



Akademie der Wissenschaften und der Literatur · Mainz

BIOMINERALISATION

Forschungsberichte

BIOMINERALIZATION

Research reports

Herausgegeben von der Kommission für Biokristallit-Forschung
der Akademie der Wissenschaften und der Literatur · Mainz

Redaktion: Prof. Dr. H. K. ERBEN

BAND 8

Histochemical and Structural Study of Nautiloid Septal Nacre
CRENSHAW, M. A. and H. RISTEDT

Einwirkung von Methan-bis-phosphonsäure auf die
Calciumphosphatkristallbildung *in vitro*
MÜNZENBERG, K. J., E. REIMANN, M. GEBHARDT und H. KÜHNE

Biocrystallographic Studies
DONNAY, G.

Beiträge zur Chromatographie von wasserlöslichen Biopolymeren
aus der Eischalen-Matrix
KRAMPITZ, G. und J. ENGELS

Normal and Abnormal Patterns of Struthious Eggshells from South
West Africa
SAUER, E. G. F., E. M. SAUER and M. GEBHARDT

Weitere Untersuchungen zur Biogenese des Kalks der Invertebraten
SEIFERT, H.

Entwicklung der Schale im Lebensablauf zweier Gastropodenarten; *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* (Prosobranchier, Neogastropoda)
BANDEL, K.

Studien über das Perinotum-Epithel und die Bildung der Kalkstacheln von
Lepidochitona cinerea (L.) (Placophora)
HAAS, W. und K. KRIESTEN



1975

F. K. SCHATTAUER VERLAG · STUTTGART - NEW YORK

Entwicklung der Schale im Lebensablauf zweier Gastropodenarten; *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* (Prosobranchier, Neogastropoda)

(Development of the shell in the course of the lifetime of two Gastropods; *Buccinum undatum* and *Xancus angulatus* [Prosobranchia, Neogastropoda])

Von

KLAUS BANDEL

Mit 8 Tafeln und 7 Abbildungen im Text

Abstract

An unusual development of the shell within the egg-capsule is found in *Buccinum undatum*, a North Sea representative of the family Buccinidae and *Xancus angulatus*, a Caribbean representative of the family Xancidae. In both species the embryos take up nurse eggs and grow to large size within a few months time. They terminate almost their whole veliger-phase without forming a carbonate shell. It is only until the end of this phase that within hours (*Buccinum*) or days (*Xancus*) a mineral shell is formed, starting out its secretion at the edge of the mantle and continuing in apical and apertural direction. At the same time of secretion of this first calcareous shell-ring the periostracum is differentiated from stretchable, smooth larval periostracum to sculptured adult-like periostracum forming firm foundation to the calcareous secretion.

A morphological differentiation of the ultrastructure of the aragonitic shell shows a dependence on the time of hatching of the young from the egg-case. After leaving the egg-case an individual will secrete shell material as well in the apertural part of the mantle in the form of growth of the apertural lips, but will also continuously secrete with all parts of the mantle surrounding the whole body which is inclosed in the shell. These secretions may be thickening of the shell, fillings of the apertural whorls, formation of septa in the apertural whorl. The speed of shell formation is continuously lowered with age until only shell repair, thickening of the shell and formation of septa are to be found.

Key words: embryonic whorls – nurse-eggs – Neogastropoda – ultrastructure – septae.

Zusammenfassung

Bei *Buccinum undatum*, einem Vertreter der Familie Buccinidae aus der Nordsee, und *Xancus angulatus*, einem Vertreter der Familie Xancidae aus der Karibischen See, erfolgt die Schalenbildung auf eine ungewöhnliche Art, noch innerhalb der Eikapsel. Embryonen beider Arten wachsen in mehreren Monaten durch Aufnahme von Nähreiern zu beachtlicher Größe heran (bis 2,5 mm *Buccinum*, bis 15 mm *Xancus*). Sie durchlaufen fast das gesamte Veligerstadium, ohne eine karbonatische Schale auszubilden. Erst gegen Ende dieses Stadiums erfolgt innerhalb weniger Stunden (*Buccinum*) oder Tage (*Xancus*) die Sekretion einer Kalkschale. Diese wächst vom Rand des Mantels ausgehend sowohl in apikaler wie auch aperturaler Richtung. Gleichzeitig mit dem Erscheinen eines ersten kalkigen Schalenringes erfolgt eine Differenzierung des Periostrakums von einem dehnbaren, glatten Larvalperiostracum zu einem festen, ein Substrat für die Karbonatsekretion bildenden, skulpturierten Adultperiostracum.

Es zeigen sich morphologische Unterschiede in der Ultrastruktur der aragonitischen Schalen, die vom Zeitpunkt des Schlüpfens aus der Eikapsel abhängen. Auch nach dem Verlassen der Eikapsel wird sowohl durch den vorderen Mantelbereich als auch den Mantel des Eingeweidensackes Schale ausgeschieden, und zwar als normaler Vorbau am Aperturrand, als Gehäuseverdickungen, als Füllungen apikaler Gehäuselumina und als Abschluß apikaler Gehäuseteile durch Septen. Die Bildungsgeschwindigkeit der Schale läßt mit dem Alter nach, bis schließlich nur noch Reparatur, Verdickung der Schale und Septenbildung erfolgen.

Schlüsselwörter: Embryonalschale – Nähreieraufnahme – Neogastropoden – Ultrastruktur – Septen.

Einleitung

Beim Studium der karbonatischen Schale von Gastropoden ging man bisher zumeist von Schalen adulter Tiere aus und versuchte aus der Struktur des Apex auf die Schalenstruktur der frühontogenetischen Stadien zu schließen. Da aber im Leben einer Meeresschnecke im apikalen Teil des Gehäuses zu verschiedenen Zeiten verschiedenartiges Schalenmaterial der Larvalschale angelagert wird, und außerdem nur schwer zu erfassen ist, was inzwischen von außen auf organische und anorganische Weise vom Apex wieder der Zerstörung anheimfiel, erscheint diese Art der Untersuchung nicht geeignet, die wahren Verhältnisse wiederzugeben.

Am Beispiel zweier Vertreter aus der Ordnung Neogastropoda, *Xancus angulatus* und *Buccinum undatum*, können diese methodischen Schwierigkeiten mit besonderer Deutlichkeit aufgezeigt werden. Hier wären wohl Rückschlüsse, die von der Adultschale ausgehend den Ablauf der Bildung der juvenilen oder gar embryonalen Schale zu erfassen suchten, mit großer Wahrscheinlichkeit falsch. Bei den Arten ist die lange Entwicklung innerhalb der Eikapsel und die Aufnahme von vielen Nähreiern durch die sich entwickelnden Embryonen gemeinsam. Im Gegensatz zur Embryonalentwicklung vieler mariner Prosobranchier wird bei den beiden hier behandelten Arten das freie Veligerstadium aufgegeben, wobei die Aufnahme von Nähreiern den sich entwickelnden Tieren gestattet, längere Zeit innerhalb der schützenden Gelege zu verbleiben, um sie dann in einem schon adultähnlichen Kriechstadium zu verlassen.

Bei beiden Arten geht die Aufnahme von Nähreiern mit retardierter Schalenausscheidung einher, wobei bei *Xancus* das Schlüpfen der Embryonen aus der Eikapsel bereits erfolgt, obwohl noch nicht der ganze hintere Weichkörper von Schale umgeben ist. Auch erfolgt die Schalenbildung erst zu einem Zeitpunkt, zu dem die Embryonen schon einen weitgehend ausdifferenzierten Mantel besitzen und die noch innerhalb der Gelegekapsel stattfindende Umwandlung der Larvalorgane in die Adultorgane eingeleitet ist.

Die Struktur der Schale von Neogastropoden ist abgesehen von den Untersuchungen von BØGGILD [4] noch weitgehend unbekannt. Es können nun hier eine Anzahl von Schalenstrukturen gezeigt und ihre Stellung in der ontogenetischen Entwicklung beider Arten verdeutlicht werden. Die Originalproben zu allen hier veröffentlichten rasterelektronischen Aufnahmen sind in den Sammlungen des Institutes für Paläontologie, Bonn, hinterlegt. In den Tafelerklärungen wird unter L.Nr. die Protokollnummer der jeweiligen Aufnahme und unter A.Nr. die Archivnummer von Originalfilm und Bild zitiert.

Bei der Beschaffung von Vergleichsmaterial aus der Gattung *Xancus* waren mir die Herren Prof. Dr. H. K. ERBEN (Bonn) und E. WILS (Antwerpen) behilflich, denen hierfür verbindlichst Dank gesagt sei. Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen stellten Frau Ch. HEMMER und Frau M. LEIPELT her und Frau I. SIEBURG besorgte die Photoarbeiten. Die

Zeichnungen führte meine Frau G. van SPAENDONK-BANDEL aus. Ihnen allen sei herzlichst gedankt.

Die Untersuchungen wurden in dankenswerter Weise seitens der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bad Godesberg, gefördert. Sie ermöglichte mir einen 18monatigen Aufenthalt im Instituto Colombo Aleman in Santa Marta (Kolumbien) sowie wiederholte Fahrten von Bonn an die Oosterschelde (Holland), die zur Aufsammlung und Beobachtung der Tiere und ihrer Gelege dienten.

Methodisches

Alle untersuchten Schalen stammen von Individuen, die in lebendem Zustand in der Nähe von Santa Marta im Karibischen Meer (*Xancus*) und in der Nähe von Yerseke in der Oosterschelde, Nordsee (*Buccinum*) gesammelt wurden. Der Laich beider Arten wurde vom Augenblick der Sekretion durch das Weibchen bis zum Schlüpfen der Jungen aus den Eikapseln unter Beobachtung gehalten. Es wurden immer wieder Kapseln geöffnet und der Entwicklungsstand der Embryonen mit dem Mikroskop untersucht. Zur Aufbewahrung bis zur Präparation der Gehäuse für die elektronenmikroskopische Untersuchung wurden die Tiere in Alkohol aufbewahrt oder bei größeren Individuen der Weichkörper durch Kochen im Meerwasser entfernt und die Schalen trocken aufbewahrt.

Die Zeichnungen der Embryonalentwicklung bei *Xancus angulatus* wurden am lebenden Material in Santa Marta mit Hilfe eines Binokulars ausgeführt und durch Mikrophotographien des lebenden Materials ergänzt. Gewebeschnitte wurden nicht durchgeführt.

Zur Herstellung von Brüchen dickerer Schalteile wurden orientierte Partien der Schale mit einer Zahnarzt-Trennscheibe herausgeschnitten, in Plastilin eingebettet und mit Meißel und Hammer mit einem schnellen Schlag an vorgezeichneter Stelle auseinandergesprengt. Diese Methode erwies sich in den meisten Fällen als vorteilhafter als orientierte Schriffe, deren angeätzte Oberfläche die Strukturen der Schalen nicht mehr so gut wiederzugeben vermögen. Brüche der feinen Embryonal-schalen wurden am getrockneten Material mit einer feinen Nadel durchgeführt. Diese Brüche dienten der Orientierung, konnten aber wegen des reichen Gehalts an organischen Schalenkomponenten in diesen ersten Schalenbildungen keine deutlichen Strukturbilder liefern. Andere Schalen wurden erst in KOH gekocht (max. 5 Min.), dann mit destilliertem Wasser gewaschen. Wieder andere wurden nach Entfernen des Weichkörpers mit kaltem KOH oder Natriumhypochlorid-Lösung behandelt, angebrochen und dann mit stark verdünntem Wasserstoffsperoxyd einige Stunden im Trockenschrank auf etwa 60° C erwärmt, anschließend mit destilliertem Wasser gewaschen und zuletzt auf Objektträger montiert.

Beide Methoden erbrachten in einigen Fällen gute Resultate, in anderen Fällen nicht, ohne daß erkennbar wurde, worin jeweils Erfolg oder Mißerfolg begründet lag.

Zur Herstellung von Azetatabzügen wurden der Hälfte nach aufgeschnittene Schneckengehäuse oder Gehäuseteile in Polyester-Harz (Oldopal) eingebettet, an der gewünschten Stelle dann mit der Säge zerschnitten, poliert und mit verdünnter Salzsäure kurz angeätzt. Von der Oberfläche wurde dann ein Nitrozelluloseabzug angefertigt, der durch ein Mikroskop wie ein Dünnschliff fotografiert wurde.

Die Kalziumkarbonat-Modifikation der verschiedenen Schalenteile wurde an pulverisiertem Material mit dem Röntgen-Diffraktometer untersucht. Es handelte sich in allen Fällen um reinen Aragonit.

Lebensraum und Lebensweise der untersuchten Arten

Buccinum undatum ist ein Bewohner der Nordsee und des nördlichen Atlantiks. Vertreter dieser Art lassen sich im Gezeitenbereich ebenso wie bis in 2000 m Meerestiefe antreffen. Die hier untersuchten Individuen und deren Laich wurden in der Oosterschelde, einer nicht vom Süßwasser beeinflussten Bucht im Bereich des Rheindeltas aufgesammelt. *Buccinum* lebt hier vornehmlich in Verbindung mit *Mytilus*-Kulturen und legt auf Individuen dieser Muschel auch zumeist seine Gelegetürme ab. Neben Seepocken, allerlei Aas und anderen Muscheln, ist es vornehmlich auch *Mytilus*, der von *Buccinum* gefressen wird. Hierbei werden verletzte (durch Möwenschnabelhiebe oder die Gabelzinken der die *Mytilus*-Siedlungen betreuenden Arbeiter) als Nahrung bevorzugt, doch können auch gesunde Tiere durch Zug mit dem Fuß des Räubers auf die beiden Schalenklappen geöffnet werden. Die weichen Innenpartien der Muschel werden dann mit Hilfe der auf einer langen, ausstülpbaren Proboscis, gelegenen Radula ausgefressen. Die Perioden des niedrigen Wasserstandes, die zumeist nur kurz sind, da die Tiere nur im unteren Gezeitenbereich anzutreffen sind, warten sie zum Teil oder vollkommen flach im Sediment vergraben bewegungslos ab, oder verbleiben auf ihrer während der Überflutung aufgesuchten Nahrungsquelle. Hier werden sie oft und regelmäßig ein Opfer von Silbermöwen, die die Schalen mit ihrem Schnabel zertrümmern. Auch innerhalb des Gezeitenbereichs abgelegte Gelege werden zumeist durch Eisschollen, Vögel und andere Räuber noch vor dem Schlüpfen der Jungen zerstört, da sie in den Wintermonaten zwischen Dezember und März ausgeschieden werden. Das erklärt auch das seltene Auftreten juveniler *Buccinum*-Individuen in diesem Bereich, so daß angenommen werden muß, daß es sich hier um den Randbereich einer größeren unterhalb der Gezeitenzonen lebenden Population handeln muß, in den immer wieder neue adulte Individuen nachrücken.

Die Verbreitung der Art wird keineswegs nur durch die Kriechleistung der adulten Tiere bestimmt, sondern ganz wesentlich von der Form des Laiches mitbeeinflusst. Die zungenförmigen Eikapseln werden in Laichtürmen aufeinandergesetzt, oft in Laichmassen mehrerer Weibchen. Ihre Form und Ausbildung wurde bereits in der Literatur mehrfach beschrieben [14, 13, 15, 12]. Die Embryonen der äußeren Kapseln fallen oft Räubern zum Opfer, die die Kapseln anbohren oder aufbeißen. Diese ausgefressenen Leerkapseln können durch die Gasabscheidungen von Algen oder durch kurzzeitiges Trockenfallen des Geleges dasselbe zum Driften bringen, wobei oft die Gelegeanheftung sich mit abhebt, oder das Gelege sich von der Anheftung ablöst. Auch werden abgelöste Gelege von den Strömungen am Boden rollend transportiert. Diese driftenden Gelege können dann weit verbreitet werden, während die in ihnen enthaltenen Embryonen ihre mehrmonatige Entwicklung vollenden.

Xancus angulatus ist ein Bewohner der tropischen Karibischen See und läßt sich in der Region von Santa Marta, Kolumbien, in ruhigen und vor Wellenschlag geschützten Lagunen und Buchten schon ab etwa 2 m Tiefe antreffen. Die vornehmliche Verbreitung der Art liegt im Bereich zwischen 4 und 20 m Tiefe. Auf Beutesuche durchpflügt der Fuß eines Individuums flach die Oberfläche des schlammigen oder sandigen Bodens und die Schale wird hoch erhoben gehalten, so daß sie keinen Kontakt mit dem Boden aufnimmt und den Fortgang der Bewegung nicht stört. Als Beute dienen vornehmlich im Boden lebende Würmer, die auch dann noch erbeutet werden können, wenn sie sich in einen tief in den Boden führenden Bau verbergen können. Sie werden vom Räuber mit Hilfe der extrem langen Proboscis aufgespürt und der an ihrer Spitze gelegenen Radula gefressen. Die Proboscis einer großen, ausgewachsenen *Xancus* ist länger als das Gehäuse von Siphonalkanalende bis zum Apex mißt (also länger als 36 cm beim größten aufgefundenen Individuum). Im Aquarium gehaltene Tiere fraßen auch *Pinna* aus, indem die Klappen von oben zerbrochen wurden. Außerdem nahmen sie auch Fischfleisch als Nahrung an. Ruhende Tiere vergraben sich zumeist oberflächennahe im Sediment, was allerdings voll ausgewachsenen, großen Individuen nicht mehr vollständig gelingt, so daß der der Mündung gegenüberliegende Teil der letzten Windung dann zumeist einen Bewuchs mit allerlei sessilen Organismen aufweist.

