aggregates within the septum of *Murex pomum*. x 2200.

Abb. 11. Auf einer Prismenschicht nach Abschluß dieses Septums durch ein neues apertural gelegenes Septum aufgewachsene Kristallköpfe bei *Murex brevifrons*. L. Nr. 35722, A. Nr. 1275/23, 2300 x vergr.

Fig. 11. Heads of crystals grown onto the prismatic layer of a septum of *Murex brevifrons* after it had been closed off from the soft-parts by a more apertural new septum. x 2300.

Abb. 12. Aus großen, kugeligen, sphärolithisch aufgebauten Kristallaggregaten zusammengesetztes letztes Septum einer adulten *Vasum muricatum*. L. Nr. 41195, A. Nr. 1452/33 A. 2000 x vergr.

Fig. 12. Last septum of an adult *Vasum muricatum* constructed of large spherical, spherulitic aggregates of aragonite. x 2000.

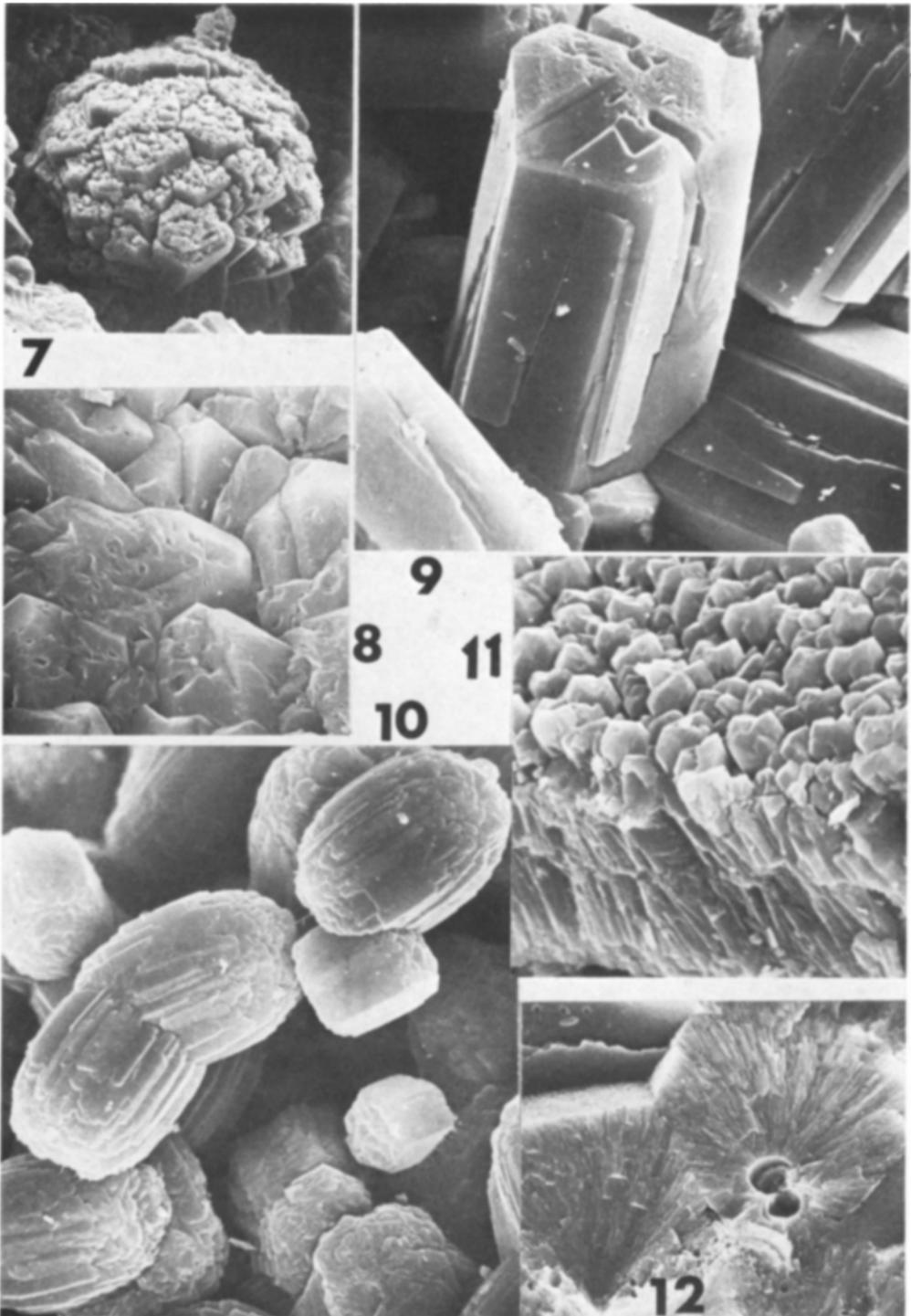




Abb. 13. Ein aufgeschnittener Hohlstachel im Gehäuse von *Guildfordia triumphans* zeigt Septen.

Fig. 13. Cut open hollow spine of the shell of *Guildfordia triumphans* showing septae.

ausgeformt. Beim Vorrücken des Mündungsrandes nun reicht die den Stachel durchziehende Mantelfalte immer weniger weit in die Stachelröhre hinein und beginnt diese dann mittels dünner Septen zu verschließen. Auch hier bestehen die Septen aus aragonitischen, zigarrenförmigen bis kugeligen sphärolithisch aufgebauten Aggregaten, die bis  $10\ \mu$  Durchmesser aufweisen und in organische Substanz eingefügt sind. *Angaria delphinula*-Stacheln sind nur nahe ihrer Basis als Hohlstacheln ausgebildet und im weiteren Verlauf offene Rinnen. Ihr Abschluß durch Septen erfolgt in gleicher Weise wie bei *Guildfordia*. Die einzelnen Septen bestehen hier jedoch aus einer ersten, basalen, organischen Lamelle, auf der spärolithisch angeordnete Kristalle aufwachsen, deren Durchmesser mit zunehmendem Abstand vom Ansatzpunkt stetig zunimmt. Bei der letzten, dickeren Abschlußwand zum Gehäuselumen hin richten sich diese Sphärolithe zu etwas unregelmäßig verlaufenden und ziemlich grobkristallinen Sphärolithsektoren aus (Abb. 14).



Abb. 15. *Biplex perea* mit Varixkämmen, die Hohlstacheln aufweisen.

Fig. 15. *Biplex perea* with Varices containing hollow spines.

Bei *Biplex perea* PERRY, einem Vertreter der Mesogastropoden-Familie Cymatiidae, findet man schwach zusammengedrückte Windungen mit je einer Reihe dünner, der Länge nach miteinander verwachsener Varizen an beiden Seiten (Abb. 15). Die Käme der letzten an der Apertur gelegenen Varix sind innen hohl. Beim Entstehen einer neuen Varix, die gegen Ende des in kurzer Zeit (wenige Tage) erfolgenden Vorbaus einer halben Gehäusewindung gebildet wird, verfüllen Schalenschichten fast den gesamten Hohlraum der vorherigen Varix-Kammer, und nur einige der langen stachelförmigen Auswüchse bleiben offen. Dieser Hohlraum ist nun von einer Aragonitkristalltapete aus-

gekleidet, die den bisher beschriebenen gleicht. Einzelne sphärolithische Gebilde weisen Durchmesser bis  $40\ \mu$  auf und bestehen aus Kristallen bis  $2\ \mu$  Breite (Abb. 16). Die Köpfe dieser Kristalle weisen meist 6eckige Gestalt auf und sind abgeflacht.

### Hohlrippen

Hohlrippen im eigentlichen Sinne als außen gelegene Gehäuserippen, die in ihrem Inneren hohl sind, konnten bei Prosobranchiern nicht angetroffen werden. *Xancus angulatus* SOLANDER bildet allerdings drei kräftige Columellarrippen aus, die hoch und gerundet sind und zwischen sich gerundete Rinnen aufweisen. Diese Rippen bilden sich im Inneren der Innenlippe und helfen dem Tier, beim Kriechen die Schale hoch über der Sohle zu halten, so daß sie nicht über das Sediment schleift und die Vorwärtsbewegung behindert. Die Columellarrippen hinter der letzten Windung gelegener, mehr apikaler Windungen besitzen diese Funktion nicht mehr. Hier benötigt der Eingeweidesack eher gerundete Gehäuseinnenwände. Daher sekretiert sein Mantelepithel Septen, die die zwischen den Rippen gelegenen Furchen abzufachen suchen. Hierbei entstehen lange breite Hohlräume von geringer Höhe. Abb. 17 stellt solche Columellarrippen mit dazwischen liegenden, aufgebrochenen Septen dar, wie sie ein ausgewachsenes Tier in seiner vorletzten Windung aufweist. Im Aufbau gleichen diese Septen vollkommen den beim gleichen Tier in der apikalen Region auftretenden (BANDEL 1975) oder den von anderen Neogastropoden hier beschriebenen apikalen Septen.