Die Gelege der Art werden oft an den basalen Teilen einzelner Seegrassbüschel im Siedlungsbereich der adulten Tiere angeheftet und bestehen aus einem alle Kapseln miteinander verbindenden Strang (genaue Gelegebeschreibung siehe BANDEL [3]). Die Kapseln umfassen sich randlich, so daß zwischen jeder einzelnen Kapsel noch ein zusätzlicher Raum entsteht, in den Meerwasser Zutritt findet, den die schon geschlüpften Jungen aber erst verlassen können, wenn das Gelege insgesamt

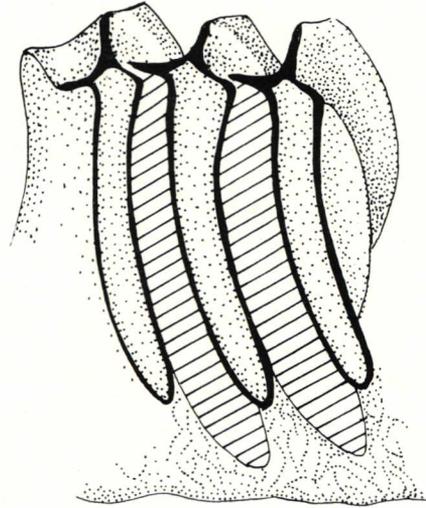


Abb. 1. Querschnitt durch einen Teil des Geleges von *Xancus angulatus*. Die einzelnen Kapseln sind an einem gemeinsamen Strang befestigt, der mit seiner Basis die Verankerung des Geleges bildet. Der Außenrand einer jeden Kapselinnenseite umfaßt die Außenseite der folgenden Kapsel und bildet so einen zusätzlichen Hohlraum zwischen den Kapseln (gestreifte Zone).

Transverse section of a part of the spawn of *Xancus angulatus*. Each capsule is fixed to a common ribbon, that is anchored with its base to seagrass. The outer rims of each capsule reach over the following capsule thus forming an additional intracapsular space (striped area).

zerfällt (Abb. 1). Hiermit wird der Aufenthalt der sich entwickelnden Jungen im Gelege über die schon einige Monate betragende Entwicklungszeit innerhalb der Kapseln noch um einige Wochen außerhalb der Kapseln, aber noch im Schutz des Geleges, verlängert. Auch dieses Gelege wird leicht verdriftet, zumal in der Regel die Anheftung am Seegras schon nach wenigen Wochen dadurch verlorengelht, daß die Pflanze abstirbt und zerfällt. Die Gelege driften zwar seltener an der Wasseroberfläche, wie bei *Buccinum*-Laich beobachtet werden kann, doch rollen sie durch Strömungen angetrieben am Boden entlang. Da das Gelege insgesamt sehr fest und dickwandig ist, nimmt es dabei kaum Schaden. Der Verbreitungsbereich der Art ist auch hier nicht nur allein auf die Kriechleistung der adulten Tiere angewiesen, sondern wird durch Transport der Gelege mitbestimmt.

Embryonalentwicklung und Embryonalschale

Buccinum undatum LINNÉ

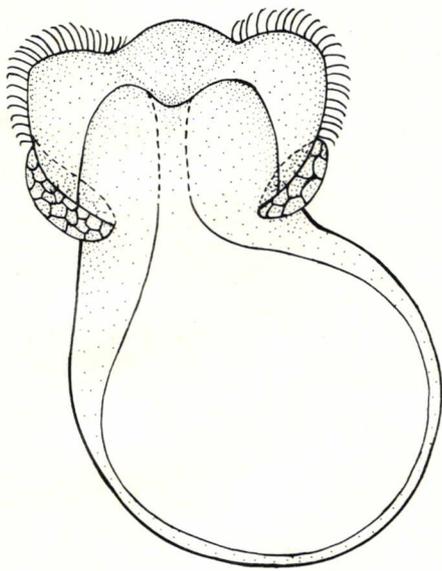
Von den 500 bis 2000 Eiern, die in jeder Kapsel eines Geleges enthalten sind, entwickeln sich 10–40 Embryonen, während alle anderen von diesen aufgefressen werden und somit als Nöhreier dienen. PORTMANN [13] beschrieb die Entwicklung des Embryos von *Buccinum undatum* von der Ausbildung des ersten Schalenhäutchens bis zum Abschluß der Nöhreieraufnahme. Demnach zeigt sich schon vor der Ausbildung des Enddarmes und zusammen mit der Differenzierung des Mitteldarmes ein feines Schalenhäutchen auf dem dem Mund gegenüberliegenden Pol (PORTMANN, Abb. 1). Erst nachdem sich die Kopfblase gebildet hat, sich Mund und Schlund zu einem Trichter erweitert haben und ein kleines Velum ausgebildet ist, beginnt die Nöhreieraufnahme (PORTMANN, Abb. 6).

Nöhreier werden ohne Unterlaß verschlungen. Oft werden auch andere sich entwickelnde Embryonen, bevor sie das Schlingstadium erreichten, von ihren Geschwistern verzehrt. Da in der Regel über 100 Nöhreier von jedem Embryo aufgenommen werden, werden Mitteldarm und natürlich auch die häutige Schale stark ausgedehnt. Der apikale Pol des Embryos zeigt aber bereits trotzdem eine deutliche Anlage einer Windung (PORTMANN, Abb. 7). Nach Abschluß der Nöhreieraufnahme erfolgt eine allmähliche Herausbildung der Adultorgane aber erst sehr spät die Differenzierung der Nöhreiersackwandung (PORTMANN, Abb. 10). Jetzt ist die erste Windung voll vorgeformt.

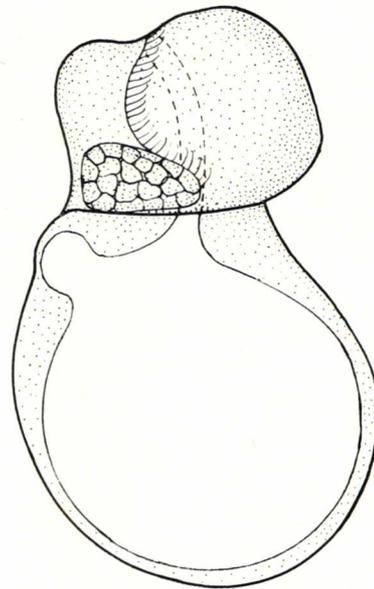
Da sich das Interesse der Biologen [9, 13] vornehmlich der Herausbildung des Darmes zuwandte, entging ihnen der Wandel, der auch die Schale erfaßt. Der vor der Nöhreieraufnahme stehende Embryo besitzt nur ein zartes Schalenhäutchen, welches weich und biegsam ist. Es muß entweder anfangs sehr dehnbar sein oder aber sehr schnell bei der Nöhreieraufnahme wachsen, um die starke Vergrößerung des Nöhreiersackes zu ermöglichen. Bis zu dem von PORTMANN auf Abb. 10 dargestellten Entwicklungsstadium, in dem schon die Adultorgane weitgehend herausgebildet sind und sich nun auch die Nöhreiersackwandung zu differenzieren beginnt, ist dieses dünne Schäl-

chen das alleinige Skelett des Embryos. Das bedeutet also praktisch, daß der Embryo noch kein Stützskelett, sondern nur eine weiche, biegsame Außenhaut besitzt. Der Wechsel in der Ausbildung des Periostrakums ist klar auf Taf. 5, Fig. 6; Taf. 6, Fig. 1 ersichtlich. Das anfangs prall dem Nöhreiersack anliegende dünne Embryonalperiostrakum ist in diesem Stadium schon zu weit geworden, da etwas Substanz des Nöhreierdotters bereits vom Embryo verbraucht wurde. Es liegt nun verfaltet dem Mantelgewebe auf. Es ist anscheinend wohl dehnbar, aber nicht elastisch, und wird nun funktionslos. Auch dies ist ein Hinweis darauf, daß die Form dieses noch kalkschalenlosen Embryos nicht von der Außenschale bestimmt ist, wie dies bei späteren Entwicklungsstufen der Fall sein wird, sondern vielmehr vom Weichkörper darunter und der fortschreitenden Differenzierung des Mantel- und Darmgewebes.

Nun tritt plötzlich eine ringförmige Kalkabscheidung unter dem neugebildeten, nun skulpturierten und festen Periostrakum auf, welches in seiner Ausbildung dem Adultperiostrakum schon weitgehend gleicht. Dieses Periostrakum nun bildet die Basis für die mineralische Schale, die an seiner Unterseite aufwächst. Während sich also zur aperturalen Seite hin eine Schale ausbildet, die dem Schalenvorbau geschlüpfter, frei im Meeresmilieu lebender Tiere immer ähnlicher wird, schreitet der Schalenvorbau auch zum Apex hin vor, wobei das Embryonalperiostrakum nicht das organische Substrat für die aragonitische Schale bildet, sondern dieser unregelmäßig verfaltet aufliegt und nun sekundär durch nicht an ihr beginnender Verkalkung in einer runzeligen Form festgelegt wird (Taf. 6, Fig. 4). Es kann noch innerhalb der Eikapsel, aber nach dem Schlüpfen in Teilen abgestreift oder erodiert werden, so daß die Oberfläche unregelmäßig erodiert aussieht. Der erste Kalkschalenring hat sich bei *Buccinum* innerhalb weniger Stunden bis zum Apex vorgebaut und wird dann in wenigen Tagen zu einem echten Exoskelett verdickt. In seiner Ultrastruktur besteht diese aragonitische Schale aus einer Kreuzlamellenschicht, die außen einen nur sehr schwach entwickelten, sehr dünnen sphärolithischen Beginn zeigt und schon hier die Anordnung der Kristallite in Lamellen 1. Ordnung erkennen läßt (Taf. 6, Fig. 2, 3). Praktisch beschränkt sich die Entwicklung der Struktur hier darin, daß die nadelförmigen Lamellen 3. Ordnung in etwas wellig begrenzten, in einzelne, kleinere Nadeln zerfallende Spitzen enden. Büschel solcher Kristallite zeigen von Anfang an eine bevorzugte Richtung, die sich nach innen hin schnell zur Lamelle 1. Ordnung ausformt. Schon Bruchteile eines Millimeters dicke Schalen zeigen dann in der Innenaufsicht schon wohlgeformte Lamellen 1. Ordnung. Lamellen 2. Ordnung sind noch nicht erkennbar. Anders liegt der Fall bei der mineralischen Schale, die unter dem adultähnlichen Periostrakum apertural fortgebaut wird. Hier erkennt man unter der organischen Lage des Periostrakums mit fortschreitendem Vorbau deutliche, zuerst einen feinen Belag mit parallel ausgerichteten Nadelchen, die dann umbiegen und zu Kristalliten 3. Ordnung innerhalb der Lamellen 1. Ordnung werden (Taf. 6, Fig. 4). Auch hier wird bis zum Schlüpfen nur eine Kreuzlamellenschicht sekretiert. Bevor sich die Kapsel öffnet und die Jungen entläßt, wer-



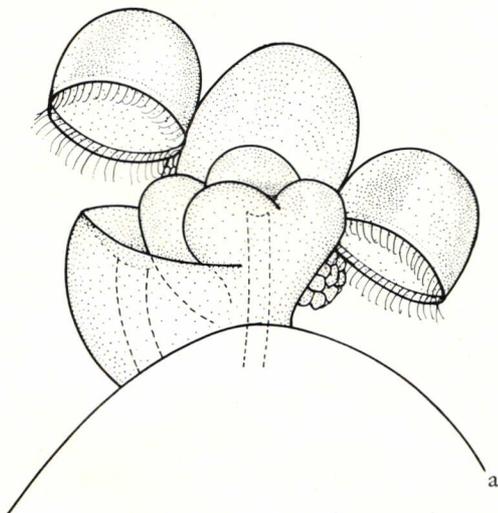
a



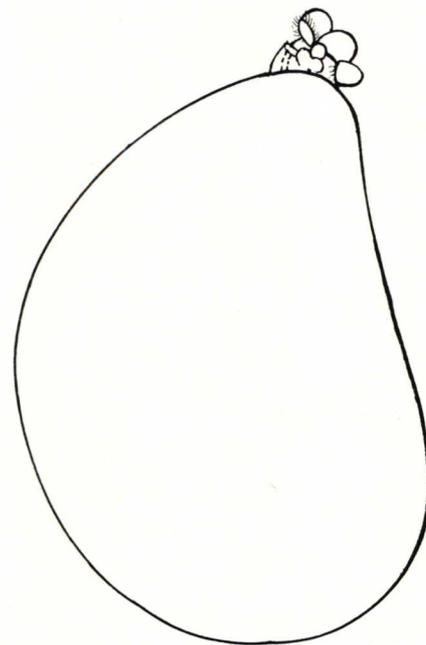
b

Abb. 2. Zur Nahreieraufnahme bereiter Veliger von *Xancus angulatus*, der noch keine Torsion zeigt; a) Frontansicht; b) Seitenansicht.

Veliger ready to feed on nurse-eggs, which shows no torsion; a) frontal view; b) lateral view.



a



b

Abb. 3. Nahreier fressender Veliger von *Xancus angulatus* mit bereits durch jene stark aufgeblahmten Nahreiersack; a) Ansicht des sich differenzierenden Vorderpols mit deutlichen Anzeichen einer beginnenden Einrollung; b) Gesamtansicht der Veligerlarve, die das Verhaltnis der Groe des Vorderpols zum aufgeblahmten Nahreiersack verdeutlicht.

Nurse-eggs feeding veliger with strongly expanded nurse-egg-sac; a) View of the differentiated frontal pole with signs of first volution; b) view of the whole larva, demonstrating the size relationship between actual developing larva and its nurse-egg-sac.

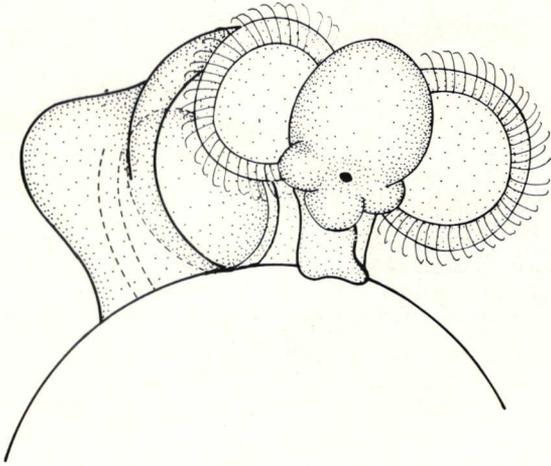


Abb. 4. Veliger von *Xancus angulatus* gegen Ende der Fressperiode mit noch einfachem Velum, bereits deutlichem Fuß und Mantelhöhle.

Veliger at the end of the feeding period with simple velum and well developed foot and mantle cavity.

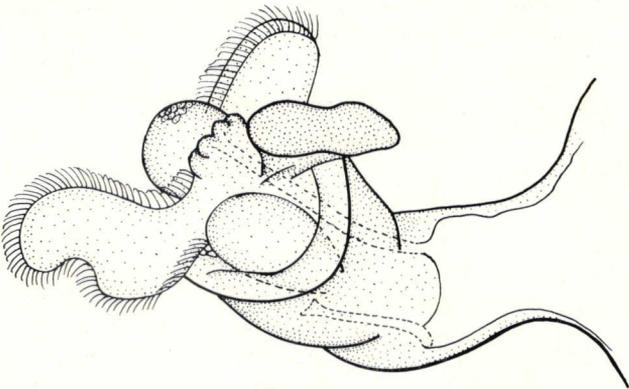


Abb. 5. Veliger von *Xancus angulatus* einige Zeit nach Abschluß der Nähreieraufnahme. Erst jetzt entwickelt sich ein großes Velum. Der Nähreiersack zeigt keine Einrollung; die mineralische Schale fehlt noch.

Veliger some time after the end of nurse egg feeding. Only now a large velum has developed. The sac filled with nurse eggs shows no volution, a mineral shell is still absent.

den noch 1 bis 1½ Windungen angefügt. Der Vorbau der Innenlippe weicht etwas von dem der Außenlippe ab, weil sich hier über das Periostrakum der vorherigen Windung zuerst ein mit winzigen sphärolithischen Anfängen aufwachsender Rasen prismatischer Kristallite erhebt, der dann mehr oder weniger unvermittelt in Kreuzlamellen übergeht (Taf. 6, Fig. 4).

Xancus angulatus SOLANDER

Schon vor Beginn der Nähreieraufnahme ist ein Großteil des Embryos mit einer dünnen häutigen Schale umgeben. Die Nähreieraufnahme setzt vor der Torsion ein (Abb. 2a, b) und verhindert eine vollständige Torsion des Embryos praktisch bis zum Schlüpfen aus der Eikap-

sel. Jeder sich entwickelnde Embryo nimmt einige hundert bis tausend Nähreier auf, indem er jedes einzelne ganz verschlingt. Abb. 2 stellt das freßbereite Stadium dar. Hier sind vom Velum bisher nur zwei bogenförmige mit Cilien besetzte Wülste auf beiden Seiten der Schlundöffnung ausgebildet. Neben dem Velum sieht man seitlich die polsterförmigen Larvalnieren. Den Mund begleitet eine Lippe, die in zwei Wülste unterteilt ist. Die Kopfblase ist noch klein. Embryonen, die noch keine Nähreier aufgenommen haben, schwimmen frei in der Kapsel flüssigkeit herum, wobei sie die Cilien manchmal wie kleine Füßchen benutzen. In ihren Proportionen und der allgemeinen Form gleicht dieser Embryo ähnlichen Entwicklungsstadien von *Polinices catena* (FIORONI [9], Abb. 28 a) oder *Buccinum undatum* (PORTMANN [13], Abb. 6; FIORONI [9], Abb. 76 a).

Bei Beginn der Nähreieraufnahme schwillt der Nähreiersack sehr stark an, so daß sich das Außenhäutchen gewaltig dehnen und in sehr schneller Folge abgeschieden werden muß. Es ist daher sehr dehnungsfähig, denn die Abscheidung erfolgt am Mantelrand, der aber einen viel engeren Kreis bildet, als dann im Querschnitt des Nähreiersackes angetroffen wird. Bald erscheint der Rest des Embryos nur noch als kleiner Zipfel auf dem gewaltig geschwollenen Nähreiersack (Abb. 3 a, b). Die Embryonen können jetzt nur noch plump an Ort und Stelle in der zähflüssigen Kapsel flüssigkeit rotieren. Entfernt man sie aus der Kapsel und bringt sie in normales Meerwasser, so platzt die dünne Außenhaut sehr leicht auf. Neben dem von drei Loben umgebenen Mund pulsiert nun deutlich sichtbar das große Larvalherz und tritt bei jedem Pumpvorgang weit aus der nun schon deutlich differenzierten Mantelhöhle hervor. Im Inneren der Mantelhöhle erkennt man nun die Endung des Enddarmes. Das Velum hat sich in zwei glockenförmige Gebilde umgeformt, deren Cilienkränze senkrecht von der geblähten Kopfblase abstehen. Der Nähreiersack des in Abb. 3 gezeigten Individuums mißt nun 5 mm Länge und 3 mm Breite. Abb. 4 zeigt ein noch Nähreier aufnehmendes Tier, in dem der Mantelrand schon weiter vorgerückt ist, und der Versuch einer Volution des Embryos deutlich wird. Natürlich scheitert dies noch am stark geblähten Nähreiersack. Das pumpende Larvalherz kommt nur noch wenig aus der Mantelhöhle hervor und der Fuß ist schon als deutlich differenzierter Lappen erkennbar. Noch immer ist das Velum glockenförmig und recht klein, doch sehr erfolgreich im Einfangen von Nähreiern. Seltsamerweise finden wir die größte Ausdehnung des Velums erst zu einem Zeitpunkt, zu dem bereits alle Nähreier von den Embryonen verschlungen wurden und die Kapsel flüssigkeit klar geworden ist. Dieses Stadium ist in Abb. 5 dargestellt. Auf dem noch ovalen, gerundeten und im Vergleich zum weitgehend ausgeformten Teil des Embryos sehr großen Nähreiersack verstärkt sich der Einfluß der Volution, ohne allerdings schon auf diesen überzugreifen. Das Velum ist nun in zwei ungleich große Teile, die ihrerseits noch unterteilt sein können, ausgewachsen und recht beweglich. Der Fuß ist größer und beweglicher geworden, zeigt aber noch keine differenzierte Sohle. Trotz deutlich ausgeformtem und großdimensioniertem Mantelrand ist weder eine Sekretion eines differenzierten Periostrakums noch eine solche einer mineralischen Schale

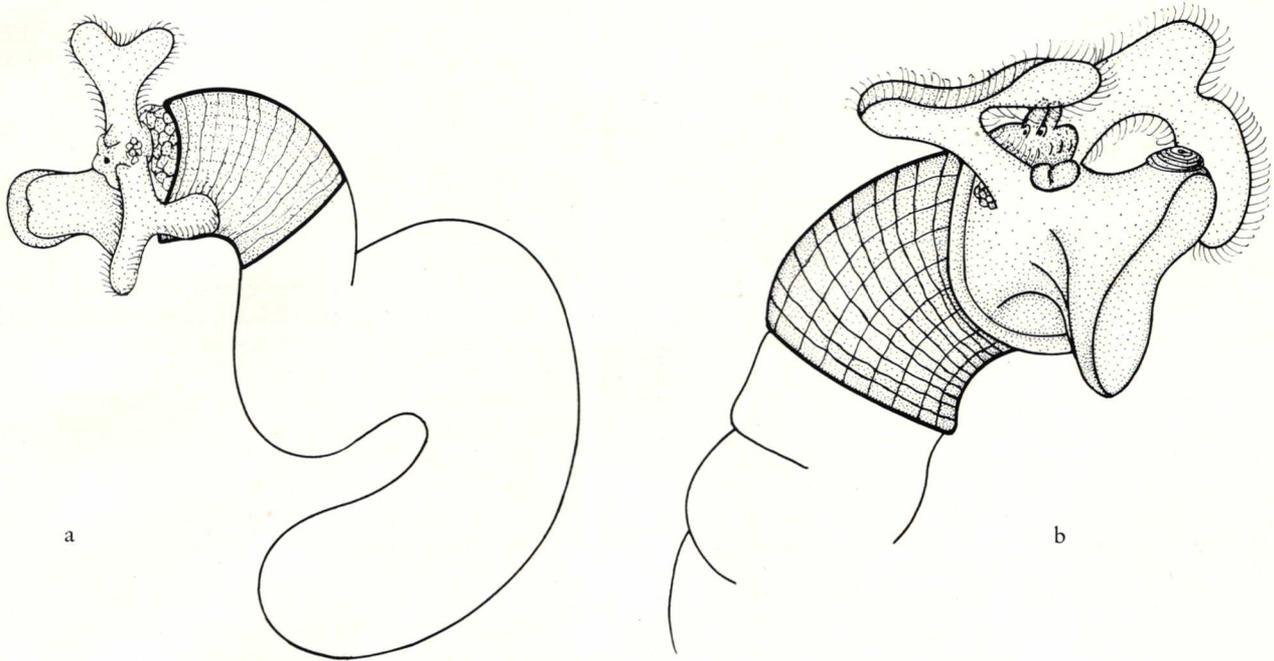


Abb. 6. Übergangsstadium vom Veliger von *Xancus angulatus* zu kriechendem Tier mit erster Ausscheidung differenzierten Periostrakums und darunter liegender aragonitischer Schale; a) Gesamtübersicht des Embryos mit nun in lockeren Windungen angeordnetem Nöhreiersack; b) Detail des Vorderpols, welcher noch ein wohlentwickeltes Velum zeigt, gleichzeitig aber auch einen bereits ausdifferenzierten Fuß mit deutlichem, sichtbarem Operkulum besitzt. Jetzt tritt das ringförmige erste Exoskelett in Erscheinung.

Transition from veliger to crawling young with first secretions of a differentiated periostracum and below it an aragonitic shell; a) total view of the larva showing the now loosely coiled-nurse-egg sac; b) detail of the frontal part with still well developed velum, but with already differentiated foot, well visible operculum and ring-shaped exoskeleton.

erkennbar. Aus der Kapsel in Meereswasser überführte Tiere geben oft noch viele vollständige Nöhreier von sich. Die 1–17 Embryonen, die jetzt in jeder Kapsel liegen, zeigen Nöhreiersäcke von bis zu 10 mm Länge.

Im Anschluß an diesen Entwicklungsstand treten neben den larvalen nun auch die endgültigen Organe stärker in Erscheinung. In der Mantelhöhle werden langgestreckte Kiemen erkennbar, das Operkulum verdickt sich und wird damit besser sichtbar, die Tentakel wachsen aus und schwarzes Pigment bezeichnet die Lage der Augen. Abbildung 6a zeigt, daß nun auch der Nöhreiersack eine beginnende Volution zeigt, die allerdings nicht vollständig ist. Nun tritt auch gleichzeitig das erste differenzierte Periostrakum und darunter die erste mineralische Schale in Erscheinung (Taf. 1, Fig. 1). Das hauchdünne, ringförmige Schälchen endet apikal am Nöhreiersack und apertural am Mantelrand. Es zeigt deutliche Anwachsstreifung und ist anfangs nur unter nun adultähnlichen Periostrakum anzutreffen. Das in Abb. 6 dargestellte Individuum ist 10 mm lang und bis zu 6 mm breit.

Im folgenden formt sich die Sohle des Fußes zu einer Kriechsohle um, während das Velum allmählich reduziert wird und schließlich verschwindet. Neben das Larvalherz tritt das endgültige Herz und die Kiemen werden deutlicher sichtbar. Mit Beginn der Schalenbildung ist der Mantelrand hinter die Schalenmündung rückziehbar, obwohl die Schale anfangs nur ein schmaler Ring ist. Die erste Schalenkulptur weist nur einfache und glatte bo-

gige Anwachsstreifen auf, später tritt eine feine Skulptur hinzu und das Periostrakum zeigt regelmäßige Bestachelung. So wie der Vorbau apertural erfolgt, so schreitet er nun auch apikal voran. Der Nöhreiersack-Hülle bzw. dem embryonalen Periostrakum kommt keine Hilfsfunktion bei der Schalenabscheidung zu, denn es liegt unregelmäßig verfaltet der glatten Schale auf. Meist zeigen nur die gerade verkalkenden Schalteile eine gute Volution, während der apikal folgende Nöhreiersack weich ist und ovale Form zeigt. Ein 13 mm langer Embryo weist so eine letzte apikale noch offene Windung auf, die einen Durchmesser von etwa 3 mm mißt, während der dahinter folgende Nöhreiersack 7 mm breit ist.

Nachdem zwei Windungen mit Kalkschale anzutreffen sind, erkennt man deutliche Kiemenbögen, deren Cilien-schlag einen kräftigen Wasserstrom in die Mantelhöhle hinein erzeugt. Die verschiedenen Individuen, die man in einer Kapsel antreffen kann, zeigen oft sehr verschiedene Größen und auch einen recht unterschiedlichen Entwicklungsstand.

Während Individuen mit zwei Gehäusewindungen auf der fein bewimperten Fußsohle herumkriechen, gleichzeitig auch noch ein recht großes Velum besitzen können, zeigen andere weniger Schalenwindungen, dafür aber schon eine vollständige Resorption des Velums.

Abb. 7 zeigt ein Individuum, welches nach Zerfallen der ins Geleinnere weisenden Kapselseite ins Meereswas-

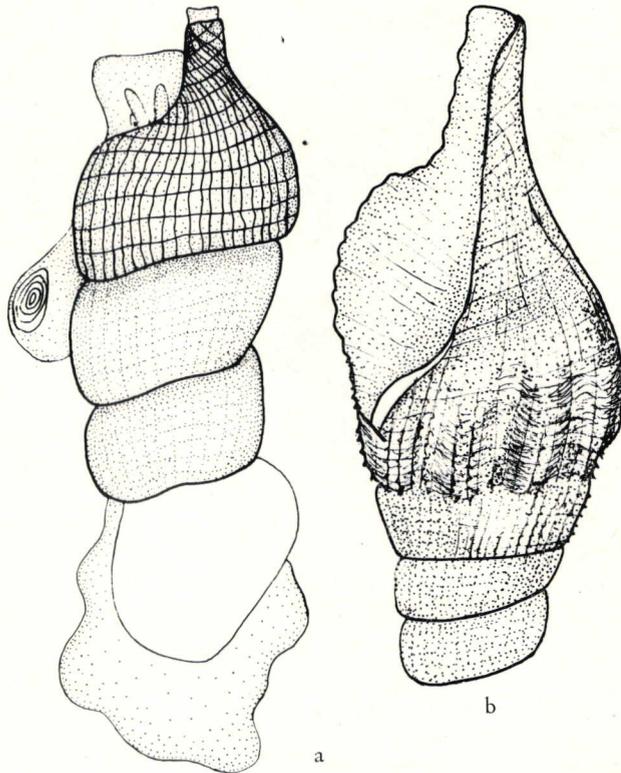


Abb. 7. *Xancus angulatus* a) Das dem in die offene Kapsel nach Auflösung der Schlupflochmembran eindringende Seewasser ausgesetzte Jungtier besitzt noch eine apikale Schalenöffnung. Aus dieser ragt das Ende des in lockere Windungen gelegten, von Mantelepithel umgebenen Nähreiersack hervor. Die nun zu weit gewordene häutige Embryonalschale ragt unregelmäßig locker darüber; b) das endgültig dem zerfallenden Gelege entschlüpfte Jungtier zeigt ebenfalls oft nur drei Windungen, weil die zuerst geformten sehr zarten Windungen schon abgebrochen sind und ein neuer Abschluß durch ein erstes dickes Septum geschaffen wurde.

a) The young animal which after dissolution of the apertural membrane of the egg-case is brought into contact with the normal seawater still owns an apical opening. Through it the loosely coiled end of the nurse-egg sac held in shape by mantle epithelium still extends outward. The membranous embryonic shell has become functionsless and extends irregularly loose over the soft apical end.

b) The animal which will finally leave the disintegrating egg-mass only owns three whorls of the shell because the first secreted apical whorls have been already eroded away and the apical end is now formed by a strong first septum.

ser entlassen wird, aber allerdings noch nicht das Gelege verläßt. Der Sinn dieser Vorsichtsmaßnahme wird sofort klar, wenn man erkennt, daß bei fast allen den Kapselinnenraum verlassenden Schlüpflingen noch kein endgültiger Abschluß des apikalen Endes des Gehäuses durch mineralische Schale erfolgte. Diese Schlüpflinge besitzen ein 0,5 bis 1,5 cm langes Gehäuse, welches 1,5 bis 2,5 Windungen zeigt. Vor dem Schlüpfen, im Inneren der Kapsel noch, kommt es zu einer weitgehenden Angleichung des Entwicklungsstandes und beim Schlüpfen sind alle Individuen adultähnliche, kriechende Jungtiere mit allerdings sehr zarter Schale und in den meisten Fällen unverkalktem weichem Apex. Nur die letzte Win-

dung, diejenige, die ein adultähnliches Periostrakum besitzt, ist ziemlich fest und haltbar. Aus dem apikalen Ende ragt also beim Schlüpfling das Ende der abgerundeten Dottermasse hervor, sowie diese wie ein viel zu groß gewordener Mantel, locker umgebende, faltige Embryonalperiostrakum. Diese nutzlos gewordene Embryonalschale wird leicht abgestreift oder reißt ein, was zu keinerlei nachteiligen Folgen für den jungen Schlüpfling führt. Es hat sich eine neue Schutzschicht des Mantelgewebes des hintersten Nähreiersackes gebildet. Hier erfolgt nun innerhalb weniger Stunden eine im Vergleich zur vorher beobachteten Schalenbildung sehr unregelmäßige Abscheidung von Aragonit, welche zu einem endgültigen Verschluss der apikalen Öffnung führt (Taf. 1, Fig. 4). Im Schutze der derben Gelegemembranen verbleiben die noch sehr zartschaligen Jungen noch einige Wochen, wobei sie vornehmlich von ihren Dotterreserven zehren, sicherlich aber auch schon Würmer erbeuten, die durch die Ritzen zwischen den einzelnen Kapseln in den Raum eindringen, der sich aus ehemaligem Kapselinnenraum und Kapselzwischenraum zusammensetzt. Die jungen Schnecken bauen hier feste, sehr dicke, neue Schalenwindungen, die in Skulptur und Morphologie vollkommen der der adulten Schalen gleichen.

Meist werden so noch 2–3 Windungen angefügt, ehe das Gelege zerfällt. Die durch apikalen Rückbau während der Embryonalentwicklung gebildeten 1 bis 2 Schalenwindungen trennt dabei frühzeitig ein Septum (Taf. 2, Fig. 6) von den Weichteilen des jeweiligen Individuums und dem restlichen Gehäuse. Sie brechen dann von den schwerer gewordenen Juvenilschalen zumeist ab, so daß von ihnen bei den endgültig zum räuberischen Leben übergegangenem Jungtieren meist kein Rest mehr zu finden ist.

Die Schalenstruktur der innerhalb der Eikapsel gebildeten Schale gleicht weitgehend der von *Buccinum undatum*. Auch hier ist der sphärolithische Beginn nur schwach entwickelt und mehr oder weniger auf die spitzen Enden der Kristallite beschränkt, die die Lamellen 3. Ordnung der Kreuzlamellenschicht bilden (Taf. 1, Fig. 1, 3). Die Anordnung in Lamellen 1. Ordnung wird gleich von Anfang an sichtbar und schon nach Bruchteilen von Millimetern Schalendicke haben sich parallel zueinander verlaufende Lamellen 1. Ordnung ausgeformt (Taf. 1, Fig. 2). Sogar eine gewisse Ordnung der Lamellen 3. Ordnung zu Lamellen 2. Ordnung ist schon erkennbar. Diese Art der mineralischen Schale, bestehend aus einer dünnen Kreuzlamellenschicht, macht den ersten Vorbau in aperturaler Richtung und den gesamten Vorbau in apikaler Richtung aus, der bis zum Schlüpfen aus der Eikapsel erfolgt. Der Augenblick des Schlüpfens oder besser des Eindringens normalen Meerwassers in den Kapselinnenraum beschließt diese Art des Vorbaus in apikaler Richtung und es erfolgt nun ein schneller Abschluß des Gehäuses durch in mehrere Schichten aufeinander gelagerten, miteinander verfilzten Kristallaggregaten (Taf. 1, Fig. 4, 5, 6; Taf. 2, Fig. 1). Die einzelnen Aggregate haben Nadel- bis Zigarrenform, sie liegen ungeordnet nebeneinander und sind durch organische Schalen-substanz fest miteinander verbunden (Taf. 1, Fig. 6; Taf. 2, Fig. 1). Die Festigkeit dieser Wand beruht stärker

auf der organischen, die Kristallaggregate miteinander verklebenden Substanz als auf den Aggregaten. Ähnlich dem dünnen frischen Röhrenvorbau von Serpeln, die ähnliche Strukturen aufweisen (W. HAAS, mündl. Mitteilung), ist auch diese Schalenbildung sehr brüchig und am adulten oder auch heranwachsenden Jungtier nicht mehr erhalten. Sie ähnelt jedoch in vielen Punkten den später während des ganzen Lebens der Schnecke immer wieder ausgeschiedenen Septen, wie noch gezeigt werden soll.