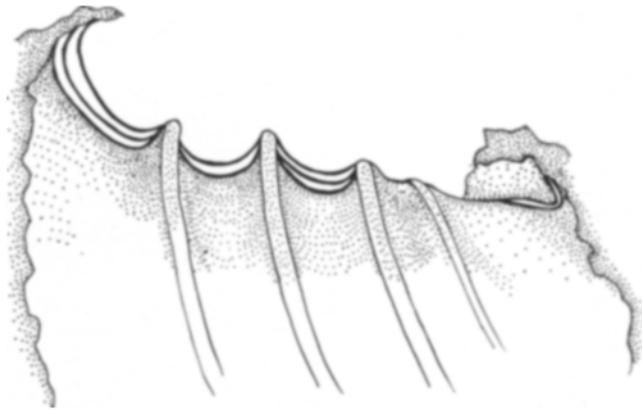


Abb. 17. Aufgeschlagenes Gehäuse von *Xancus angulatus*, welches eineinhalb Windungen hinter der Apertur die Täler zwischen den Innenrippen auskleidende Septen zeigt.

Fig. 17. Shell of *Xancus angulatus* broken open onandhalf whorls behind the aperture showing septae smoothing out the deep grooves between internal ridges.

### Hohlkiel

*Tugurium caribaenum* PETIT besitzt eine Apertur, deren Hauptöffnung gerundet oval ist und zur Peripherie hin eine schmale weitere Bucht aufweist (Abb. 18). Diese ist außerdem durch eine Einwölbung des Mündungsrandes etwas abgeschnürt. Der basale Rand der Außenlippe wölbt in weitem Bogen vor und bildet einen Teil der konischen Außenwand. Der umbilikale Teil der Außenlippe setzt auf der Außenlippe um  $1/4$  Windung zurückversetzt ein und steht senkrecht oder in spitzem Winkel auf ihr auf (Abb.

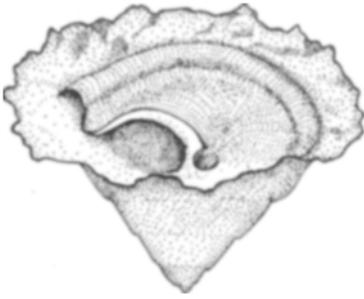


Abb. 18. *Tugurium caribaeum* Gehäuseansicht, auf der der zurückgesetzte Ansatz der dem Umbilikus nahen Hälfte der Außenlippe erkennbar ist, welcher im scharfen Winkel auf der peripheren Außenlippe aufsetzt.

Fig. 18. *Tugurium caribaeum* showing the aperture with its set back umbilical part of the outer lip inserted onto the peripheral part of the outer lip with a sharp angle.

18). Diesen scharfen Winkel gleicht im Gehäuseinneren eine zusätzliche Schalenlage aus, wobei ein schmaler Hohlkiel entstehen kann. Abbildung 19 zeigt den Querbruch durch die periphere Kante des Gehäuses mit dem Hohlkiel. Die aus mehreren Kreuzlamellenlagen zusammengesetzte Schicht entspricht dem anfangs vorgebauten Anteil der Außenlippe (in Abb. 19 rechts). Diesem fügt sich im fast rechten Winkel die Schicht an, die während des Vorbaues der dem Umbilikus nahegelegenen Außenlippe gebildet wurde (Abb. 19 oben). Diesen scharfen Winkel gleicht schließlich eine zusätzliche, aus einer

Abb. 14. Querbruch durch das den Hohlstachel von *Angaria delphinula* gegen das Gehäuselumen hin abschließende Septum mit zu groben Sphärolithsektoren ausgeordnetem Kristallaufwuchs. L. Nr. 40913, A. Nr. 1443/4 A. 1000 x vergr.

Fig. 14. Transverse fracture through the last septum of the hollow spine of *Angaria delphinula* showing the arrangement of the aragonite crystals into sectors of spherulites. x 1000.

Abb. 16. Aufsicht auf die Wandtapete aragonitischer Kristalle im abgeschlossenen Hohlstachel von *Biplex perea*. L. Nr. 38536, A. Nr. 1363/16. 2100 x vergr.

Fig. 16. View onto the crystal layers coating the inner walls of the hollow spine of *Biplex perea* consisting of aragonite crystals with hexagonal outline. x 2100.

Abb. 19. Hohlkiel von *Tugurium caribaeum* mit aragonitischen Kristallaufwüchsen in seinem Innenraum. L. Nr. 38894, A. Nr. 1376/7. 50 x vergr.

Fig. 19. Hollow tube in the peripheral edge of *Tugurium caribaeum* with aragonitic aggregates in its interior. x 50.

Abb. 20. Die Schalenreparatur des Mündungsrandes von *Murex pomum* erfolgte zuerst durch in organisches Material gehüllte Aragonitaggregate und erst darauf folgend durch Kreuzlamellen. L. Nr. 36770, A. Nr. 1307/18 A. 53 x vergr.

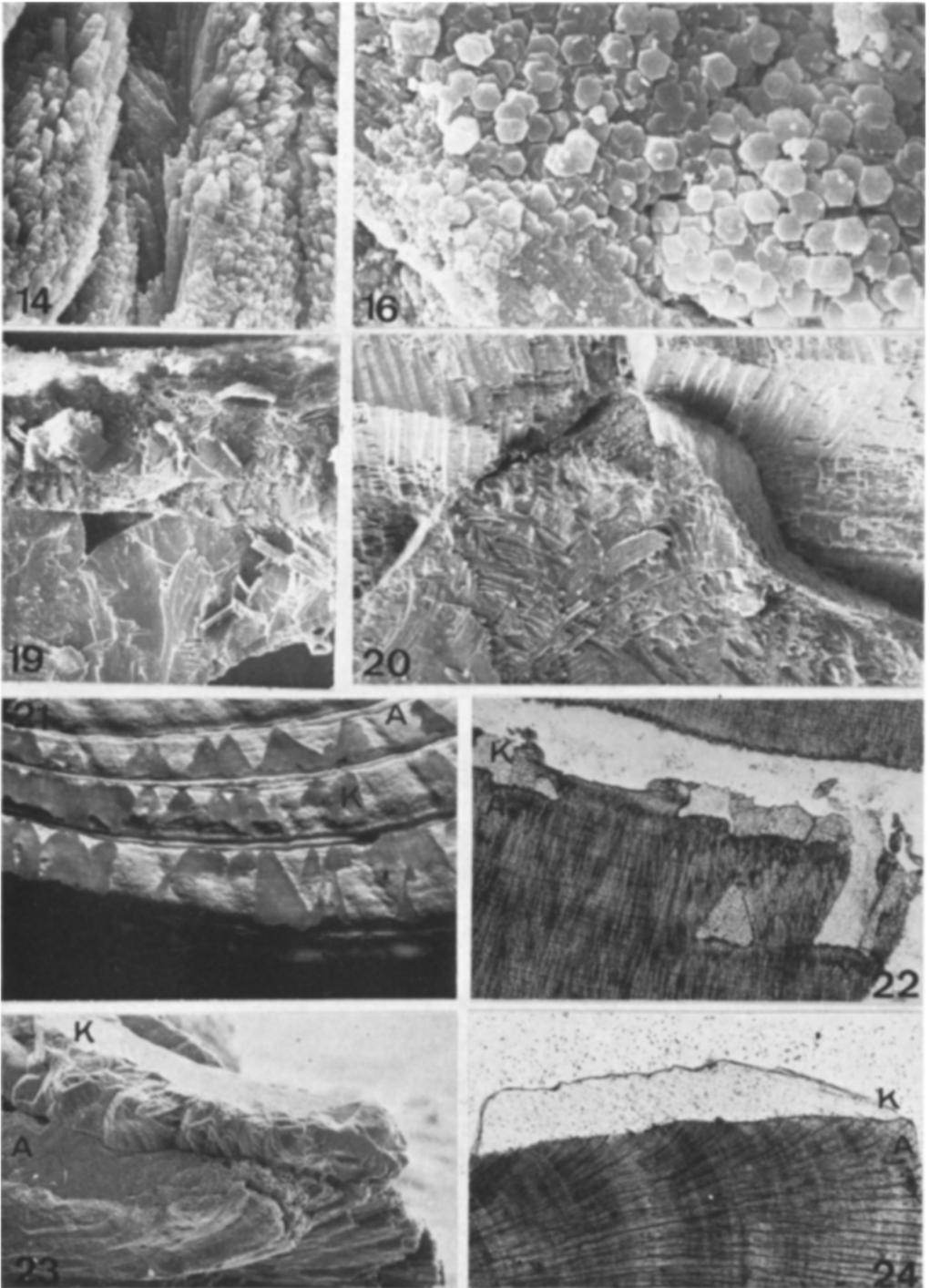
Fig. 20. Repair of the shell of *Murex pomum* near the apertural edge started out with the formation of aggregates of aragonite and organic membranes and was followed by crossed lamellar layers. x 53.

Abb. 21—22. Teile der aragonitischen Schalenklappe von *Protothaca schenki* sind oberflächlich in Kalzit umgewandelt. Die dabei entstandenen Dreiecksformen weisen mit der Spitze zum Wirbel der Muschel. Die Anwachsstreifen sind nur als Abpausung des Periostrakums vorhanden. Abb. 21: Auflichtaufnahme, x 5, Abb. 22: Dünnschliff parallel zur Oberfläche, x 5.

Figs. 21—22. Parts of the aragonitic valves of *Protothaca schenki* have been changed at their surface to calcite. The triangles which thus result point with their tips to the umbo. Growth lines occur only as a trace of the periostracum. Fig. 21: Reflected light. Fig. 22: Thin section parallel to the surface.

Abb. 23—24. Der Bruch bzw. Schliff senkrecht zur Oberfläche zeigt die oberflächliche Bildung des Kalzits. Das Unterlager besteht aus zur Oberfläche umbiegende Sphärolith-Sektoren (Aragonit). Abb. 23: REM-Aufnahme N 42854/T 512/1 x 14,5, Abb. 24: Dünnschliff, x 50.

Figs. 23—24. The fracture and section at right angles to the surface shows the surficial formation of calcite. The lower layer is composed of spherulite sectors (aragonite) bending up to the surface. Fig. 23: SEM exposure, Fig. 24: Thin section.



Kreuzlamellenschicht bestehende Wand aus, die sich aber nicht voll den vorgegebenen Wänden anlegt und dabei den Hohlkiel bildet. In diesem, vom Weichkörper nun abgeschnittenen Hohlraum kristallisieren aus Restlösungen Aragonitaggregate mit sphärolithischem Aufbau.

### Hohlräume in sonst massiver Schale

Das Gehäuse eines lebenden *Murex pomum* GMELIN wurde unweit des Mündungsrandes verletzt (Abb. 20). Der Anbruch der inneren Kreuzlamellenschicht erfolgte nach Abschluß des Baues einer Varix und wurde von einer den zwei oberen, aufeinander senkrecht stehenden Kreuzlamellenschichten unterschiedenen dritten Kreuzlamellenschicht ausgefüllt. Zwar bildete sich ein dünnes Septum, welches von der Art ist, wie es bei *Murex* zum Abschluß apikaler Gehäusepartien anzutreffen ist. Dabei bildeten sich zuerst miteinander locker verwachsene Aragonitaggregate in unregelmäßiger Ausrichtung, die auch der Schalenwand im tiefsten unregelmäßigen Teil der Gehäuseverletzung anliegen. Durch sie und sie miteinander verbindende organische Lamellen und Fibern erhält die Bruchoberfläche eine gerundete Form. Darüber verwachsen die Aragonitaggregate, und es bildet sich darüber eine Prismenschicht aus, die sich dann schnell zu einer Kreuzlamellenschicht anordnet.

Während des Schalenvorbau eingebaute Fremdpartikel beobachtete GELDMACHER (Dissertation in Vorbereitung) bei *Patella crenata*, einer napfförmigen Archaeogastropode aus der Familie Patellidae. Diese Fremdpartikel werden nicht völlig von Schale umhüllt, sondern nur durch aufeinanderliegende Schalenschichten festgesetzt, wobei linsenförmige Hohlräume entstehen. Auch hier sind dann die Innenwände dieser Hohlräume von Kristallrasen überzogen.

Das Gemeinsame aller hier bei rezenten Prosobranchiern dargestellte ist die Kristallbildung nach Rückzug des Mantelepithels. Dieses anorganische Kristallwachstum kann unter bestimmten, nicht näher bekannten Bedingungen zu Formen führen, die mit den Conellen QUENSTEDTS vergleichbar sind.

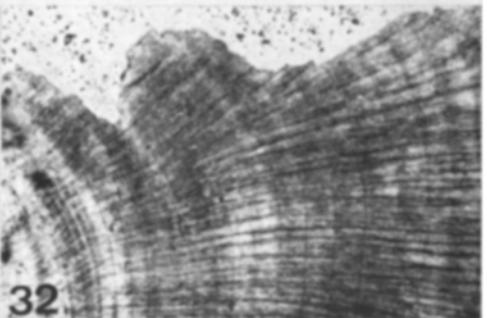
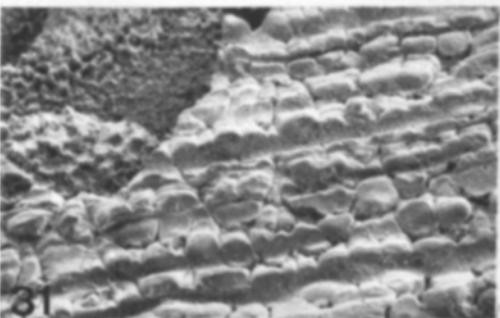
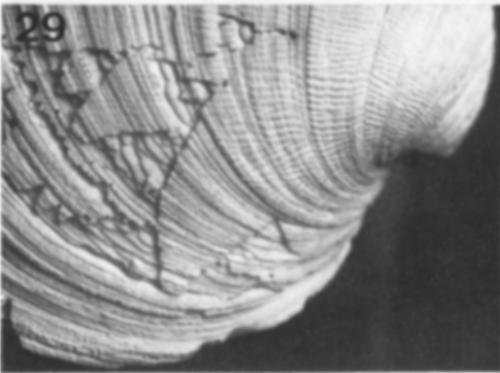
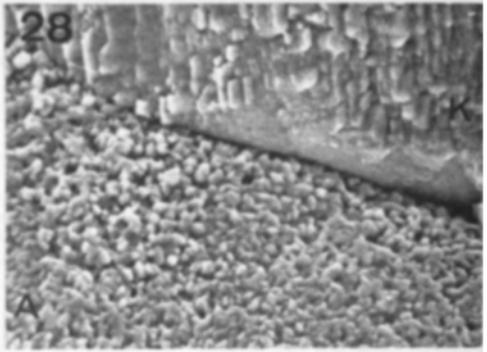
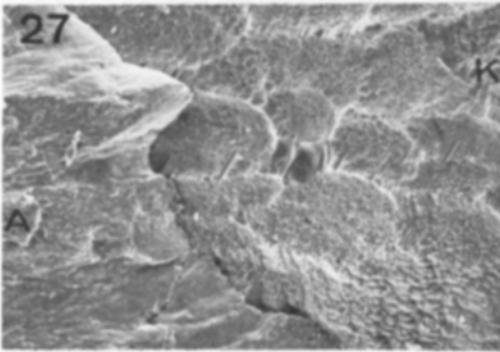
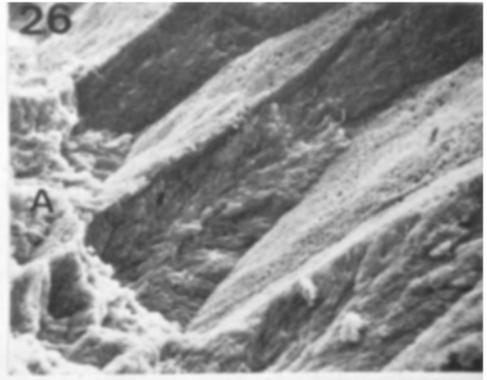
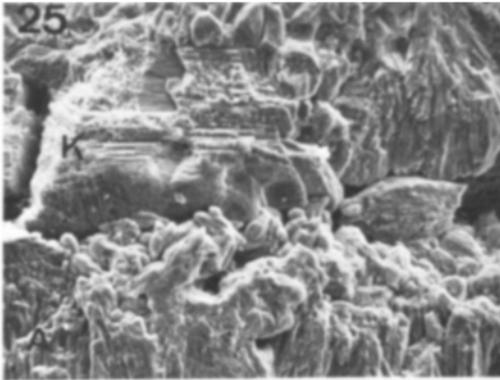
### 3. Anorganisches Kristallwachstum bei Muscheln