Der weitere Schalenvorbau in aperturaler Richtung nach dem Schlüpfen aus der Eikapsel ist wieder ähnlich dem von *Buccinum undatum*. Unter dem Periostrakum, welches bei *Xancus* eine komplizierte Morphologie aus Anwachsstreifen, Verdickungen und Stacheln aufweist, folgt mit einem sehr undeutlichen sphärolithischen Anfang ein feiner Kristallrasen (Taf. 2, Fig. 2, 3). Die parallel zueinander ausgerichteten Kristallite biegen in die Kreuzlamellenschicht ein und werden zu Lamellen 3. Ordnung (Taf. 2, Fig. 3). Anfangs richten sie sich noch nicht zu Lamellen 2. Ordnung aus. Nach der Stabilisierung der Lamellen 1. Ordnung in eine Richtung ordnen sie sich in einer Ebene zu Lamellen 2. Ordnung an (Taf. 2, Fig. 4). Es bleibt bei diesen schon dickeren Schalen nicht mehr bei der Anlage nur einer Kreuzlamellenschicht, sondern unter die erste dünne Schicht legt sich eine zweite, die im Winkel von 90° gedreht erscheint. Der Abschluß dieser Schale, von der dann die ersten Schalenwindungen schon abgebrochen sind, wird durch eine nach außen gewölbte Querwand, einem ersten Septum, gebildet (Taf. 2, Fig. 6). Die Kristallaggregate dieser Wand gleichen in vielem denen der ersten schnellen Schalenbildung, die zur Schließung der apikalen Gehäuseöffnung und Umhüllung der herausragenden Dottermassen diente, doch ist die nun vom größeren, weiter herangewachsenen Tier gebildete Trennwand dicker und besteht aus größeren Kristallaggregaten in nun säuliger Tracht (Taf. 2, Fig. 5, 7). Einzelne mehr organische Schichten dieses Septums zeigen durch organische Fasern miteinander verbundene Kristalle und Kristallaggregate (Taf. 2, Fig. 5), andere mehr karbonatische Schichten weisen miteinander verwachsene, verzwilligte und einander durchdringende Kristallaggregate auf (Taf. 2, Fig. 7), die im Gegensatz zum früheren nun abgebrochenen apikalen Verschuß eine feste harte Schicht ohne Porenraum bilden. Beide Schichttypen in Wechselfolge verleihen dem Septum einige Festigkeit.

Bau der Adultschale

Buccinum undatum LINNÉ

Der Vorbau der Außenlippe bleibt beim embryonalen Tier in der Kapsel auch bis zum Schlüpfen noch einschichtig, bestehend aus allmählich sich verdickender, sphärolithisch beginnender Prismenlage, die in eine wohlgeordnete Kreuzlamellenschicht übergeht (Taf. 6, Fig. 3). Erst nach dem Schlüpfen wird unter die erste Kreuzlamellenschicht wie bei *Xancus angulatus* eine zweite angelegt, die gegenüber der ersten um 90 Grad verdreht ist. Bei heranwachsenden und adulten Tieren folgen unter dem Periostrakum im Gegensatz zu den bei *Xancus* angetroffenen Verhältnissen einige dicke Prismenschichten

(Taf. 6, Fig. 5, 6), oft schon mit dünnen Einschaltungen von Kreuzlamellen dazwischen.

Wenn letztere ausgebildet sind, so bleibt die Ausrichtung der Lamellen über die sie trennenden Prismenschichten hinweg die gleiche (Taf. 6, Fig. 6). Bei verschiedenen Individuen und auch an verschiedenen Gehäuseabschnitten des gleichen Individuums sind unterschiedlich viele Prismenschichten unter dem Periostrakum anzutreffen. Die sich dann endgültig durchsetzende auf sie folgende Kreuzlamellenschicht wird von einer ebenso dicken, 90° zu ihr gedrehten Kreuzlamellenschicht unterlagert. Sie wächst gleichzeitig mit der ersten Schicht im hinteren inneren Teil der Außenlippe auf (Taf. 6, Fig. 7). Soweit gleichen die Verhältnisse des Schalenaufbaus von *Buccinum undatum* denen von *Xancus angulatus*. Doch bei heranwachsenden und adulten *Buccinum*-Gehäusen tritt im Inneren des Gehäuses noch ein drittes Schichtglied auf, welches zeitlich zugleich mit den beiden Kreuzlamellenschichten sekretiert wird (Taf. 6, Fig. 7). Diese Schicht wächst in wirtelig angeordneten Kristalliten vorwärts (Taf. 7, Fig. 4). Die hierdurch entstandenen, unregelmäßig runden Bezirke stehen in wenig geordneten, welligen Reihen auf der Wuchsoberfläche nebeneinander (Taf. 7, Fig. 2, 3). Im Bruch treten uns Sphärolithsektoren entgegen (Taf. 7, Fig. 2, 5), die BÖGGILD [4] »composite prismatic structure« nannte. Sie bestehen nach seiner Beschreibung aus größeren Prismen, die wiederum aus kleineren Prismen in federähnlicher Weise zusammengesetzt sind. Die Prismen 1. Ordnung stehen dann fast senkrecht in der Schalenwand, während die Prismen 2. Ordnung in dieser Struktur nach unten hin auseinanderlaufen. Allerdings interpretierte BÖGGILD diese Schicht als in der Schale außen liegende, d. h., zuerst unter dem Periostrakum noch vor den Prismen- und Kreuzlamellenschichten abgelagert. Seine Fig. 3 auf Taf. 12 läßt aber erkennen, daß hier diese Schicht eine erodierte Oberfläche aufweist. In der Tat sind bei *Buccinum undatum* aus der Oosterschelde derartige sekundäre Schichten infolge Erosion der obersten Schalenschicht sehr häufig anzutreffen. Jedoch fehlt hier immer auch das Periostrakum. »Composite prismatic structure« tritt bei jungen Individuen erst etwa bei oder nach der Bildung der dritten Gehäusewindung unter den Kreuzlamellen in Erscheinung. Sie ist also eine nur spätontogenetisch vorkommende Schalenkomponente. Die juvenilen Windungen sind in der Regel noch sehr dünnchalig und ihre äußeren Schalenschichten werden durch Abrasion und Lösung leicht abgetragen.

Anschließend können ähnlich, wie noch bei *Xancus* beschrieben werden wird, eine oder mehrere Schichten von innen angefügt werden. Dabei folgt direkt auf die Schicht der Sphärolithsektoren eine neue Kreuzlamellenschicht und auf diese kann wiederum eine Schicht mit Sphärolithsektoren folgen usw. (Taf. 7, Fig. 6).

Der Vorbau der Innenlippe erfolgt bei *Buccinum* genauso wie bei *Xancus*, indem auf eine Zone mit Schalen säuberung ein dichter Rasen feiner senkrecht zur Oberfläche angeordneter Kristallite folgt. Weiter zum Inneren der Apertur zu ordnen sich die Prismen dieses Rasens zu Bündeln gleicher Richtung, bis dann schließlich Kreuz-

lamellen entstehen. Noch weiter innen wachsen zur gleichen Zeit die wirteligen Sphärolithsektoren der inneren Schalenlage (Taf. 7, Fig. 4).

Bei adulten Tieren sind zumeist die apikalen, drei bis vier Windungen durch Septen abgeschlossen (Taf. 8, Fig. 1). Die Ausbildung dieser Septen gleicht weitgehend der bei *Xancus* beschriebenen. Zigarrenförmige, sphärolithisch aufgebaute Kristallaggregate können, durch organische Lagen miteinander verbunden, die dünnsten Septen aufbauen (Taf. 8, Fig. 4), oder die Basislage eines dickeren Septums bilden (Taf. 8, Fig. 3). Die Einzelkristalle miteinander verwachsener Kristallaggregate richten sich zumeist nach innen in senkrecht zur Wachstumsfront orientierte Prismen aus (Taf. 8, Fig. 2), die sich hier im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Xancus* in Kreuzlamellenschichten ausrichten können. Bei Septen, die bereits von nachfolgenden Septen vom Weichkörper abgeriegelt wurden, erfolgt oft ein Weiterwachsen der innersten Kristallitenden (Taf. 8, Fig. 5, 6). Es bilden sich dabei gut ausgeformte Kristallköpfe und Rosetten (Taf. 8, Fig. 6).

Xancus angulatus SOLANDER

Der Schalenvorbau des jugendlichen Tieres erfolgt mehr oder weniger durchgehend, wenn die Ernährungslage des Individuums normal ist. Dabei wird die Außenlippe der Apertur genau so weitergebaut, wie es für das noch im Gelege nach dem Schlüpfen verbleibende Jungtier bereits geschildert wurde. Unter dem mit Stacheln verzierten dicken Periostrakum folgt ein aus gleichgerichteten Prismen bestehender Kristallrasen, der sich durch Umbiegen der einzelnen Kristallite in zwei Richtungen in eine Kreuzlamelle ausformt, wobei sich dann schnell Lamellen 1., 2. und 3. Ordnung ausdifferenzieren. Die Lamellen 3. Ordnung gehen zwar aus den Kristalliten, die den Rasen der ersten Prismenschicht bilden, hervor, sind jedoch nun randlich gut begrenzte Balken von gleichförmiger Dicke (Taf. 3, Fig. 1, 2, 4). Die erste Kreuzlamellenschicht ist nicht mächtig, wobei allerdings diese Mächtigkeit stark von der relativen Größe des Außenlippe bauenden Individuums abhängt. Nach einiger Zeit des Wachstums tritt wenige mm-cm hinter dem Wachstumsrand der Außenlippe ein Wechsel in der Richtung der Kreuzlamellen ein, so daß nun die Bänder der Lamellen 1. Ordnung im rechten Winkel auf den Bändern der Lamelle 1. Ordnung der darunter liegenden Schicht zu liegen kommen (Taf. 3, Fig. 1, 2, 3). Diese zweite Kreuzlamellenschicht kann nun sehr dick werden und ihr wird im Bereich des Aperturrandes beim vorbauenden jungen Tier keine Schicht mehr darunter gelagert. Das Umbiegen der ersten Kreuzlamellenschicht in die im Winkel von 90° zu ihr gedrehten zweiten Kreuzlamellenschicht erfolgt dadurch, daß sich die Lamellen 3. Ordnung im Bogen aus der alten in die neue Richtung drehen (Taf. 3, Fig. 3). Es erfolgt also kein abrupter Wechsel mit Beendigung des Wachstums der Lamellen 3. Ordnung, sondern nur eine Neuordnung und ein Einlenken in die neue Ausrichtung.

Die Innenlippe der Apertur schiebt sich auf der Unterlage der Außenseite der vorherigen Windung fort. Hierbei ist besonders bei schon größeren Individuen die alte

Oberfläche verschmutzt, zerbohrt oder von Fremdorganismen bewachsen. Vor der Wuchszone der Innenlippe ist daher bei *Xancus angulatus* eine Zone zu beobachten, an der offensichtlich mit Hilfe von lösenden Ausscheidungen des Mantelrandes altes Periostrakum, locker ansitzende Fremdorganismen und aufgelockerte Schalen-schichten abgelöst werden (Taf. 4, Fig. 1). Die Abgabe kalklösender Substanzen zeigt sich dadurch, daß bei Schale sekretierenden Individuen vor der aktiven Wuchszone immer eine Zone mit frisch abgeätzter alter Schalensubstanz anzutreffen ist. Die Karbonatanlösung dringt allerdings nicht so tief in die alte Schale ein, um die ganze Schicht abzutragen, die von Bohrorganismen durchsetzt ist. Bohrgänge werden vielmehr von der vorrückenden Karbonatabscheidung verschlossen (Taf. 4, Fig. 2). Hierbei wächst in den Rinnen und Löchern ein feinerer Aragonit-Kristallrasen auf, als daneben auf angeätzte alte Schalenoberfläche der alten Windung. Der vorrückende Kristallrasen besteht aus dicht nebeneinanderstehenden Kristalliten etwa gleichmäßiger Dicke, die eine Prismenschicht bilden (Taf. 4, Fig. 2, 4). Die Innenlippe bzw. der glänzende Kallus, besteht nur randlich aus parallel zueinander aufwachsenden Kristalliten. Ist das Schalenwachstum des Tieres groß, so folgt schon nach wenigen Millimetern Abstand vom Außenrand eine Ausordnung der Prismen zu in verschiedenen Richtungen geneigte Kristallitbündel (Taf. 4, Fig. 3), die dann schnell zu regelmäßiger Kreuzlamellenstruktur auswachsen (Taf. 4, Fig. 4). Bei Tieren mit geringem Schalenwachstum oder Wachstumsstillstand besteht die ganze Oberfläche der sichtbaren Innenlippe bzw. des Kallus aus einem Prismenrasen.

Die Wechselfolge von Wachstum und Wachstumsunterbrechungen läßt sich besonders gut im Querbruch der Kalluslagen der Innenlippe erkennen (Taf. 4, Fig. 4). Längere Schalenbauperioden zeigen sich durch dicke Kreuzlamellenlagen an, Unterbrechungen werden durch Prismenschichten ausgewiesen. Eine besonders interessante Tatsache ist hierbei, daß die Information der in den Kreuzlamellen ausgebildeten Richtung der Lamellen 1., 2. und 3. Ordnung in der Prismenschicht erhalten bleibt. Folgt also auf die Prismenschicht eine neue Kreuzlamelle, so zeigt diese die gleiche Anordnung der Kristallite wie sie in der unter der Prismenschicht gelegene Kreuzlamelle zu beobachten ist.

Das im Schalengehäuse verborgene Mantelepithel kann ebenso wie das Mantelepithel nahe der Mündung alle bisher beobachteten karbonatischen Schalenstrukturen abscheiden. Wachstumsstillstand eines Individuums zeigt sich auch hier durch die Ausbildung eines Prismenrasens an (Taf. 4, Fig. 5, 6).

Da Individuen dieser Art im flachen durchlichteten Bereich der tropischen Karibe leben und sich zur Nahrungssuche und -aufnahme langfristig auf der Sedimentoberfläche aufhalten, oder sich gar im ausgewachsenen Stadium nicht einmal mehr vollständig im Sediment eingraben können, wenn sie ruhen, finden sich viele inkrustierende aber auch bohrende Organismen als Besiedler der Schale ein. Durch diese Organismen wird die Schale dauernd aufgelockert und zerstört, so daß eine innere Sekretion von Schalenschichten eine Lebensnotwendigkeit

für die Schnecke ist. Im Gehäuseinneren werden daher oft, zeitlich nicht mit aperturalem Schalenbau verknüpft, dicke Kreuzlamellen angefügt. Dies erfolgt wahrscheinlich als Reaktion auf die Schale durchdringende, das Mantelepithel reizende Impulse durch bohrende Organismen. Bei der darauf erfolgenden Schalensekretion wird weder der Richtung der Kreuzlamellenschichtungen der letzten Lage gefolgt, wie es bei der Innenlippe der Apertur zu beobachten war, noch werden abwechselnd Lagen von Kreuzlamellen mit Lamellen der 1. Ordnung in 90° Verschiebung zueinander angelegt (Taf. 4, Fig. 5). Es scheint vielmehr, als wäre die Information nach jeder Anfügung einer neuen inneren Schalenschicht verlorengegangen und jede Schicht beginne in von der vorherigen unabhängigen Weise. Die Basis einer jeden solchen Schicht bildet, wie auch bei Schalenaufwuchs unter dem Periostrakum, eine Prismenschicht, deren Kristallite sich dann nach innen hin in die Lamellen 1., 2. und 3. Ordnung der Kreuzlamelle anordnen (Taf. 4, Fig. 6).

Im apikalen Bereich tritt neben die Schalenverdickung noch die Bildung von Septen (Taf. 5, Fig. 1). Die Art ihrer Ausformung ist bei *Xancus* schon seit dem Schlüpfen aus der Eikapsel deutlich vorhanden. Septen werden nicht nur als Reaktion auf die allmähliche Zerstörung der apikalen Windungen durch bohrende Organismen gebildet, sondern treten auch dort in Erscheinung, wo Individuen fast gar keine Erosion der apikalen Schalteile zeigen. Trotzdem sind bei ihnen im ausgewachsenen Zustand zumeist die ersten 5–6 apikalen Windungen durch eine Aufeinanderfolge verschieden dicker, in verschiedenem Abstand zueinander stehender Septen abgeschnürt (Taf. 5, Fig. 1). Schneidet man den apikalen Gehäuseteil eines großen ausgewachsenen Individuums vorsichtig auf, bis man an das zuletzt gebildete Septum kommt, so erkennt man, daß hier der Umriß des gerundeten Endes des Eingeweidessackes nachgeformt ist. Dieses nicht dicht der abgeschnürten Schalenwand anliegende sackförmige Gebilde dient nur in sehr geringem Umfang der Festigkeit der Schale und ist isoliert recht brüchig. Die Funktion zumindest dieses letzten vom adulten Tier gebildeten Septums liegt dann wohl eher darin, das Ende des Eingeweidessackes zu umhüllen, der sich aus den für ihn zu eng gewordenen apikalen Windungen zurückgezogen hat, als Schutz vor eindringenden Bohrorganismen zu gewähren.