Ganz andere anorganische Bildungen treten bei Pelecypoden-Gehäusen auf, Bildungen, an deren Zustandekommen der Organismus keinen Anteil hatte, die aber zu Lebzeiten des Tieres entstanden sind. Es handelt sich dabei um oberflächliche Umwandlungen der aragonitischen Mikro-Struktur der Muschelschale in eine intern-strukturlose, oft Dreiecke bildende Schicht (Abb. 21, 22). Diese Dreiecke (SEILACHER 1972) oder Teile von ihnen weisen mit einer Spitze zum Wirbel, bzw. eine Kante ist identisch mit einer Anwachsline, die exakt abgeformt wurde und nur als Oberflächenstruktur erhalten ist. Diese Gebilde sind im Gegensatz zu ihrer weißlich-kreidigen Umgebung durchscheinend und häufen sich im Bereich der jüngsten Anwachsstreifen im vorderen und hinteren Teil der Klappe. Ihre Höhe in der Aufsicht liegt zwischen 0,1 und 2 mm (Abb. 23, 24); stellenweise können sie zu größeren Flächen zusammenwachsen, so daß ganze Anwachszone leicht durchscheinend werden. Oberflächen-parallele Dünnschliffe (Abb. 22) zeigen, daß es sich im wesentlichen um große Kristalle einheitlicher Auslöschung handelt. Diese werden stellenweise von einem dünnen Mikritsaum umgeben und liegen in der Oberfläche der Schale (Abb. 25). REM-Aufnahmen zeigen diesen Befund noch deutlicher. Als Untersuchungsobjekt diente die Art *Protothaca schenki* NOMURA, deren äußerste Schalenschicht aus Sphärolith-Sektoren (Abb. 26) besteht. Diese Sektoren stoßen mit ihren Köpfen gegen die Außenfläche des Dreieckes und geben dadurch dieser Fläche ein »gehämmer-

tes« Aussehen (Abb. 27). Zwischen den original aragonitischen Sphärolith-Sektoren und einem Dreieck können kleinere Kristalle in Reiskornform liegen (Mikritsaum im Dünnschliff), oder aber die Oberfläche der Sphärolith-Sektoren erscheint krümelig angelöst (Abb. 25, 28). Um Klarheit über die mineralogische Zusammensetzung der Schale zu erhalten, wurden röntgenographische Methoden (Debye-Scherrer und Diffraktometer-Aufnahmen) angewandt. Danach ergab sich — wie auch zu erwarten war —, daß eine *Protothaca*-Schale mit Periostrakum nur Aragonit aufweist. Schalen ohne oder nur mit Resten vom Periostrakum enthalten neben Aragonit auch geringe Mengen Kalzit in etwas größerem Korn als Aragonit. Weiterhin wurden einige der durchscheinenden Dreiecke aus der Schalenoberfläche herauspräpariert und so weit wie möglich von den aragonitischen Sphärolith-Sektoren befreit. Hier konnte neben Aragonit-Resten nur Kalzit als Hauptmineral festgestellt werden.

Überprüft wurden die oben beschriebenen Befunde an *Petricola carditoides* von der kalifornischen Westküste. An dieser Art wurden nicht nur kalzitische Bildungen, sondern auch »dreieckige« Negativ-Formen beobachtet (SEILACHER 1972, Fig. 11). Schon unter dem Binokular ist erkennbar, daß diese Vertiefungen in die Oberfläche der Schale hineingätzt erscheinen und nur sehr annähernd dreieckig sind. Auch hier weisen die Spitzen zum Wirbel (Abb. 29). REM-Aufnahmen zeigen deutlich, wie hier die Oberfläche der austreichenden Sphärolith-Sektoren aufgelöst erscheint (Abb. 30, 31). Im Zuge des Schalenwachstums werden die einzelnen, mehr aragonitischen Anteile des Anwachsstreifens von mehr organischen Lagen getrennt; andere, etwas dünnere organische Häutchen hüllen wiederum jeden einzelnen Sphärolith-Sektor ein. Dieser aber wird aus Kristalliten, die ebenfalls von Anreicherungen organischen Schalenmaterials umgeben sind, gebildet. Diese organischen Lagen wie auch das Periostrakum schützen normalerweise die Schale vor dem Zerfall.

Wird aber das Periostracum im Verlaufe eines Muschellebens abgenützt, abgewetzt oder auch nur löchrig, so können z. B. Bakterien eindringen und die organischen Lagen zwischen den Kristallen oberflächlich zersetzen. Damit wird der Raum für winzige Mikromilieus geschaffen, in denen Lösungen auf den Bahnen der organischen Lagen eindringen können und eine Auflösung des Aragonites bewirken. Deutlich zeigen dies die REM-Aufnahmen (Abb. 31). Die organische Umhüllung ist bis zu 2 mm Tiefe abgebaut, und die Schalen-Oberfläche erscheint wie ein schlecht gesetztes Kopfsteinpflaster. Damit kann die Auflösung beginnen, wie sie sich in einzelnen Löchern, wo ein bis drei Sphärolith-Sektoren fehlen, dokumentiert. Dabei entsteht die etwas vorgetäuschte Dreiecksform, die durch die Anordnung der Sphärolith-Sektoren bedingt ist. Gekrümmte Wachstumsfronten können von Wachstumsschub zu Wachstumsschub nur durch Einschalten neuer Sphärolith-Sektoren pro Schub lückenlos vorangehen. Dadurch entsteht naturgemäß eine dreieckige Anordnung der Sektoren mit der Spitze zum Wirbel bzw. dem zwangsläufigen Gegendreieck mit Spitze zum Schalenrand wie z. B. bei *Patricola carditoides*. Damit erhebt sich die Frage: Warum sind die Spitzen der Ätz»dreiecke« wie auch der kalzitischen Voldreiecke immer zum Wirbel gerichtet und nicht auch einmal zum Klappenrand? Eindeutig kann die Frage wohl nicht beantwortet werden, dazu müßte der Ätz-Vorgang direkt auf mikrostruktureller Basis und am natürlichen Biotop beobachtet werden. Beobachtungen und Überlegungen aber ergeben folgendes Bild: Der Lösungsvorgang scheint auf den vom Wirbel divergierenden radialen organischen Bahnen bevorzugt zu beginnen. Da die die Sphärolith-Sektoren umgrenzenden organischen Lamellen dünner als die organischen Lagen der Hauptanwachsstreifen sind, werden sie wahrscheinlich auch schneller bakteriell abgebaut, so daß die Lösung bedeutend leichter vorankommt.



Proximale wie distale Grenzen sind die organischen Lagen der Anwachsstreifen. Hierbei bremsen Hauptlagen (Hauptanwachsstreifen 1. Ordnung) den Lösungsvorgang naturgemäß stärker als untergeordnete, so daß durch diese Lagen auch die Größe der »Dreiecke« mitbestimmt wird. Spitze wie Basis der »Dreiecke« sind oft schlecht ausgebildet. Besonders die Basis zeigt Relikte von Sphärolith-Sektoren, die Spitze ist meist gerundet, bedingt durch die rundlichen Querschnitte der Sphärolith-Sektoren. Ein weiterer Faktor, der bei der Ätzung eine Rolle spielt, ist die geometrische Lage der Sphärolith-Sektoren bezüglich ihres Austretens an die heute leicht korrodierte Gehäuse-Oberfläche. Steht ein Sektor senkrecht zur Klappen-Oberfläche, so ist sein Querschnitt rundlich, liegt er dagegen mehr parallel, so ist der Querschnitt oval-länglich. Entsprechend lang sind dann die organischen Begrenzungslinien, und damit können mehr oder weniger gerade Seitenflächen der »Dreiecke« auftreten. Die Tiefenwirkung des Ätzprozesses hängt wesentlich von der Dicke und Wegsamkeit der organischen »Anwachsstreifen« bzw. der Länge der Sphärolith-Sektoren ab; beide morphologische Elemente stehen an der Oberfläche senkrecht aufeinander, so daß Schicht für Schicht abgelöst bzw. umgewandelt werden kann (Abb. 32). Selbstverständlich spielen auch die Aggressivität der Lösungen und weitere, hier nicht zu erörternde Faktoren eine Rolle, die aber nur im Freiland-Versuch geklärt werden können.

Ätzdreiecke können natürlich nur entstehen, wenn die Stoffe abtransportiert werden. Die kalzitischen Dreiecke dagegen sind durch Lösung des Schalen-Aragonits und gleichzeitige Wiederausfüllung im Bereich der Lösungsfuge als Kalzit entstanden. REM-Bilder zeigen, wie die einzelnen Sphärolith-Sektoren z. B. vom Kopf her oder auch seitlich angelöst werden. Übrig bleiben in diesem geschlossenen System nur die die Sektoren umhüllenden organischen Lagen (Abb. 33), die in schlechter Erhaltung in den Kalzit mit eingebaut werden können. Der das Kalzit-Dreieck manchmal umgebende feinkristalline Saum deutet einerseits an, daß Lösung und Wiederausfüllung nicht ununterbrochen

Abb. 25—28. REM-Aufnahme (Abb. 25) des »Mikritsaumes«, der den Kalzit stellenweise umgibt. Die untere Bildhälfte (Abb. 25) zeigt die ausstreichenden Sphärolith-Sektoren (Abb. 26), deren Köpfe zerstückelt (Abb. 25) oder angelöst sind (Abb. 28). Die Oberfläche der Kalzitdreiecke erscheint »gehämmert«, in der Dimension der Sphärolith-Durchmesser (Abb. 27). — Abb. 25: N 44564/T 652/1 x 535. Abb. 26: N 42851/T 512/1 x 1265. Abb. 27: N 42875/T 512/1 x 385. Abb. 28: N 42855/T 512/1 x 1700.

Figs. 25—28. SEM micrograph (Fig. 25) of the micritic envelope which surrounds the calcite in places. The lower half (Fig. 25) shows the spherulite sectors (Fig. 26), the heads of which are fragmented (Fig. 25) or dissolved (Fig. 28). The surface of the calcitic triangles appears pitted, the pits having the diameter of a spherulite (Fig. 27).

Abb. 29—32. Lösungsdreiecke auf der Oberfläche einer Klappe von *Petricola carditoides* entstanden durch schichtweise Ablösung der Sphärolith-Sektoren auf den Bahnen des organischen Anteils der Anwachsstreifen. Abb. 29 und 30 ermöglichen den Vergleich zwischen lichtmikroskopischer und REM-Aufnahme: Bestimmte Lichtverhältnisse täuschen gerade Begrenzungslinien der »Dreiecksformen« vor. Die Begrenzungslinien aber werden durch die Anordnung der Sphärolith-Sektoren gegeben (Abb. 31). Die Tatsache, daß die Anwachsstreifen senkrecht zu den sphärolithischen Begrenzungen verlaufen, ermöglicht eine stück- bzw. schichtweise Ablösung der Sphärolith-Sektoren-Köpfe (Abb. 32). — Abb. 29: Lichtmikroskopische Oberflächenaufnahme x 6. Abb. 30: REM-Aufnahme N 43098/T 213/2 x 14. Abb. 31: REM-Aufnahme N 43097/T 213/1 x 65. Abb. 32: Lichtmikroskopische Aufnahme senkrecht zur Oberfläche (leicht angeätzt). x 55.

Figs. 29—32. Dissolution triangles on the valve surface of *Petricola carditoides* resulting from the peeling off of spherulite sectors along layers of organic material in the growth lines. Figs. 29 and 30 render possible a comparison of light microscope and SEM micrograph: Certain light conditions simulate straight borders of the triangles. These borders are however determined by the arrangement of the spherulite sectors (Fig. 31). The fact that growth lines run parallel to the spherulitic borders enables a piece by piece or layerwise dissolution of the heads of the spherulite sectors (Fig. 32).

stattfinden. Bei nur geringer Lösung der Biokristallite bilden sich mehrere neue Keime, die zu kleinen Kristallen auswachsen. Andererseits aber findet Lösung statt, die zur Verkleinerung der Sphärolith-Kristallite führt. Diese Körner sind wahrscheinlich aber noch aragonitisch. Ein direkter Nachweis von Aragonit scheidet hier allerdings an präparativen Schwierigkeiten.

Die Form der Kalzit-»Dreiecke« wird sowohl durch die Anordnung der Sphärolith-Sektoren als auch durch die Kristallographie des Kalzits bestimmt.

Nicht immer müssen die anorganisch gebildeten Anteile einer *Protothaca*-Muschelklappe dreieckig bis streifig sein. Röntgen-Aufnahmen (Debye-Scherrer) zeigten bei verschiedenen Arten mit rein aragonitischen Schalen einen geringen aber grobkörnigen Anteil von Kalzit. Binokular-Beobachtungen ergaben nur negative Ergebnisse. REM-Untersuchungen zeigten dann allerdings, daß die äußerste Oberfläche bzw. erhabene Stellen der Schalen-Oberfläche wie z. B. Rippen einen nicht mehr strukturierten Kalzit-Überzug aufweisen. Winzige Areale, die auch etwas in die Tiefe gehen können, sind ebenfalls kalzitisch umgewandelt und zeigen keine Originalstruktur mehr (Abb. 34). Auch können die Oberflächen von Rippen, wenn kein schützendes Periostrakum mehr vorhanden ist, eine Kornverkleinerung erleiden.

Ähnliche Kornverkleinerungen treten auch bei anderen Muscheln wie z. B. bei *Pharaonella perrieri* (BERTIN) auf. Diese Art hat einen dreischichtigen mineralischen Aufbau: eine innere und äußere Prismen-Schicht, zwischen denen Kreuzlamellen-Struktur auftritt. Die gesamte Schalendicke ist kleiner als 1 mm, wovon die Kreuzlamellenschicht etwa 90 % ausmacht. Über der äußeren Prismenschicht liegt das Periostrakum als schützende organische Schicht. Aber schon unter dem Binokular wird deutlich, wie stark das Periostrakum bei einem adulten Tier verletzt und durchlöchert ist. Durch diese Löcher können Lösungen wie aber auch Mikroorganismen zwischen Periostrakum und äußere Prismenschicht gelangen und diese anlösen oder verändern. Hierbei erfolgt eine Kornverkleinerung der Prismen (Abb. 35, 36). Auch hier wieder bilden die organischen Hüllen der Prismen die begrenzenden Leitbahnen für die Lösungen (Abb. 37, 38). Die

Abb. 33. Lösungsfront im »geschlossenen System« bei *Protothaca schenki* mit Resten von organischen Lagen, die die Sphärolith-Sektoren umgeben; durch Aufbruch sichtbar gemacht. N 42872/T 512/2 x 320.