Die ersten Lagen eines Septums gleichen in ihrem Aufbau weitgehend den Schalenbildungen (Taf. 5, Fig. 2), die beim gerade geschlüpfen Tier am noch offenen apikalen Gehäuseende auftreten und dann beim juvenilen Tier zum Abschluß der zum Teil abgebrochenen Embryonalwindungen gebildet wurde. Allerdings formen sich jetzt größere Kristallaggregate (Taf. 5, Fig. 3), doch ist ihre Anordnung ähnlich. Zuerst treten Sphärolithe in Erscheinung, die zu zweispitzigen oder zigarrenförmigen Kristallaggregaten auswachsen können und durch organische Schichten miteinander verbunden eine erste Querwand bilden (Taf. 5, Fig. 2, 3). Bei engerem Zusammenrücken der Aggregate verwachsen diese randlich und können dann bei weiterem Dickenwachstum des Septums zu grobkristallinen Prismen, die senkrecht zur Wachs-

tumsoberfläche ausgerichtet sind, auswachsen (Taf. 5, Fig. 4, 5).

Diskussion der Befunde

Der Ablauf der Bildung der embryonalen Schale bei *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* zeigt auf, daß hier nicht einfach nach Abschluß der Ausformung der Schalendrüse mit dem Bau einer kontinuierlich größer und dicker werdenden Schale begonnen wird, sondern daß hier vielmehr eine stufenweise Entwicklung erfolgt. Daher entsprechen die Verhältnisse auch nicht denen, die wir bei *Lymnaea stagnalis* (TIMMERMANS [16]) antreffen, wo schon nach 3 Tagen der Embryonalentwicklung das larvale Schalengehäuse dem adulten gleicht.

Bei dieser Pulmonate sollen schon bei drei Tagen alten Embryonen die verschiedenen schalenabscheidenden Mantelzonen in gleicher Weise zu unterscheiden und bereits ähnlich scharf voneinander getrennt gelegen sein, wie bei adulten Tieren (TIMMERMANS). Dagegen zeigen die beiden in dieser Studie untersuchten Neogastropoden vielmehr verschiedene Arten der Schalenbildung, die während verschiedener Entwicklungsstadien innerhalb der Ontogenese aufeinander folgend in Erscheinung treten. Bei beiden Formen erweist sich die erste embryonale Schale als ein glattes, dehnbare Häutchen, welches nicht die Funktion eines Exoskeletts erfüllen kann, sondern anfangs nur die Funktion einer Außenmembran des apikalen Poles des Embryos und später die der Hülle des Nähreiersackes erfüllt. Ähnliche Embryonalschalen zeigen auch die Embryonen anderer Nähreier verzehrender Prosobranchier. Sie wurden von mir bisher bei *Murex trunculus* (LINNÉ), *M. brandaris* (LINNÉ), *M. brevisfrons* (LAMARCK) und *Nucella lapillus* (LINNÉ) aus der Familie Muricidae, *Columbella rustica* (LINNÉ) und *C. mercatoria* (LINNÉ) aus der Familie Columbellidae, *Pisania maculosa* (LAMARCK) und *Cantharus dorbignyi* (PAYRAUDEAU) aus der Familie Buccinidae, *Fasciolaria tulipa* (LINNÉ) und *Leucozonia nassa* (GMELIN) aus der Familie Fascioliariidae und *Voluta virescens* (SOLANDER) aus der Familie Volutidae beobachtet (BANDEL [2]).

Aber auch solche Arten, die sich ohne Aufnahme von Nähreiern entwickeln, und damit den größten Anteil unter den marinen Prosobranchiern stellen, zeigen in der Regel eine Embryonalschale, die sich in ihrer Skulptur stark von der darauf folgenden Adult- oder Larvalschale unterscheidet BANDEL [2]. Bei solchen Arten, deren Junge aus der Eikapsel als Veligerlarven freischwimmend ins Meerwasser entlassen werden, wird allerdings zumeist von Anfang an ein festes, stützendes Außenskelett ausgeschieden. Arten, deren Junge bis zum Abschluß oder bis nach Abschluß der Metamorphose in der Eikapsel verbleiben, stehen vermittelnd zwischen beiden vorher beschriebenen Entwicklungstypen. Hierüber sind eigene Untersuchungen im Gange.

Das späte Auftreten einer festen, zusammenhängenden Kalkschale ist ebenfalls nicht auf die beiden untersuchten Arten beschränkt, sondern bei heranwachsenden Prosobranchiern vielmehr eine allgemeine Erscheinung.

Bei den meisten Arten mit Nöhreieraufnahme dürfte der Vorgang der Kalkschalenbildung ähnlich verlaufen, wie für *Buccinum undatum* hier beschrieben, während bei *Xancus angulatus* ein Sonderfall vorliegt. Allerdings dürfte für eine Anzahl von Vertretern der Gattung *Xancus*, die sich bis in das Eozän zurück verfolgen läßt (ABBOTT [1]), die hier beschriebene Art der Schalenbildung ebenfalls zutreffen. Das zeigten auch eigene Beobachtungen an den apikalen Windungen einiger rezenter Vertreter. Das Gelege von *Xancus pyrum* beschrieb HORNELL [11]. Es besteht ebenfalls aus 25–30 randlich ineinandergreifenden Kapseln, die an einem gemeinsamen Strang befestigt sind. Nach Angaben von CHIDAMBARAN u. UNNY [5] entwickeln sich in jeder Kapsel nur 3 bis 6 Embryonen zu 9 mm langen und 5 mm breiten kriechenden Jungtieren mit zarter Schale von 3–4 Windungen. Diese verbleiben dann sicherlich noch im Gelege, wobei ebenfalls die apikalen Windungen abbrechen und ein fester Verschluss durch ein erstes Septum erfolgt. Diese festen, apikalen Windungen sind dann auch an heranwachsenden und adulten Tieren noch zu beobachten.

Gerade durchgeführte Untersuchungen an Prosobranchierlarven aus dem Mittelmeer zeigten, daß eine feste Kalkschale auch bei Formen ohne Nöhreieraufnahme sehr spät in der Embryonalentwicklung auftritt. Dabei konnte festgestellt werden, daß die embryonale Schale (Schale bis zum Schlüpfen aus der Eikapsel) und die larvale Schale (Schale, die während des Aufenthaltes als freischwimmende Veligerlarve im Plankton) mit zu den transitorischen Organen gerechnet werden können, an deren Stelle während der Metamorphose andere Schalen-elemente treten. Zu diesen zählt ein adulttypisches Periostrakum und eine aus festen zusammenhängenden Schichten gebildete mineralische Schale. Im Gegensatz allerdings zu den Organen des Weichkörpers, wie Larvalherz, Larvaldarm und Larvalniere, kann die Schale nicht resorbiert werden, sondern bleibt erhalten. Sie erfüllt nun aber nicht mehr ihre Funktion als leichtes, festes Exoskelett eines freischwimmenden Planktonten oder als dehnungsfähiges Nöhreiersack-Häutchen der in den Kapseln bis nach der Metamorphose verbleibenden Nöhreierfresser.

Betreffs der Ultrastruktur der ersten karbonatischen Schalenbildungen können die bei *Xancus* und *Buccinum* beobachteten Verhältnisse aufgrund der noch sehr geringen Kenntnisse auf diesem Gebiet bei anderen Molluskenlarven noch nicht in ein System eingepaßt werden. Es zeigt sich jedoch aus vorläufigen Untersuchungen vornehmlich an den Juvenilschalen von Meso- und Neogastropoden, daß sowohl sofort geordnete Kreuzlamellen, als auch Abscheidungen ziemlich ungeordneter Kristallaggregate neben sphärolithisch beginnenden Prismenschichten wohl die häufigsten Typen der allerersten Kalkabscheidung sind.

Der nach Abschluß der Metamorphose der Larven folgende Schalenbau zeigt dann bei anderen, eine rein aragonitische Schale besitzenden Prosobranchiern meist den beiden hier beschriebenen Arten ähnliche Verhältnisse. Nach einem mehr oder weniger deutlich aus Sphärolithen bestehendem Anfangs-Kristallrasen unter

dem Periostrakum erfolgt die Ausformung zu einer oder mehreren, mehr oder weniger dicken Prismenschichten, die dann ohne Unterbrechung durch Ausrichtung der Kristallite zu gleichgerichteten Bündeln in Kreuzlamellen übergehen. Auch die bei beiden Arten im Vorbau der Außenlippe beobachtete Zweischichtigkeit der Kreuzlamellenlagen ist als Regelfall bei Meso- und Neogastropoden mit aragonitischer Schale zu betrachten.

Die »composite prismatic structure« Innenschicht im Sinne BÖGGILD's [4], die dann noch zusätzlich bei *Buccinum undatum* an nach dem Schlüpfen gebauten Schalenpartien innen angefügt wird, ist bisher in dieser Ausbildung bei anderen Arten der Meso- und Neogastropoden unbekannt. Schichten mit besser geordneten, oft glatt säulenartigen Einheiten ähnlichen Aufbaus finden sich bei einigen Archaeogastropoden (ERBEN [6, 7]; ERBEN, FLAJS u. SIEHL [8]) sowie auch bei ectocochleaten Cephalopoden (ERBEN, FLAJS u. SIEHL [8]). Bei den Polyplacophoren gibt es im Tegmentum ähnliche Strukturen, die allerdings parallel zur Oberfläche ausgerichtet sind (HAAS [10]).

Die Bildung von Septen tritt häufig bei Gastropoden auf und kann nach Angaben von YOCHELSON [17] schon bei ordovizischen Archaeogastropoden beobachtet werden. Septenbildung stellt jedoch nicht die einzige Art dar, mit der rezente Prosobranchier ihre apikalen frühen Schalenlumina verschließen (BANDEL u. HEMLEBEN, 1975). Viele Arten füllen die jungen Windungshohlräume vollständig durch fortwährende Verdickung der Wände bis zur vollständigen Auffüllung derselben, wobei oft (etwa bei Vertretern der Gattung *Strombus* besonders gut zu erkennen) die apikalwärts gerichtete Wand im Vergleich zu den seitlichen Wänden besonders stark verdickt wird. Bei rezenten Vertretern der Prosobranchier scheinen etwa gleich viele Arten ihre apikalen Gehäuselumina entweder massiv zu füllen oder durch Septen abzuschließen. Häufig treten innerhalb einer Art beide Formen des Apikalabschlusses der Gehäuse auf.

Die mineralischen Schalenabscheidungen zeigen eine deutliche Abstufung in ihrer Ausformung. Die einfachste und schnellste Art der Kalkabscheidung erfolgt durch Sekretion eines kalziumkarbonatreichen Schleims durch das Mantelepithel. In diesem Schleim erfolgt dann ohne weitere ordnende Einflußnahme des belebten Gewebes eine Auskristallisation von Aragonitaggregaten, gefolgt von einer Polymerisation der organischen Komponenten. Diese binden dann die Kristallaggregate in Form von Fibern und Lamellen aneinander. Dieser einfachste Typ der Schalenbildung ist im apikalen Endverschluss der Schale des Schlüpfings von *Xancus angulatus* gut dokumentiert. Hier scheidet der noch keine vollendete Volution zeigende letzte, nur vom Mantel und eine zu weit und nutzlos gewordene Embryonalschale umgebende Ausläufer des Nöhreiersackes eine Form der Schale ab, wie wir sie zum Beispiel bei den Röhren einiger Serpuliden kennen (W. HAAS, mündl. Mitt.). Die Größe der zuerst ausgeschiedenen Kristallaggregate ist hierbei lediglich von der Masse des ausgeschiedenen Schleimes abhängig. Bei der Bildung des ersten Septums, welches sich nach dem Abbrechen der ersten zartwandigen Schalenwindungen den apikalen Abschluß der *Xancus*-Schale

bildet, tritt unter dem oben geschilderten ersten Außenhäutchen eine etwas andere Schalenabscheidungsform hinzu. Nachdem durch die erste Wand ein Abschluß nach außen erfolgte, kann nun immer neue Schleimsubstanz mit neuem Calciumkarbonat vom Mantel sekretiert werden, so daß die Kristallaggregate miteinander verwachsen und sich schließlich zu einer Prismenschicht ausrichten. Ihre einzelnen Kristalle weisen mit ihrer morphologischen Längsachse in die Richtung des Wachstums, also nach innen. Hier tritt ebenfalls noch keine ordnende Einflußnahme des Gewebes auf das Wachstum der Kristalle auf, außer bei der Nachlieferung neuen Baumaterials. Diese Art des Vorbaues ist in den inneren Septen von *Buccinum* und *Xancus* zumeist verwirklicht.

Bei dickeren Septenwänden von *Buccinum* findet dann eine allmähliche Ausrichtung der Prismen zu Kreuzlamellen statt. Dem geht eine Angleichung der Prismengestalt und breite zu der der Lamellen 3. Ordnung voraus. Bei diesen nun ist ein so hoher Ordnungsgrad erreicht, daß das Mantelepithel einen direkten Einfluß auf das Wachstum der Kristallite ausüben muß.

Der normale Vorbau und die Verdickung der Schale außerhalb der Septenbildung erfolgt bei *Xancus angulatus* und *Buccinum undatum* in sehr geordneten Bahnen. Nach dem Beginn mit sehr undeutlichem, winzigem sphärolithischem Anfangswuchs, folgt zumeist ein Rasen gleichgerichteter, gleichdicker Kristallite. Diese formen sich dann mehr oder weniger rasch zu Kreuzlamellen aus, die sich im Falle von *Buccinum undatum* zu sphärolithisch aufgebauten Säulen umbilden können. Das kleinste Element, der einzelne Kristallit in Sphärolithsektoren- und Prismenschicht oder die Lamelle 3. Ordnung in der Kreuzlamelle zeigt dabei immer gleiche Dimension, wohingegen Prismenschichten, Sphärolithsäulen und Kreuzlamellen 1. Ordnung stark in ihrer Breite und Höhe schwanken können. Alle drei aus diesem gleichartigen Grundkristallit aufgebauten Strukturen werden vom schalenbauenden Tier auch gleichzeitig dicht nebeneinander ausgeschieden. Dies läßt sich gut an Azetatabzügen, die von quer zur Wachstumsrichtung geschnittener Schalen gemacht werden, zeigen. Hier treten die Wachstumslinien besser als beim Rasterelektronenmikroskopischen Bild hervor (Taf. 7, Fig. 5). Man erkennt (Taf. 7, Fig. 5), daß eine solche Anwachslinie aus der Basis der Kreuzlamellenschicht heraustreten kann und in die obere Region der Prismenschicht oder der Sphärolith-Säulenschicht eintreten kann.

Man kann bei einem während der Schalsekretion getöteten Tier auch einen Streifen aus der Schale heraus schneiden und dessen Innenfläche mit dem Rasterelektronenmikroskop betrachten. Dies erfolgte bei *Buccinum*, wobei der Schalenstreifen vom Rande des Innenkallus bis in die Hälfte der letzten Windung hinein reichte. Betrachtet man die Ausrichtung der Kristallite auf der Oberfläche, so zeigt der Kallusrand gleichgerichtete Spitzen des Prismenschichtenkopfes, der dem Außenlippenrand gegenüberliegende Innenlippenteil in zwei Richtungen weisenden Enden der Einzelkristallite der Lamellen 3. Ordnung und im Gehäuseinneren gelegene Schale die radial in alle Richtungen weisende wirtelige An-

ordnung der Kristallitspitzen der Sphärolithsektorenschicht in nebeneinander liegenden Rosetten.

Die Information »Richtung der Lamellen 1., 2. und 3. Ordnung« der Kreuzlamellenschichten bleibt in einer Wechselfolge derselben mit Prismenschichten zumeist in den Prismenschichten erhalten. Das bedeutet, daß die über einer Prismenschicht etwa dem Innenkallus folgende Kreuzlamelle so weiterwächst, als wäre sie direkt an die unter der Prismenschicht gelegene Kreuzlamelle angefügt worden. Dies beweist eine enge Verwandtschaft dieser beiden Schalenbautypen in diesem Fall.