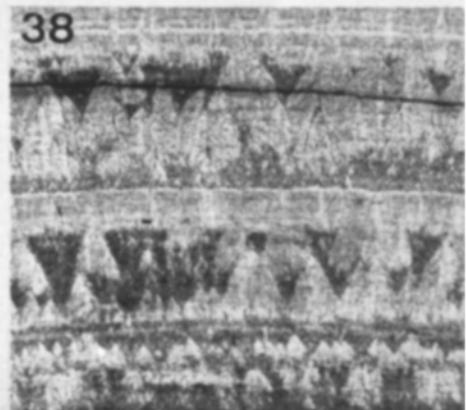
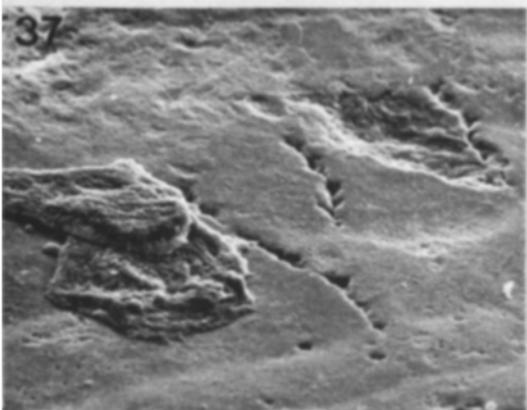
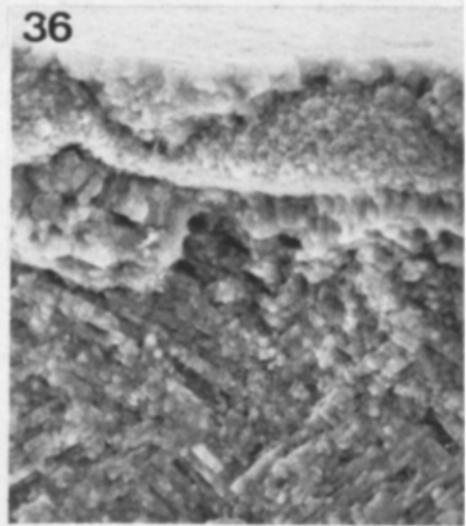
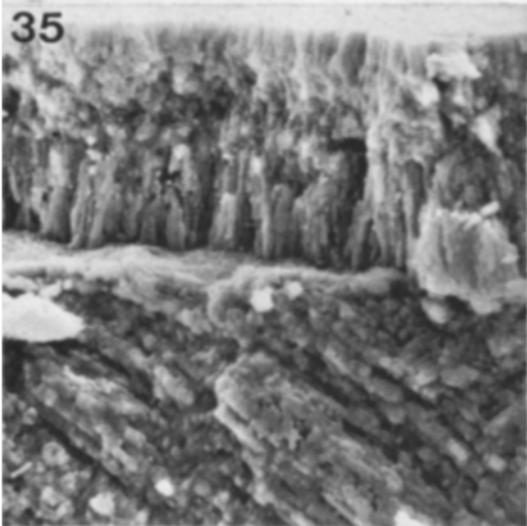
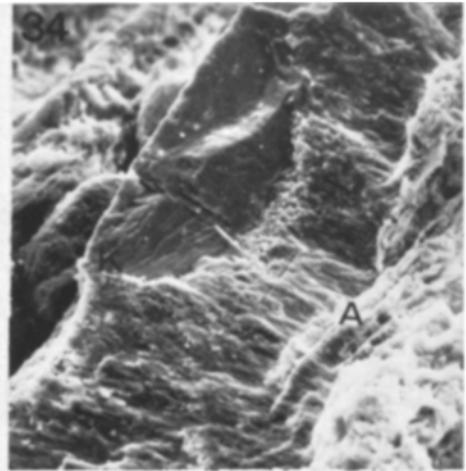
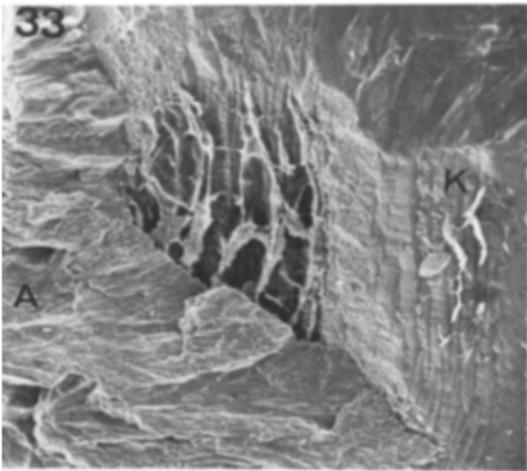
Fig. 33. Dissolution border in a "closed system" in *Protothaca schenki* with remains of organic layers which surround the spherulite sectors; revealed by breaking open the valve.

Abb. 34. Punktweise Umwandlung der biologisch strukturierten aragonitischen Schale von *Protothaca schenki* in morphologisch unstrukturierten Kalzit. N 16744/T 1906/5 x 150.

Fig. 34. Point by point alteration of the biologically textured aragonitic valve of *Protothaca schenki* to morphologically textureless calcite.

Abb. 35—38. Die äußerste, aragonitische Prismenschicht von *Pharaonella perrieri* (Abb. 35) wird normalerweise durch ein unverletztes Periostrakum geschützt, so daß eine chemische oder biologische Mikritisierung dieser Schicht, wie Abb. 36 zeigt, nicht stattfindet. Auch hier sind die die Prismen begrenzenden organischen Lagen ausschlaggebend für die dreieckige Form (Abb. 37 und 38), deren Spitzen zum Wirbel weisen. Abb. 37 zeigt eine mit 12%iger NaOCl-Lösung geätzte Oberfläche mit Resten des Periostrakums und den Spalten, wo das organische Material aufgelöst worden ist. Diese Lagen erscheinen im Durchlicht (Abb. 38) schwarz. — Abb. 35: N 42934/T 2698/1 x 4000. Abb. 36: N 42939/T 2698/1 x 4000. Abb. 37: N 43038/T 506/1 x 950. Abb. 38: Durchlicht-Aufnahme x 50.

Figs. 35—38. The outermost, argonitic, prismatic layer in *Pharaonella perrieri* (Fig. 35) is usually protected by an undamaged periostracum, so that chemical or biological micritisation of this layer (as shown in Fig. 36) does not take place. Here too the organic layers bordering the prisms are of decisive importance for the triangular shape (Figs. 37 and 38), the tips of the triangles pointing to the umbo. Fig. 37 shows a surface etched with 12% NaOCl solution.



Veränderung scheint vorzugsweise von der Spitze eines Dreieckes aus fortzuschreiten, da die Mikritisierung in Richtung auf die Basis der Dreiecke abnimmt. Diese werden durch das organische Material der Anwachsstreifen begrenzt, wobei Grenzen der Hauptanwachsstreifen deutlicher hervortreten als untergeordnete Streifen, die z. B. mit bloßem Auge nicht zu sehen sind (Abb. 38). Je tiefer der Mikritisierungsprozeß in die oberste Schicht eindringt, um so dunkler erscheint sie im Durchlicht. Ähnlich verhält es sich bei den Kalzit-»Dreiecken« auf den Klappen von *Protothaca schenki*. Hier beruht die Durchsichtigkeit auf der Dicke des Mikrit-Saumes, der die Kalzit-»Dreiecke« umgeben kann.

Wie kommt es nun zur Erhaltung der verschiedenen Dreiecksformen? SEILACHER (1972, S. 336) beschreibt die Kalzit-»Dreiecke« als »inlay of more translucent triangles within the chalky aragonite shell«, die in See-Wasser löslicher sind und in den meisten Fällen herausgeätzt erscheinen. Da es sich bei den »translucent triangles« um die Kalzit-Dreiecke handelt, ist es unwahrscheinlich, daß diese Dreiecke direkt gelöst werden, vielmehr wird, wenn überhaupt, der Aragonit darumherum gelöst, und die kalzitischen Teile könnten abfallen. So würden zumindest sekundäre »Ätzdreiecke« entstehen können. Ist dagegen das Periostrakum verletzt oder fehlt es sogar ganz, so kann die aragonitische Schale schon primär in Form von Dreiecken gelöst werden, weil die Schalensubstanz vollständig abtransportiert wird. Ist das Periostrakum aber nur so geringfügig verletzt, daß nur an wenigen Stellen aggressive Wässer eindringen können, dann kann im Schutze des Periostrakums die Schale lokal umkristallisieren.

Für diese Annahme spricht eindeutig die Abformung des Periostrakums (der Anwachsstreifen) durch den neugebildeten Kalzit. Beobachtungen an dem zur Verfügung stehenden Material sprechen dafür: Kein Exemplar mit Ätzdreiecken hatte noch ein Periostrakum. Wohl aber gab es Exemplare, wo das Periostrakum noch vorhanden war — besonders am Klappenrand — und Umkristallisation beobachtet wurden. Andererseits konnten derartige anorganische Umwandlungen nirgends an Mollusken mit dickem, unverletzten Periostrakum festgestellt werden. Ferner spielt, wie beschrieben, die mikrostrukturelle Anordnung der Kristalle der obersten Schalenschicht eine entscheidende Rolle. Organismen mit einem Schalenaufbau aus Perlmutter z. B. werden niemals solche Dreiecksformen aufweisen können. Muscheln, die eine derartige Struktur in der äußersten Schalenschicht zeigen, werden, wenn die chemischen und biologischen Voraussetzungen für Lösung oder Umkristallisation gegeben sind, immer anorganische Veränderungen in Dreiecksform aufweisen. Daher sind solche Erscheinungen nicht an die untersuchten Arten gebunden und treten in Taxa unterschiedlicher systematischer Stellung auf.