Literaturverzeichnis

- [1] ABBOTT, R. T.: The genera *Xancus* and *Vasum* in the Western Atlantic. – *Johnsonia*, 2: 201–218 (1950).
- [2] BANDEL, K.: Das Embryonalgehäuse karibischer Meso- und Neogastropoden (Mollusca). – *Abh. Akad. Wiss. Lit., math. naturw. Kl.*, (1975 a).
- [3] BANDEL, K.: Morphologie der Gelege und ökologische Beobachtungen an Buccinaceen (Gastropoda) aus der südlichen karibischen See. – *Bonner Zool. Anz.*, im Druck (1975 b).
- [4] BÖGGILD, O. B.: The shell structure of the mollusks. – *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, 2: 231–326, Abb. 1–10 (1930).
- [5] CHIDAMBARAM, K. u. UNNY, M.: Certain observations on the development of the sacred chank, *Xancus pyrum* (LINN.). – *Proc. zool. Soc. Lond.*, 117: 528–532 (1947).
- [6] ERBEN, H. K.: Anorganische und organische Schalenkomponenten bei *Cittarium pica* (L.) (Archaeogastropoda). – *Biominalisation*, 3: 51–60 (1971).
- [7] ERBEN, H. K.: Ultrastruktur und Aminosäuren-Verhältnisse in den Schalen der rezenten Pleurotomariidae (Gastropoda). – *Biominalisation*, 6: 12–31 (1972).
- [8] ERBEN, H. K., FLAJS, G. u. SIEHL, A.: Über die Schalenstruktur von Monoplacophoren. – *Abh. Akad. Wiss. Lit., math. naturw. Kl.*, 1: 1–24, Abb. 1–2, Mainz (1968).
- [9] FIORONI, P.: Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda). – *Rev. suisse Zool.*, 73: 621–876 (1966).
- [10] HAAS, W.: Untersuchungen über die Mikro- und Ultrastruktur der Polyplacophorenschale. – *Biominalisation*, 5: 3–52 (1972).
- [11] HORNELL, J.: The common molluscs of South India. – *Madras Fish. Bull.*, 11: 1–97 (1921).
- [12] LEBOUR, M.: The eggs and larvae of British prosobranchs with special reference to those living in the plankton. – *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 22: 105–166 (1937).
- [13] PORTMANN, A.: Der Einfluß der Nahrer auf die Larven-Entwicklung von *Buccinum* und *Purpura*. – *Morph. Ökol. Tiere*, 3: 526–541 (1925).
- [14] SCHÄFER, W.: Über die Bildung der Laichballen der Wellhorn-Schnecken. – *Natur u. Volk*, 85: 92–97 (1955).
- [15] THORSON, G.: Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. – *Medd. Komm. Dan. Fisk. Havunders.*, 4: 1–523 (1946).
- [16] TIMMERMANN, L. P. M.: Studies in shell formation in Molluscs. – *Netherl. Zool.*, 19: 417 (1969).
- [17] YOCHELSON, E. L.: A new Upper Devonian gastropod and its bearing on the problems of open coiling and septation. – *Smithsonian Contr. Paleobiology*, 3: 231–241 (1971).

Tafelerläuterungen:

TAFEL 1

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von *Xancus angulatus*.

Fig. 1. Anbruch des ersten Schalenringes der Larve. Blick auf die Schalenaußenseite und die Bruchkante. Periostrakum abpräpariert $\times 2100$; L.Nr. 30292; A.Nr. 1093/40.

Brocken first ring of shell of the larva. View onto the outside of the shell and the broken shell. Periostracum has been removed. $\times 2100$.

Fig. 2. Aufblick auf die Schaleninnenseite einer larvalen Schale mit deutlich ausgerichteten Kreuzlamellen. $\times 2150$; L.Nr. 30296; A.Nr. 1093/44.

View onto the inner surface of the larval shell with well ordered crossed lamellar layer. $\times 2150$.

Fig. 3. Bereits etwas verdickte Kreuzlamellenschicht des apikal vorgebauten Schalenteiles einer Larve. Aufblick und Anbruch. $\times 2100$; L.Nr. 30292; A.Nr. 1093/40.

Somewhat thickened crossed lamellar layer of the part of the shell which grew in apical direction. Seen onto the upper surface and the fracture face of the shell. $\times 2100$.

Fig. 4. Übersichtsbild des nach dem Schlüpfen aus der Eikap- sel schnell verkalkten, nur in unregelmäßige Windungen ge- legten apikalen Gehäuseteiles. $\times 20$; L.Nr. 31623; A.Nr. 1138/22.

General view of the apical part of the shell that has been closed rapidly with calcareous material right after hatching from the egg-case. $\times 20$.

Fig. 5. Querbruch durch die zuletzt geschlossenen, apikalen Windungen (Fig. 4) zeigt durch organische (hier zumeist weg- gelöste) Substanz verkittete Schicht ungeordneter, säuliger Aragonitkristallite. $\times 980$; L.Nr. 30997; A.Nr. 1116/8.

Transverse fracture of the last apical whorls (Fig. 4) showing a layer build of aragonitic needles arranged without order and held together by organic material (here partly removed) $\times 980$.

Fig. 6. Aufsicht auf in Fig. 4 gezeigte apikale Windung läßt Kristallaggregate, die nur vereinzelt miteinander verwachsen, zumeist durch organische Schalenschichten verbunden sind, erkennen. $\times 2100$; L.Nr. 31626; A.Nr. 1138/25.

View onto the in fig. 4 shown apical whorl shows aggregate crystals which are only rarely intergrown with each other and are connected to each other by organic shell layers. $\times 2100$.

TAFEL 2

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von *Xancus angulatus*.

Fig. 1. Auf der Taf. 1, Fig. 6 dargestellte Kristallaggregate zeigen in stärkerer Vergrößerung ihre zusammengesetzte Natur und die lamellige bis fibröse organische Schicht, die sie miteinander verbindet. $\times 5300$; L.Nr. 31627; A.Nr. 1138/26.

Crystal aggregates shown on Taf. 1, Fig. 6 show in greater enlargement their composite nature and the fibrous to platy organic material connecting them to each other. $\times 5300$.

Fig. 2. Übersicht des Querbruchs der Schale, die ein juveniles Tier noch im Gelege, aber schon nach dem Schlüpfen aus der Eikap- sel baute. Links außen ist Periostrakum mit Stacheln

gelegen, gefolgt von einer Prismenschicht (siehe Fig. 3), unter- lagert durch die erste dünne Kreuzlamellenschicht, die dann in die zweite im Winkel von 90° dazu ausgerichteten Kreuz- lamellenschicht umbiegt (Ende derselben siehe Fig. 4). $\times 260$; L.Nr. 32033; A.Nr. 1150/27.

General view of transverse fracture of the shell of a juvenile animal still living within the egg-mass, but having hatched from the egg-case. From the left to the right: Periostracum with spiny surface underlain by a fine prismatic layer (see fig. 3), first thin crossed lamellar layer, which than turns with 90° degrees into the second crossed lamellar layer (the inner end of which can be seen in fig. 4). $\times 260$.

Fig. 3. Prismatische Schicht als erste Kalklage unter dem Periostrakum, und darauf folgende Auslenkung der Kristallite in Kreuzlamellen. $\times 1900$; L.Nr. 32028; A.Nr. 1150/22.

Prismatic layer as the first calcareous layer following the periostracum soon is transformed into a crossed lamellar layer. $\times 1900$.

Fig. 4. Nach innen zu enden die Kristallite der Kreuzlamel- lenschicht plötzlich an der Wuchszone, an der in gleicher Weise weiter verdickt werden kann. $\times 960$; L.Nr. 32027; A.Nr. 1150/21.

At the inner side of the wall the crystallites of the crossed lamellar layer end suddenly. On this surface growth could continue in the same way. $\times 960$.

Fig. 5. Aufsicht auf die äußerste Lage des in Fig. 6 dargestell- ten Septums, welches den Apikalabschluß des Gehäuses des endgültig das zerfallende Gelege verlassenden Jungtieres bildet. Die Kristallaggregate sind nur zum Teil miteinander verwach- sen und werden durch organische Fibern miteinander ver- bunden. $\times 4900$; L.Nr. 32037; A.Nr. 1150/31.

View onto the outer layer of the shown septum in Fig. 5 forming the final apical closure of shells of animals which will leave the disintegrating egg-mass. The crystal aggregates are only partly intergrown with each other and are connected to each other by organic fibres. $\times 4900$.

Fig. 6. Übersicht des ersten Septums, welches den apikalen Abschluß des Gehäuses des endgültig ins benthische Leben entlassenen Jungtieres bildet. $\times 49$; L.Nr. 32034; A.Nr. 1150/28.

General view of the first septum forming the apical closure of the shell of the animals finally released into benthic life. $\times 49$.

Fig. 7. Aufsicht auf eine weiter im Inneren des in Fig. 6 dargestellten Septums gelegene Schicht zeigt Kristallaggregate, die miteinander fest verwachsen sind. $\times 4900$; L.Nr. 32035; A.Nr. 1150/29.

View onto a layer found more internally in the septum shown in Fig. 5 shows interlocking crystal-aggregates. $\times 4900$.

TAFEL 3

Kreuzlamellenschichten von *Xancus angulatus* dargestellt in Fig. 3 durch Nitrozelluloseabzug und in Fig. 1–2, 4–6 durch rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen.

Fig. 1. Aufsicht auf im Vorbau befindliche Innenseite der Außenlippe eines Schale-sekretierenden Individuums im Bereich der Kreuzlamellendrehung. $\times 1700$.

View onto the outer lip of a shell secreting individual. The surface on the inside near the apertural edge shows the region, where crossed lamellae turn. $\times 1700$.

Fig. 2. Übergang zweier Kreuzlamellenschichten im Quer-

bruch. In der oberen Schicht sind die Lamellen 1. Ordnung quer zu ihrer längsten Achse und in der unteren parallel dazu gebrochen. $\times 72$; L.Nr. 28869; A.Nr. 1045/3.

Transition of two crossed lamellar layers in transverse fracture. The upper layer shows lamellae of the first order broken vertical to their long axis, in the lower layer they are broken parallel to their long axis. $\times 72$.

Fig. 3. Übergang von äußerer zur inneren Kreuzlamellenschicht. Die im Abzug besonders gut hervortretenden Anwachsstreifen verlaufen nicht parallel zur Übergangslinie zwischen beiden Schichten, sondern sind dazu geneigt, d. h., direkt nebeneinander wuchsen zwei verschiedene Kreuzlamellenrichtungen auf. $\times 200$.

Transition from outer to inner crossed lamellar layer shown by the use of acetate-peel which especially well documents growth lines. Growth lines run in an angle to the transition line, thus demonstrating, that at the time of growth close to each other two differently oriented crossed lamellar layers were formed. $\times 200$.

Fig. 4. Quer zur Längserstreckung der Lamellen 1. Ordnung gebrochene Kreuzlamellenschicht, die als kleinste Einheit Lamellen 3. Ordnung zeigt. Diese schließen sich zu Blättern der Lamellen 2. Ordnung zusammen, welche vertikal auf den Begrenzungswänden der Lamellen 1. Ordnung auslaufen und diese aufeinandergestapelt aufbauen. $\times 2280$; L.Nr. 28867; A.Nr. 1045/1.

Transversal to the longaxis of lamellae of the first order broken crossed lamellar layer. The smallest elements, the lamellae of third order form sheets of lamellae of the second order, which piled onto each other form the lamellae of the first order. $\times 2280$.

Fig. 5. Quer zur Längsachse der Lamellen 1. Ordnung gebrochene Kreuzlamellenschicht, die den unregelmäßigen Verlauf der Lamellen 1. Ordnung zeigt. Die Lamellen keilen aus, verzweigen sich und sind verbogen. $\times 115$; L.Nr. 28875; A.Nr. 1045/9.

Transversally to the longaxis of the lamellae of the first order broken crossed lamellar layer showing the abruptly ending, branching, and bendine lamellae of first order. $\times 115$.

Fig. 6. Bruch parallel zur Längserstreckung der Lamellen 1. Ordnung. $\times 290$; L.Nr. 28870; A.Nr. 1045/4.

Fracture parallel to the long axis of the lamellae of the first order. $\times 290$.

TAFEL 4

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von *Xancus angulatus*.

Fig. 1. Aufsicht auf die vorderste Wuchszone des Innenlippenkallus. Vor der vorrückenden Prismenschicht (unten) sind die gesäuberten und angeätzten Schalenschichten der vorherigen Windung sowie aufgedeckte Algenbohrgänge zu erkennen. $\times 2200$; L.Nr. 31038; A.Nr. 1117/23.

View onto the frontal zone of growth of the callus of the inner apertural lip. In front of the transgressing prismatic layer (lower part of the picture) the cleaned and etched surface of the older whorl and uncovered tubes of algal borings are visible. $\times 2200$.

Fig. 2. Alte Bohrgänge werden beim Vorrücken der neuen Schicht mit einem feinen, engen Kristallwuchs gefüllt. $\times 2200$; L.Nr. 31037; A.Nr. 1117/31.

Old tubes of algal borings are filled with fine, dense crystal growths as the new shell layer moves forward. $\times 2200$.

Fig. 3. Etwas vom Wuchsrand entfernt regeln sich die Kristallite allmählich in das für Kreuzlamellen typische Aufwuchsbild ein. $\times 1800$; L.Nr. 31730; A.Nr. 1141/22.

A little away from the growth-front crystallites of the prismatic layer slowly turn into the directions typical for the upgrowth of crossed lamellar layers. $\times 1800$.

Fig. 4. Quergebrogener, verdickter Kallus eines erwachsenen Tieres zeigt Wechsellagen von Prismenschichten und Kreuzlamellenschichten. Die Richtung der Lamellen innerhalb der Kreuzlamellenschichten wird nach Beendigung des Prismenschichtbaues wieder so aufgenommen, als wäre sie nie unterbrochen worden. $\times 250$; L.Nr. 3119; A.Nr. 1121/18A.

Transversally broken thickened callus of an adult animal showing alternation of prismatic and crossed lamellar layers. The orientation of the lamellae within the different crossed lamellar layers is the same. After the secretion of each prismatic layer crossed lamellar layers are constructed as if their formation had never been interrupted. $\times 250$.

Fig. 5. An die durch bohrende Organismen aufgelockerte, hier quergebrogene Schale ist von innen eine neue Kreuzlamellenschicht angefügt worden. Es handelt sich um die vorletzte Windung eines adulten Tieres. Der Bruch erfolgte parallel zur Anwachsstreifung. $\times 23$; L.Nr. 30859; A.Nr. 1111/1.

A transverse section following the direction of the growth lines through the second last whorl of an adult animal shows a shell loosened due to the action of boring organisms and thickened by additional shell-layers. $\times 23$.

Fig. 6. Ausschnitt des Bruches, der in Fig. 5 dargestellt ist, zeigt die von innen angefügten Schichten. Aus der basalen Prismenschicht entsteht ähnlich den ersten Schalenbildungen unter dem Periostrakum durch allmählichen Übergang eine Kreuzlamellenschicht. $\times 118$; L.Nr. 30860; A.Nr. 1111/2.

Section of the transversely broken shell shown in Fig. 5 with the inner layers. Here from prismatic layers similar to that following right under the periostracum a graditional change into crossed lamellar layer can be observed. $\times 118$.

TAFEL 5

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von *Xancus angulatus* (Fig. 1-6) und *Buccinum undatum* (Fig. 6).

Fig. 1. Der aufgebrochene apikale Gehäuseteil eines adulten Tieres zeigt eine Anzahl verschieden dicker Septen. $\times 22$; L.Nr. 32039; A.Nr. 1150/33.

The broken open apical shell of an adult animal show a number of septae with different thickness. $\times 22$.

Fig. 2. Aufgebrochenes dünnes Septum mit großen Aragonitkristall-Aggregaten, die durch organische Schalenschichten aneinandergesetzt werden. $\times 870$; L.Nr. 32044; A.Nr. 1150/38.

Broken thin septum with large crystallites of aragonite held together by organic shell material. $\times 870$.

Fig. 3. Einzelnes Kristallaggregat in dünner organischer Schalenschicht. $\times 1700$; L.Nr. 32042; A.Nr. 1150/36.

Single aragonitic crystal-aggregate in thin organic layer. $\times 1700$.

Fig. 4. Aufgebrochenes Kristallaggregat zeigt sphärolithischen Aufbau und ist zum Weichkörper hin weitergewachsen, wobei sich durch den Einfluß einander behindernder, benachbarter Kristallisationszentren eine Prismenschicht ausformt. $\times 2900$; L.Nr. 32040; A.Nr. 1150/34.

Crystal-aggregate broken open shows spherulithic growth which continues downward (inwards) due to competition of neighboring growth centres into a prismatic layer. $\times 2900$.

Fig. 5. Nach innen zu nimmt der Durchmesser der wachsenden Kristalle zu, so daß die Prismenschicht immer grobkörniger in ihrem Aufbau wird. $\times 800$; L.Nr. 32046; A.Nr. 1150/40.

Towards the inner side the diameter of the growing crystals increase in this prismatic layer, thus consistency becomes continuously coarser. $\times 800$.

Fig. 6. Ansicht des Gehäuses eines fast schlupfbereiten Jungtieres von *Buccinum*. Der Beginn der ersten mineralischen Schalenabscheidung und der Ausformung des Periostrakums ist deutlich am plötzlichen Skulpturwechsel sichtbar, der etwa nach einer Schalenwindung auftritt. $\times 36$; L.Nr. 28502; A.Nr. 1031/39.

View of the shell of an juvenile animal (*Buccinum*) almost ready to hatch. The onset of mineral shell deposition and formation of an adult-like periostracum is well documented by the sudden sculptural change seen after about the first whorl. $\times 36$.

TAFEL 6

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von *Buccinum undatum*.

Fig. 1. Aufsicht auf die verfaltete, der apikalen ersten Windung aufliegende häufige Embryonalschale (Ausschnitt aus Taf. 5, Fig. 6). $\times 360$; L.Nr. 28503; A.Nr. 1031/40 A. View onto the folded embryonic membraneous shell lying on the first apical whorl (section of Taf. 5, Fig. 6). $\times 360$.

Fig. 2. Bruchkante und Aufsicht auf die erste mineralische Schale, die eine Larve bildet. Es entstehen sofort Kreuzlamellen. $\times 1900$; L.Nr. 30310; A.Nr. 1094/21 A.

Broken edge and view onto the first mineral shell secreted by a larva. Crossed lamellar structures are formed directly. $\times 1900$.

Fig. 3. Bruchkante und Aufsicht auf die Außenlippe des Gehäuses eines schlupffreien Tieres. Das Periostrakum ist abgelöst, darunter folgen immer noch recht unvermittelt Kreuzlamellen. $\times 2050$; L.Nr. 30306; A.Nr. 1094/16 A.

Broken edge and view onto the outer lip of the shell of an animal ready to hatch. The periostracum is dissolved away, below it there is still a quite sudden onset of crossed lamellar structure. $\times 2050$.

Fig. 4. Bruch durch die Schale der ersten Windung (rechts), welche als Auflage die verfaltete rein organische embryonale Schale besaß (durch Präparation entfernt). Diese wurde dann durch das Vorrücken der Innenlippe der zweiten Schalenwindung sekundär verkalkt (Mitte) und von der Innenwand der zweiten Windung überlagert, die mit Prismenschicht an der Basis und Kreuzlamelle darüber zu erkennen ist (links). $\times 1800$; L.Nr. 31011; A.Nr. 1116/23.

Transverse fracture through shell of the first whorl (at the right) which had the cover of the folded membraneous embryonic shell (dissolved at the preparation of the probe) that was subsequently impregnated with calcareous material by the forward moving inner lip of the second whorl. The shell of the second whorl (at the left) starts begins with a prismatic layer at the base followed by a layer of crossed lamellar structure. $\times 1800$.

Fig. 5. Äußere, unter dem Periostrakum folgende Prismenschicht beim Vorbau der Außenlippe eines adulten Individuums. Der Übergang zur Kreuzlamellenschicht ist deutlich erkennbar. $\times 4500$; L.Nr. 32404; A.Nr. 1163/24.

Outer prismatic layer of an outer lip built by an adult individual following the periostracum. The transition from prismatic to crossed lamellar structure is well visible. $\times 4500$.

Fig. 6. Die Außenschicht, die direkt unter dem Periostrakum folgt, zeigt in diesem Fall Wiederholungen im Wechsel von Prismen- und Kreuzlamellenschichten. $\times 1100$; L.Nr. 3165; A.Nr. 1139/14.

The outer mineral layer following below the periostracum in this case shows an alternation of prismatic and crossed lamellar layers. $\times 1100$.

Fig. 7. Gesamtübersicht eines Schalenquerbruchs durch die mittlere letzte Windung. Unter dem Periostrakum (links) folgen aufeinander Prismenschicht, erste Kreuzlamellenschicht, zweite auf dieser senkrecht ausgerichtete Kreuzlamellenschicht und abschließend Schicht mit Sphärolithsektoren. $\times 220$; L.Nr. 32392; A.Nr. 1162/17.

A complete transect over the vertically broken shell of the middle part of the last whorl shows following the periostracum (at the left) the prismatic layer, the first crossed lamellar layer, the second crossed lamellar layer 90 degrees to it, and the inner »composite prismatic layer«. $\times 220$.

TAFEL 7

Buccinum undatum, Fig. 1, 3, 4, 6; rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen. Fig. 2 und 5 vergrößerte Bilder von Azetatabzügen.

Fig. 1. Der Übergang von der Kreuzlamellenschicht in die Schicht mit Sphärolithsektoren erfolgt ohne Abbruch des Kristallwachstums. $\times 1050$; L.Nr. 31654; A.Nr. 1139/16.

The transition from the crossed lamellar layer to the »composite prismatic layer« is accomplished without break in growth. $\times 1050$.

Fig. 2. Der unruhige Aufbau der Sphärolithsektorenschicht kommt besonders im Azetatabzug deutlich hervor. Die Anwachsstreifen und Sektorenbegrenzungen sind hier klar sichtbar. $\times 200$.

The irregular construction of the »composite prismatic layer« is well documented with acetate peel of a transverse section. Here growth lines and sides of the prismatic spherulithic sectors are visible especially well.

Fig. 3. Schräger Anbruch der Sphärolithsektorenschicht, welcher die unregelmäßige Anordnung der einzelnen Sphärolithsäulen erkennen läßt. $\times 270$; L.Nr. 31660; A.Nr. 1139/22.

Oblique fracture of the layer of spherulithic sectors showing the irregular pattern of sector orientation. $\times 270$.

Fig. 4. Aufsicht auf die im Vorbau befindliche Innenwand des Gehäuses zeigt die wirtelige Anordnung der Kristallite der ausstreichenden Sphärolithsektorenschicht. $\times 1800$; L.Nr. 32396; A.Nr. 1162/21.

View upon the inner surface of a whorl showing the concentric arrangement of crystallites in an upgrowing »composite prismatic layer«. $\times 270$.

Fig. 5. Die Anwachslinien treten aus der Kreuzlamellenschicht (oben) heraus und dringen in die darunter liegende Sphärolithsektorenschicht lateral ein. Sie zeigen damit, daß

beide Schichttypen nebeneinander gleichzeitig aufwuchsen. $\times 200$.

The growthlines continue laterally from a crossed lamellar layer into a layer of spherulithic sectors thus demonstrating, that both layers grew side by side at the same time. $\times 200$.

Fig. 6. Ein Bruch quer durch die Gehäusewand der drittletzten Windung zeigt eine Abfolge von links nach rechts: Periostrakum, dünne Prismenschicht, erste Kreuzlamellenschicht, zweite senkrecht zur ersten angeordnete Kreuzlamellenschicht, Sphärolithsektorenschicht, sekundär innen angefügte Kreuzlamellenschicht, unterlagert von weiterer Sphärolithsektorenschicht. $\times 150$; L.Nr. 31659; A.Nr. 1139/21.

A fracture through the wall of the third last whorl shows a sequence from left to right: periostracum, thin prismatic layer, first crossed lamellar layer, second crossed lamellar layer oriented 90 degrees to it, layer with spherulithic sectors, secondary crossed lamellar layer underlain by the closing layer with spherulithic sectors. $\times 150$.

TAFEL 8

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von *Buccinum undatum*.

Fig. 1. Apikale Wandanlagerungen und Septen in der Übersicht. Das untere Septum zeigt Übergang Prismenschicht zu Kreuzlamellenschicht. $\times 95$; L.Nr. 32050; A.Nr. 1150/44. Apical wall secretions and septa in general view. The lower septum shows transition from prismatic layers to crossed lamellar layers. $\times 95$.

Fig. 2. Zunehmend gröbere Prismen, die auf den Spitzen der Lamellen 3. Ordnung der innersten Kreuzlamellenschicht aufwuchsen, stellen den randlichen, der alten Wandung ange-

fügten Teil eines neuen Septums dar. $\times 2050$; L.Nr. 32117; A.Nr. 1153/7 a.

Continuously larger prisms which grew up from the heads of lamellae of the 3rd order of the innermost crossed lamellar layer make up the lateral onset of a septum on the walls of the whorl. $\times 2050$.

Fig. 3. Die obere Lage zeigt Aragonitaggregate, die durch organische Fibrillen und Lamellen miteinander in Verbindung stehen. In der unteren Schicht sind die spindelförmigen Aggregate bereits miteinander verschmolzen. $\times 1000$; L.Nr. 32057; A.Nr. 1151/30.

The upper layer of a septum shows aragonitic crystal aggregates united with each other by organic fibres and lamellae. The lower layer owns spindle-shaped aggregates which are already interlocking. $\times 1000$.

Fig. 4. Aufsicht auf in Fig. 3 dargestellte untere Lage, zeigt die einzelnen spindelförmigen Aragonitaggregate in ihrem stufigen Aufbau. $\times 4800$; L.Nr. 32053; A.Nr. 1151/26.

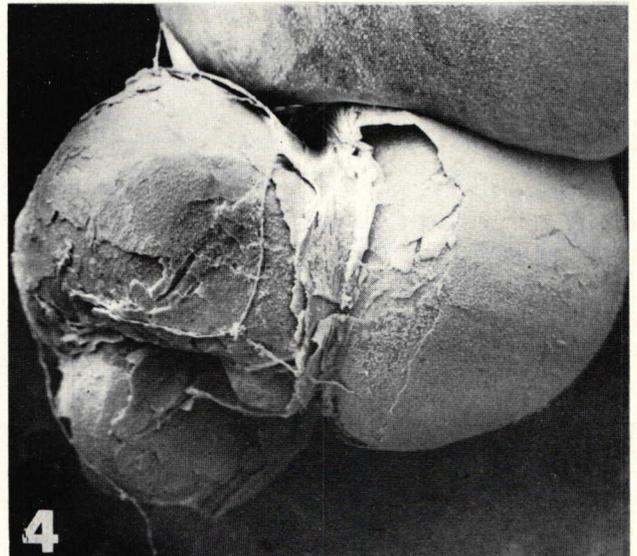
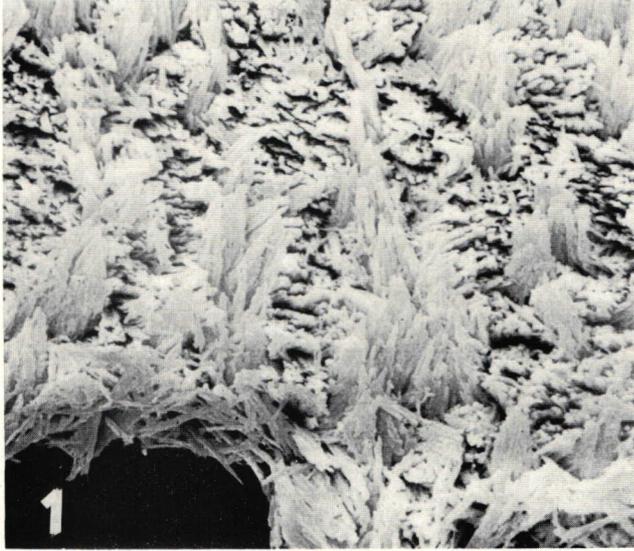
A close view of the lower layer seen in Fig. 3 shows a single spindle-shaped aragonitic aggregate in its stair-like upgrowth. $\times 4800$.

Fig. 5. Auf der nach innen weisenden Wand eines bereits durch ein neues Septum vom Weichkörper abgeschlossenen Septums zeigt nachträglichen aragonitischen Aufwuchs einzelner Kristalle und Kristall-Rosetten. $\times 880$; L.Nr. 32051; A.Nr. 1150/1.

A septum already closed off from the soft part of the animal by newer septa shows upgrowth of crystals and crystal rosettes formed after this closure. $\times 880$.

Fig. 6. Ein vergrößerter Ausschnitt des in Fig. 5 dargestellten Aufwuchses zeigt gut ausgebildete Kristallköpfe des Aragonits. $\times 4750$; L.Nr. 32049; A.Nr. 1150/43.

A close up of the upgrowth seen in fig. 5 demonstrates the well formed crystal heads of the aragonite. $\times 4750$.



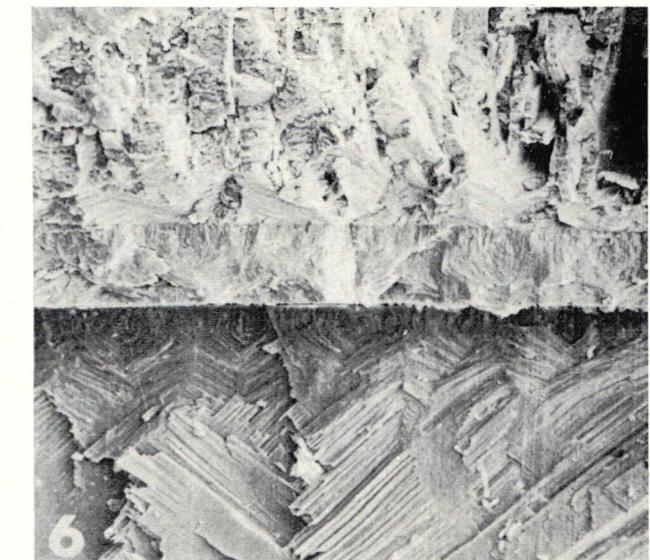
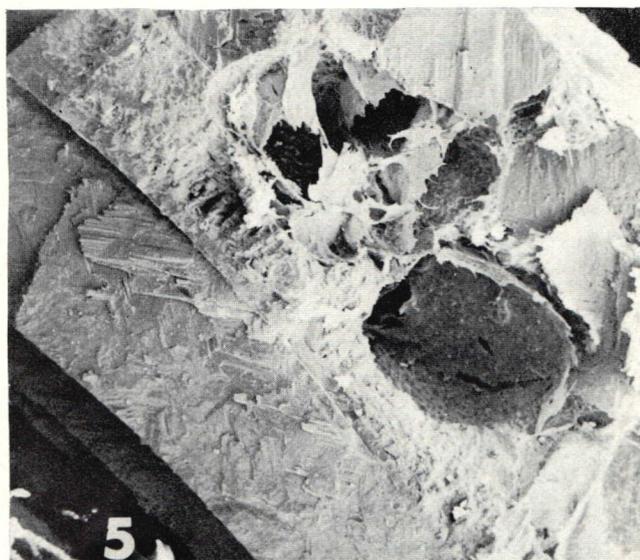
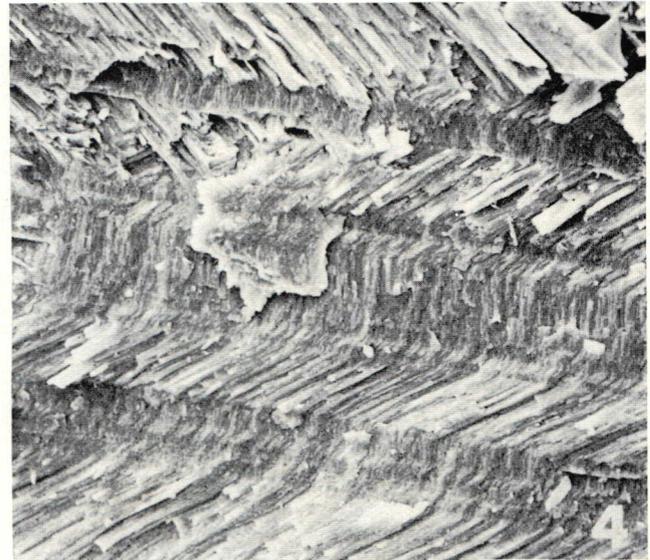
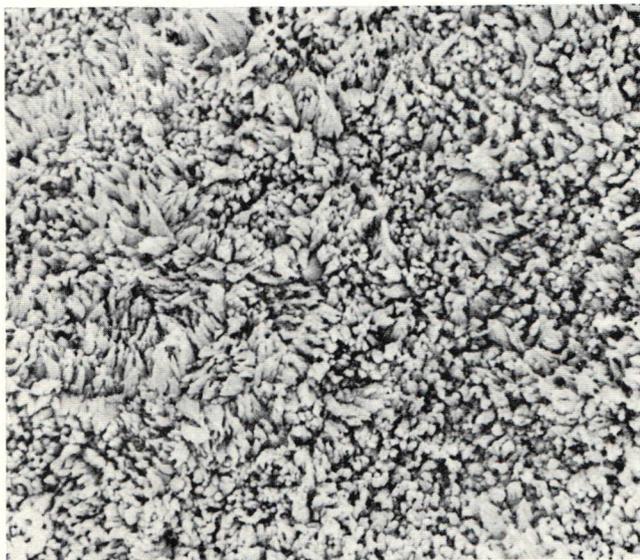
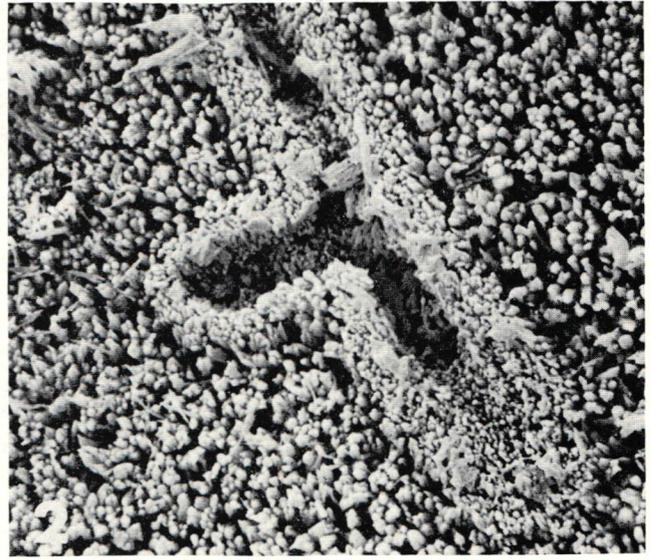
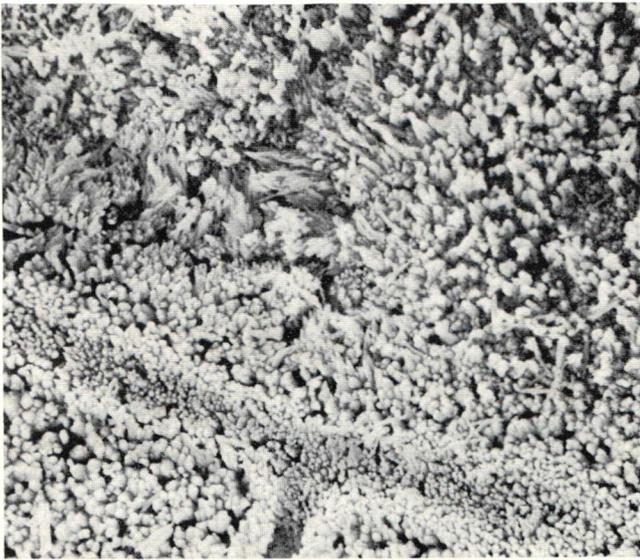
Tafel 1