Mitentscheidend für die morphologische Form der Umwandlungsprodukte ist das radiale und transversale Gehäusewachstum, durch das immer neue Sphärolith-Bündel zum Klappenrand hin eingeschaltet werden. Wie weit dieses Prinzip z. B. auch auf Pigmentverteilungen oder andere divarikate Musterbildungen (SEILACHER 1972) zutrifft, wurde nicht weiter untersucht. Denkbar wäre nur, daß auch Pigmentierung sich auf den Bahnen der organischen Hüllen der Sphärolith-Sektoren ausbreitet. Nur wären damit sicherlich nur einige Farbmuster der bei allen Mollusken auftretenden Pigmentierungen erklärt (siehe auch WADDINGTON & COWE 1969).

Pigmentierung wie Ultrastruktur wird meist bei der Umwandlung der aragonitischen Schale in Kalzit zerstört. Dadurch werden diese Teile aber erhaltungsfähiger als das übrige aragonitische Gehäuse, das bei späteren diagenetischen Veränderungen aufgelöst werden kann. Damit könnten die Kalzit-»Dreiecke« in ihrer Genese, nicht aber in ihrer Gestalt zu den Conellen QUENSTEDT's in Beziehung gesetzt werden.

#### 4. Vergleich mit Conellen fossiler Cephalopoden

QUENSTEDT (1851) nannte kleine, konische bis pyramidale Kalzite auf der Oberfläche von Ammoniten-Steinkernen Conellae. HÖLDER & MOSEBACH (1950) und HÖLDER (1952, 1954, 1970, 1973) beschrieben diese Bildungen im Detail. Sie fanden Conellen gehäuft an Hohlkielen (HÖLDER & MOSEBACH 1950, HÖLDER 1952) Hohlstacheln, (HÖLDER 1954) Hohlrippen (HÖLDER 1952) und in Verbindung zu Schalenverletzungen (HÖLDER 1973). Außerdem treten sie auch vereinzelt locker auf der Steinkernoberfläche verteilt auf (HÖLDER 1973). Conellen sind nach der erweiterten Definition von HÖLDER (1973) auf Cephalopodensteinkernen und Schalen aufsitzende Gebilde verschiedenartiger Zusammensetzung von etwa pyramidalen bis meilerförmiger Gestalt mit glatten, stufigen oder gestreiften Seiten. Die heute meist aus Kalzit, seltener aus kieseliger Substanz (HÖLDER 1973) zusammengesetzten Conellen sollen ursprünglich aragonitischer Natur gewesen sein und erst im Laufe der Diagenese in Kalzit umgewandelt worden sein. Als Ausgangsprodukte zur Entstehung von Conellen gelten hierbei die von ERBEN & REID (1971) und ERBEN (1972) vorgestellten Gebilde, die einerseits im Hohlkiel und Hohlstachel von in ursprünglicher Schalenerhaltung vorliegenden Ammoniten aufgefunden wurden, andererseits als Lösungsreste der inneren Prismenschicht fossiler aragonitisch erhaltener Ammoniten und rezenter Gehäuse von *Nautilus* gedeutet werden. HÖLDER (1954) vermutete bereits, daß in Hohlelementen anderer Mollusken wie bei Austern und der Muschel *Cardium costatum* LINNÉ ähnliche Bildungen wie bei Ammoniten zu beobachten seien.

Die hier bei marinen Prosobranchiern beobachteten Gebilde lassen sich sehr gut mit den von ERBEN (1972) an aragonitisch erhaltenen Ammoniten beschriebenen Conellen-ähnlichen Strukturen vergleichen. Sie können in Beziehung gesetzt werden zu den an Hohlkiel, Hohlstacheln, Hohlrippen und Schalenverletzungen gebundenen, auf Steinkernen aufsitzenden, kalzitischen Conellen im QUENSTEDT'schen Sinne. Dagegen ließen sich meilerförmige Gebilde, die als Anlösung einer Prismenschicht wie bei Ammoniten (ERBEN & REID 1971) und *Nautilus* (ERBEN, FLAJS & SIEHL 1969) entstanden sind, bei Gastropoden nicht antreffen.

Bei *Eleganticerus elegantulum* (YOUNG & BIRD) besteht der Hohlkiel in den inneren Lagen der Kielwand sowie am Kielboden aus teils vertikal angeordneten, teils in Sphärolith-Sektoren kegelförmig ausgerichteten, nadeligen Kristalliten (ERBEN 1972). Der Kielboden ist hier auch nicht durchgehend entwickelt, sondern fehlt bei frühontogenetischen Gehäuseteilen, und auch später setzt er gelegentlich aus. Während die von ERBEN untersuchten Hohlstrukturen nur jeweils einen Boden aufwiesen, beobachtete HÖLDER (1952) Hohlkiele, die durch mehrere Septen abgeschlossen waren.

Der Hohlstachelboden von *Kosmoceras spinosum* (SOW.) besteht aus einer bis mehreren Prismenlagen, die im zentralen Bodenbereich in Voll-Sphärolithe übergehen können (ERBEN 1972, Taf. 1, Fig. 1, Taf. 2, Fig. 1, Abb. 1). Auch ist bei beiden Ammoniten viel organische Substanz an diesen Abschlußwänden der Hohlelemente beteiligt (ERBEN 1972). In all ihren Formen der Ausbildung sind also diese Bildungen sehr gut mit den verschiedenen Abschlußsepten der Gastropoden zu vergleichen.

Als Ausgangspunkt zur Bildung von Conellen in diesen Bereichen des Hohlkiels und des Hohlstachels betrachtete ERBEN die sie auskleidenden Prismenschichten, die örtlich spezifische Strukturen aufweisen, nämlich durch kegelförmige Anordnung der Kristallnadeln in Sphärolithsektoren. Dieser Strukturkomplex wird bei prädiagenetischer Anlösung der inneren Prismenschicht freigelegt und stellt nach ERBEN's Meinung die ursprüngliche, aragonitische Conelle dar. Conellen werden demnach als sekundär in Kalzit umgewandelt gedeutet.

Im Dunklen der Vermutungen verbleibt allerdings, wie aus den aragonitischen Conellen, seien es nun primäre Gebilde oder durch Anlösung der Prismenschicht entstandene, kalzitische werden. Wieso löst sich das aragonitische Gehäuse eines Ammoniten vollständig auf, während die kleinen, ebenfalls aragonitischen, meilerartigen Gebilde stehen bleiben? Es gibt zwei Denkmöglichkeiten über ihre Entstehung, die hier zur Diskussion gestellt werden sollen. Auffällig ist ja, daß Conellen gerade dort häufig auftreten, wo vormals Gehäusehöhlräume waren, die vom Weichkörper noch zu Lebzeiten des Tieres abgeschlossen wurden. Die in diesen Hohlräumen verbleibenden, an Kalziumkarbonat reichen Restlösungen können sich nach Abschluß des Hohlraumes so verändern, daß statt Aragonit nun Kalzit ausfällt oder aufwächst. Dies kann leicht durch Veränderung der organischen oder anorganischen (z. B. Mg/Ca-Verhältnis) Lösungsgenossen erfolgen oder aber durch eine Verschiebung des Kationen-Anionen-Haushaltes. Allerdings konnte bisher mit Hilfe des Röntgen-Diffraktometers bei Gesamtanalysen der Septen kein Kalzit nachgewiesen werden. Debye-Scherrer-Aufnahmen von abgeschürften Kristallrasen der Septen von *Vasum muricatum* ergaben aber immerhin in drei Proben 5—10 % Kalzit. Damit dürfte in einzelnen Fällen gesichert sein, daß neben Aragonit in einer etwas späteren Phase auch Kalzit gebildet wird. Derartige Fälle werden immer selten bleiben, wie auch das Auftreten von Conellen ja eine Ausnahme darstellt.