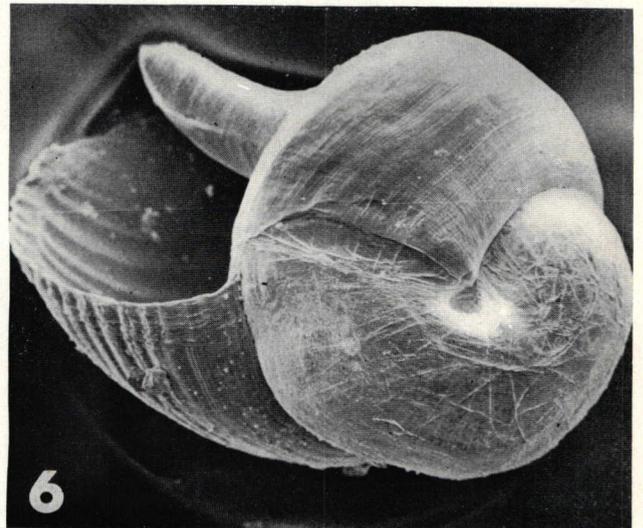
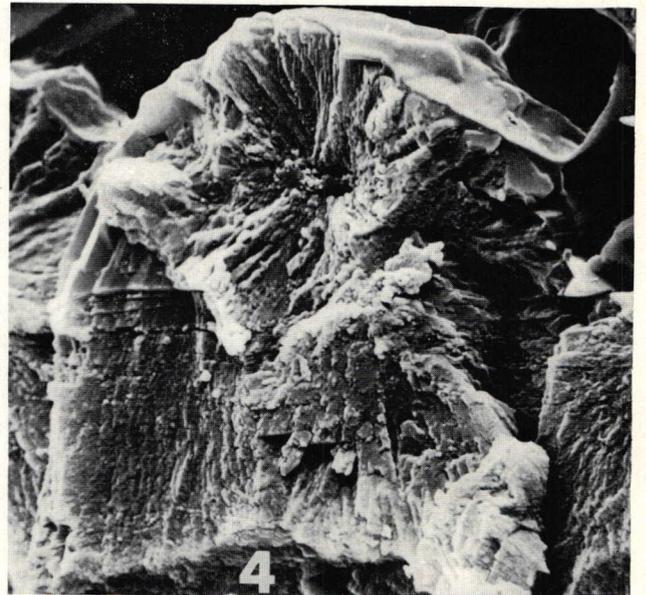
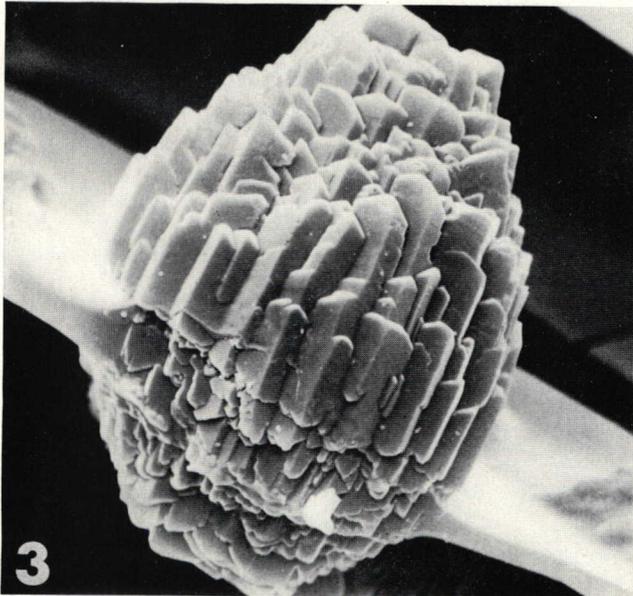
Tafel 2



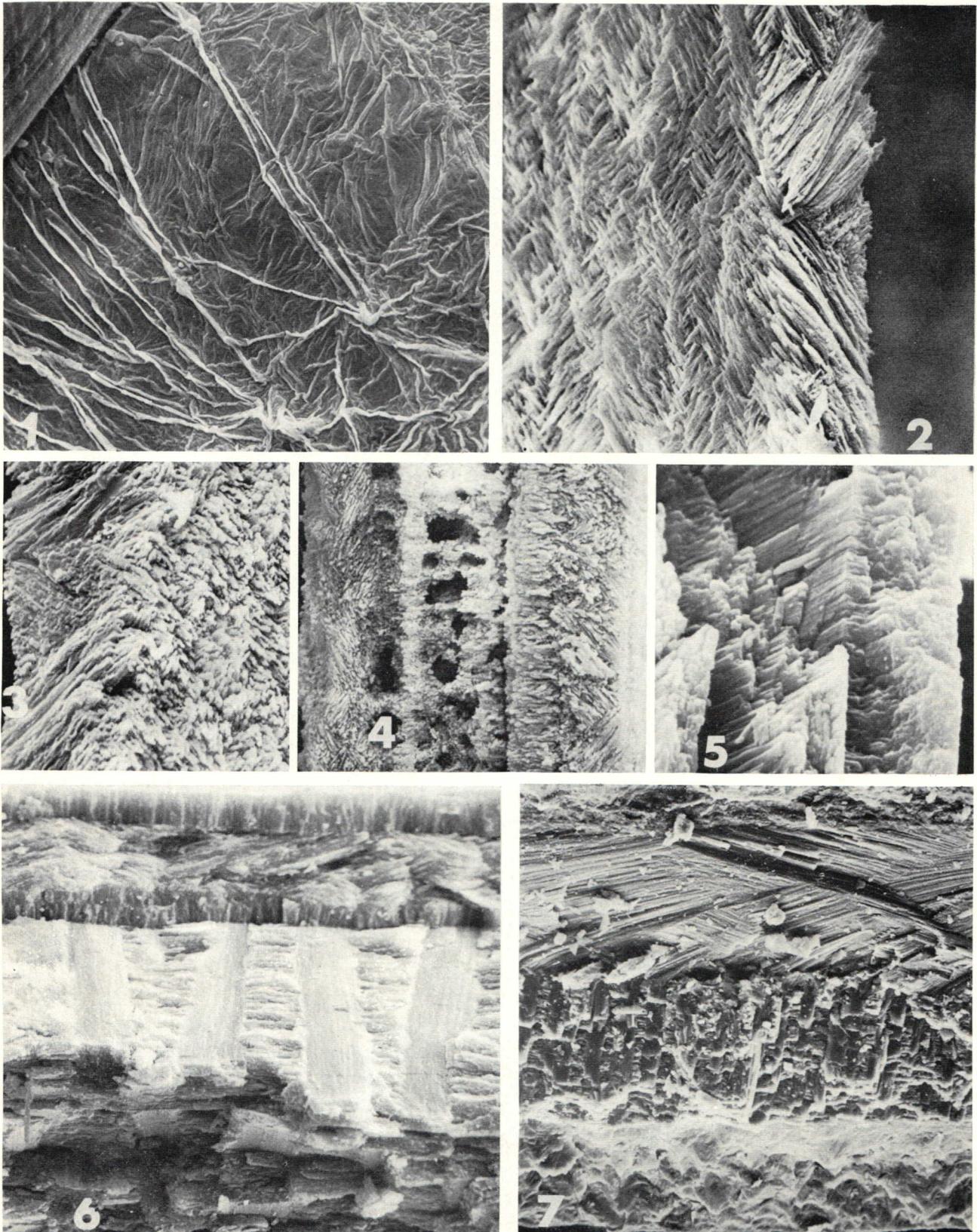
Tafel 3



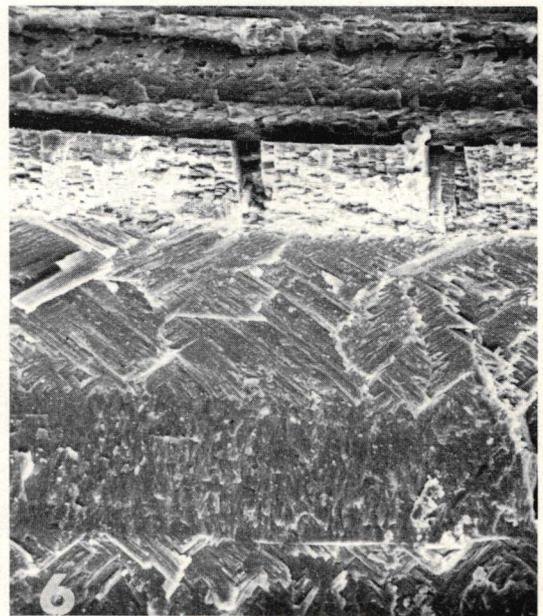
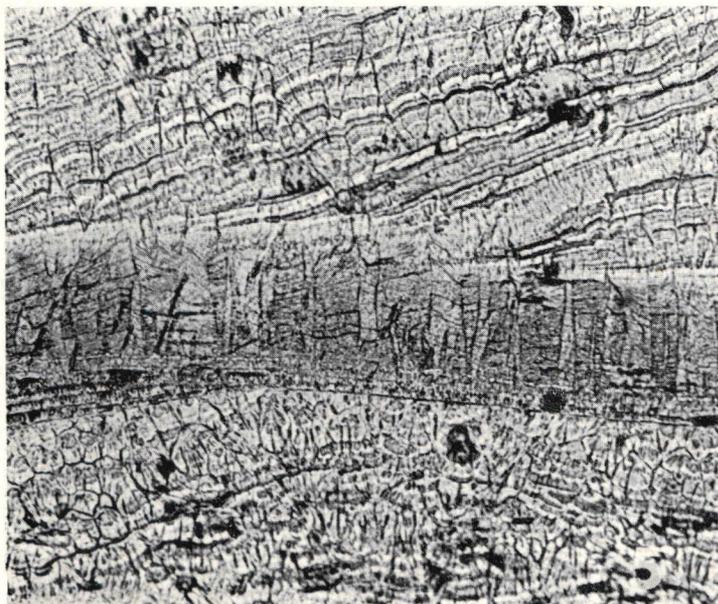
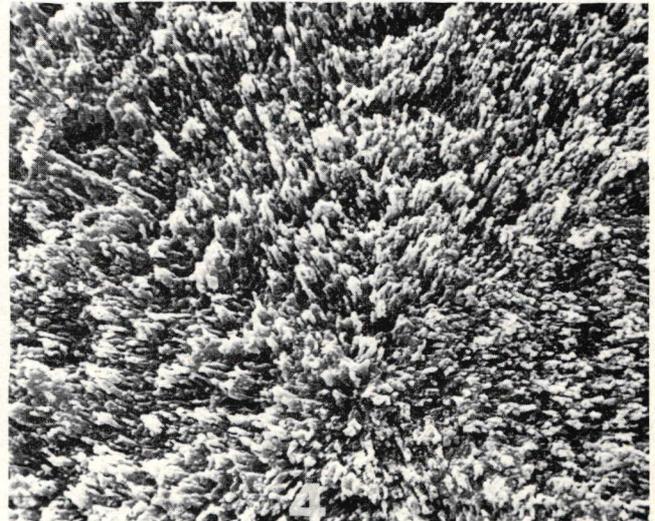
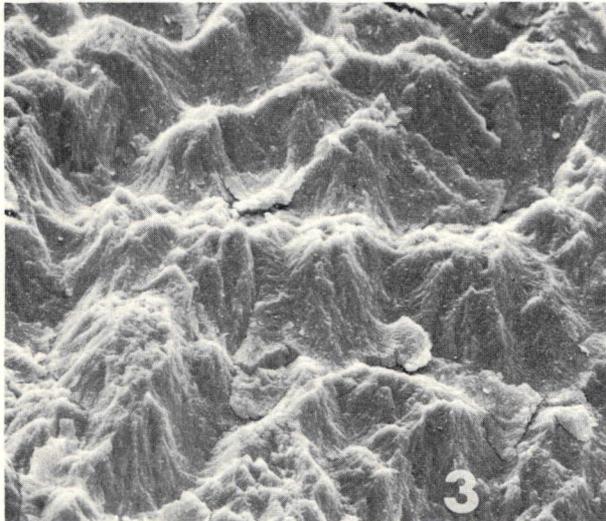
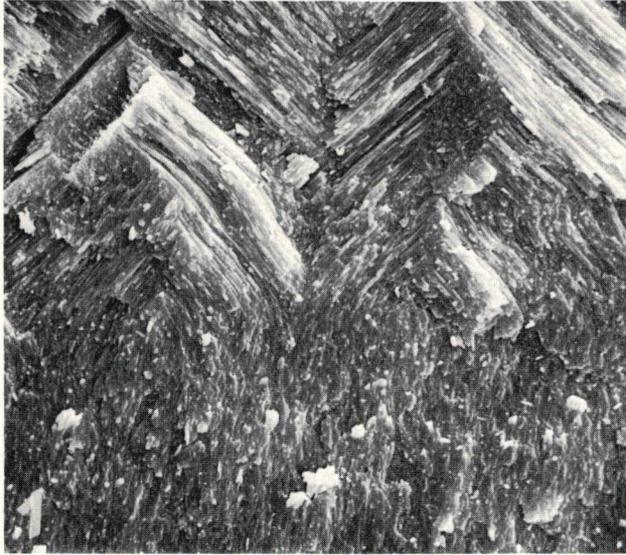
Tafel 4



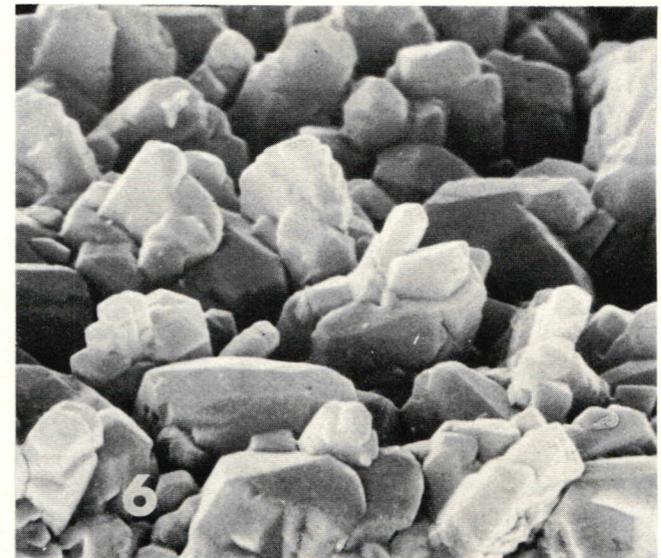
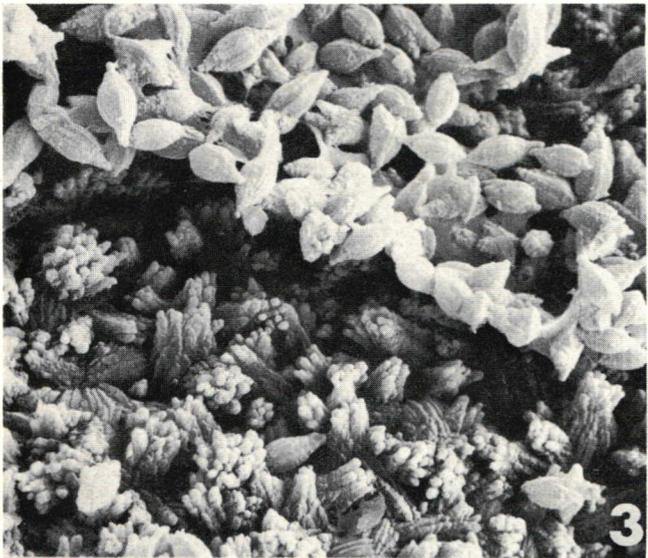
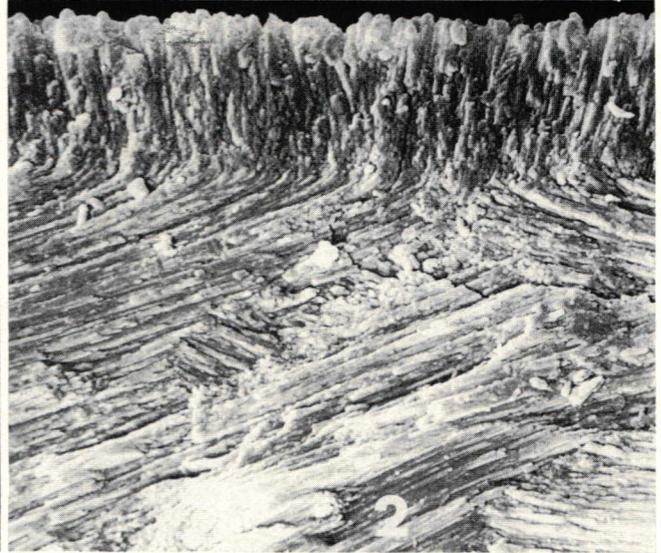
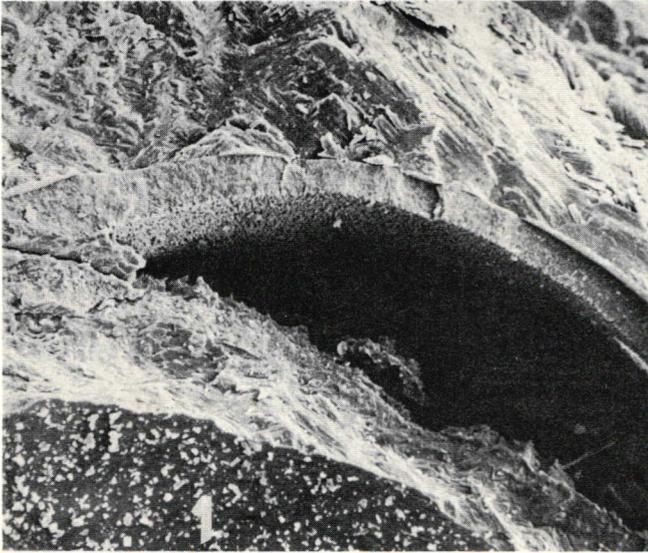
Tafel 5



Tafel 6



Tafel 7



Tafel 8