Eine zweite Erklärung zur Conellenentstehung wäre darin zu suchen, daß sich auf anorganische Weise aufgewachsene Aragonitkristalle im Gehäuse in der Größe und Form ihrer Kristalle wesentlich von den beim Aufwuchs vom Epithel beeinflussten Kristalliten unterscheiden. Alle diese anorganisch entstandenen Gebilde zeigen viel größere Kristalle nicht zusammengesetzter Natur und die ihnen gemäße kristallographische Ausformung. Biokristallite dagegen weisen insgesamt eine geringere Breite auf und setzen sich zudem noch aus kleineren Einzelkristallen zusammen. Auch sind Kristallflächen dieser Biokristallite, die dem kristallographischen Charakter des Aragonit entsprechen, nicht ausgebildet. Diese Unterschiede wirken sich möglicherweise bei der Diagenese dahingehend aus, daß anorganisch entstandene Aragonitkristalle und Kristallaggregate leichter erhalten bleiben oder eher als Ganzes in Kalzit umgewandelt werden als die übrige, aus Biokristallen und sie umhüllenden organischen Anteilen zusammengesetzte Schale. Diese Deutung wird gegenüber der ersten noch dadurch gestützt, daß Conellen auch dort auftreten, wo keine großen Hohlräume vorhanden waren, wie etwa bei Verheilungen von Schalenverletzungen (HÖLDER 1970). Allerdings bleibt bei beiden Deutungen noch zu beachten, daß Conellen auf Ammonitensteinkernen manchmal Dimensionen von 6 mm Breite und 2 mm Höhe erreichen (HÖLDER & MOSEBACH 1950). Für diese großen Gebilde kann dann keine der hier erwähnten Deutungsmöglichkeiten ohne weiteres Anwendung finden.

Vorgänge wie die beschriebenen Lösungsveränderungen oder Umkristallisationen, sei es prä- oder postmortal, können auch hier eine Rolle spielen. Wesentlich aber scheint in allen Fällen zu sein, daß Umwandlungen, also Umkristallisation von Aragonit zu Kalzit, nur in abgeschlossenen Systemen stattfinden kann, wo kein Abtransport des gelösten Schalenmaterials stattfindet. Sonst kommt es nur zu Negativformen (Ätz-»Dreiecke«), die z. B. bei der Schalenauflösung im Sediment auch als Negativ erscheinen.

## 5. Zusammenfassung der Ergebnisse

Conellen-ähnliche Gebilde fanden sich im Zusammenhang mit Septenbildung, Hohlstachelverfüllung, Wandreparatur und durch fortgeschrittene Schalenabscheidung verengten apikalen Resthöhlräumen bei rezenten Gastropoden verschiedenster Überfamili-

lien. Sie treten dort auf, wo schnelle Karbonatabscheidung erfolgte oder dort, wo der direkte Kontakt zwischen karbonatabscheidendem Mantelepithel und Ort des Wachstums der Kristalle nicht mehr vorhanden ist (apikaler Hohlraum, Hohlstacheln, Hohlkiel).

Besonders große Aragonitaggregate in verschiedener Ausbildung der Tracht der Einzelkristalle findet man in den zuerst abgeschiedenen Schichten der Septen, die das apikale Ende des Gehäuses oder der Hohlstacheln abschließen. Diese Gebilde sind in sieben der zehn untersuchten Proben aragonitisch, die restlichen 3 Proben haben einen Kalzit-Anteil von 5—10 %.

Die in abgeschlossenen Resträumen verbleibenden, an Kalziumkarbonat reichen Lösungen stehen nicht mehr unter Einfluß der Sekrete des Mantelepithels, so daß ihre organischen oder anorganischen Lösungsbestandteile mit der Zeit verändert werden, so daß Kalzit ausfallen kann. Ebenso denkbar ist eine bevorzugte Umkristallisation der größeren, im Hohlraum und Septum anorganisch gesproßten Kristalle in Kalzit gegenüber den unter direktem Einfluß des Mantelepithels gewachsenen Biokristalliten.

Ein weiterer Schritt zu rein anorganischem Kristall-Wachstum ließ sich am Vorderende sowie auch am Hinterende der Klappen lebender Muscheln beobachten. Die Umwandlung der organisch strukturierten Aragonit-Schale in kalzitische »Dreiecke« vollzog sich ohne eine Beeinflussung seitens des Organismus an der Oberfläche der Schale. Formbegrenzende Faktoren sind einerseits die organischen Hüllen, die die an die Oberfläche austreichenden Sphärolith-Sektoren begrenzen, und andererseits die an organischer Schalensubstanz reicheren Teile der Anwachstreifen. Diese Schalenstruktur ist auch verantwortlich für dreieckige Ätzstrukturen. Andere »diagenetische« Veränderungen wie kalzitischer Aufwuchs und Mikritisierung von Schalenschichten sind bei lebenden Muscheln weit verbreitet.

### Summary

Structures similar to Conellae (shallow conical calcitic formations on ammonoid steinkerns) were found related to the formation of septae, the fillings of hollow spines, shell repair, and last narrow apical whorl fillings in recent gastropods of different superfamilies. They occur where fast deposition of carbonate is noted and where a direct contact between carbonate secreting epithelium of the mantle and location of crystal growth are separated from each other (apical cavities, hollow spines and ribs, and peripheral cavities).

Especially large aragonite crystal aggregates are found in connection to the first formed layers of septae which close cavities of different types. All are aragonitic, but three contain 5—10 % calcite. Solutions remaining in closed off cavities are no longer under the influence of secretions of the epithelium of the mantle and may change their organic or inorganic associates with time. Therefore calcitic growths could be formed on aragonitic basement related in size to the amount of the remaining fluid. Just as well recrystallisation of larger crystals from septae and cavities could be transformed more easily into calcite as those biocrystallites which formed in direct contact to the mantle epithelium.

A further step toward purely inorganic crystal growth was observed in anterior and posterior position on shells of living bivalves. Transformation of aragonitic shell formed by the organism into semi-rhomboeders of calcite was accomplished without influence on behalf of the organism on the outer surface of the shell. Shape-limiting factors are the organic covers surrounding the spherulitic sectors ending at the surface of the shell and those sections of growth line rich in organic shell components. This shell structure is also reason for triangular etch hollows. Diagenetic changes in the calcitic upgrowth and micritisation of shell layers of living bivalves are a common feature.

### Literatur

BANDEL, K. (1975a): Entwicklung der Schale im Lebensablauf zweier Gastropodenarten; *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* (Prosobranchier, Neogastropoda). — Biomineralisation 8, im Druck.

- ERBEN, H. K. (1972): Die Mikro- und Ultrastruktur abgedeckter Hohlelemente und die Conellen des Ammoniten-Gehäuses. — *Paläont. Z.* **46**: 6—19, Stuttgart.
- ERBEN, H. K., FLAYS, G. & SIEHL, A. (1969): Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. — *Palaeontographica*, Abt. A., **132**: 1—54, Stuttgart.
- ERBEN, H. K. & REID, R. E. H. (1971): Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite. — *Biominalisation* **3**: 22—31, Stuttgart.
- HÖLDER, H. (1952): Der Hohlkiel der Ammoniten und seine Entdeckung durch F. A. Quenstedt. — *Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ.* **107** (1951): 37—50, Stuttgart.
- (1954): Paläontologische Nachlese zur Conellen-Frage. — *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 1974, **9**: 418—426, Stuttgart.
- (1970): Anomalien an Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten und deren Ursachen. — *Paläont. Z.* **44**: 182—195, Stuttgart.
- (1973): *Miscellanea cephalopodica*. — *Münster. Forsch. Geol. Paläont. H.* **29**: 39—76, Münster.
- HÖLDER, H. & MOSEBACH, R. (1950): Die Conellen auf Ammonitensteinkernen als Schalenrelikte fossiler Cephalopoden. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **92**, 2—3: 367—414, Stuttgart.
- LIPPMANN, F. (1973): *Sedimentary Carbonate Minerals*. — *Monograph Series of Theoretical and Experimental Studies* **6**: 1—228, Edit. W. v. Engelhardt et al. Springer Verlag Berlin-Heidelberg, New York.
- QUENSTEDT, F. A. (1851): *Das Flözgebirge Schwabens*, Tübingen.
- SEILACHER, A. (1972): Divaricate patterns in pelecypod shells. — *Lethaia*, **5**: 325—343, Oslo.
- WADDINGTON & COWE (1969): Computer simulation of a molluscan pigmentation pattern. — *J. theoret. Biol.* **25**: 219—225.

Abkürzungen Pal. Inst. Bonn: L. Nr. = laufende Nr.; Ar. Nr. = Nummer des Filmarchives.

Geol. Inst. Tübingen: 1475 = Arbeitsnummer, unter der das Belegmaterial aufbewahrt wird.

N = Negativ Nr.; T = Stereoscan-Träger Nummer; REM = Rasterelektronenmikroskop;  
A = Aragonit; K = Kalzit.

Manuskript bei der Schriftleitung eingegangen am 16. 12. 1974.