



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 9

BLACKWELDER, P. L. and N. WATABE:

Studies on shell regeneration. II. The fine structure of normal and regenerated shell of the freshwater snail *Pomacea paludosa*

HAAS, W. und K. KRIESTEN

Studien über das Epithel und die kalkigen Hartgebilde des Perinotums bei *Acanthopleura granulata* (GMELIN) (Placophora)

BANDEL, K.:

Übergänge von der Perlmutter-Schicht zu prismatischen Schichttypen bei Mollusken

MEENAKSHI, V. R. and N. WATABE:

Studies on the formation of calcified egg capsules of ampullarid snails. II. Calcium in reproductive physiology with special reference to structural changes in egg capsules and embryonic shell

KRAMPITZ, G., J. ENGELS, M. HAMM, K. KRIESTEN und C. CAZAUX:

Über den Molekularmechanismus der biologischen Kalzifizierung.  
1. Ca-Liganden aus Gastropodenschalen, Eischalen und Uterussektret von Hühnern

BANDEL, K.:

Die Herausbildung der Schraubenschicht der Pteropoden

RISTEDT, H.:

Zur Ultrastruktur der Zooecien rezenter Membranipora-Arten



# Übergänge von der Perlmutter-Schicht zu prismatischen Schichttypen bei Mollusken

Von KLAUS BANDEL

Mit 5 Tafeln und 2 Abbildungen im Text

## Abstract

In the hollow spines of the Archaeogastropoda *Angaria* and *Guildfordia* a gradational transition of the nacreous layer into the layer of spherulite sectors was observed. The units of the homogeneous nacre grade into such composed of needles which are constructed of basal elements with the size of about  $0,2 \mu$ . In following layers these needles are organized into spherulite sectors. A broad transition from single crystals, and aggregates composed by them, towards biocrystals, constructed of basal elements, characterizes the last mineral deposits within the hollow spines as well as first mineral deposits of the septae. Transitions from mother of pearl to acicular prismatic layers are found in the shells of *Mytilus* (Pteriomorpha, Pelecypoda). They also are characterized by about  $0,2 \mu$  large basal elements.

After the formation of a central needle-like biocrystal of the height of a nacre lamella and the width of about  $0,2 \mu$  the nacre plate only grows on its sides, in step-like or rounded projections, with the dimension of basal elements. Within the hollow spines, in different layers, different types of crystal growths can be observed at the same time of formation: homogeneous nacre plates, nacre composed of ordered basal elements, prismatic layers composed of single crystals transected by organic nacre lamellae, and aggregates composed of single crystals. The separation between different layers with different types of crystal shapes during growth is not formed by a durable membrane but by transitional, soluble and unpreservable layers comparable to gel-lamellae.

Key words: Molluscs — shell structure — nacre — prismatic layer — transitions

## Zusammenfassung

Der Übergang von der Perlmutter-Schicht zur Sphärolithsektoren-Schicht ist im Hohlstachel von *Angaria* und *Guildfordia* (Archaeogastropoda) besonders fließend ausgebildet. Die Perlmutter-Einheit zerfällt im Übergangsbereich in aus  $0,2 \mu$  großen Grundeinheiten zusammengesetzte Nadeln, die sich im folgenden zu einer Sphärolithsektoren-Schicht neu ordnen. Eine breite Übergangszone größerer Einzelkristalle

und aus ihnen zusammengesetzter Aggregate zu aus Grundelementen zusammengesetzten Biokristallen kennzeichnen letzte Hohlstachel-Innenbildungen sowie Abschlußsepten. Bei *Mytilus* (Pteriomorpha, Pelecypoda) zeigen sich Übergänge von nadeliger Prismenschicht zur Perlmutter-Schicht ebenfalls charakterisiert durch  $0,2 \mu$  große Grundbausteine.

Mature Perlmutter-Plättchen wachsen nach Herausbildung eines eine Lamellenbreite hohen und  $0,2 \mu$  breiten zentralen Biokristalls nur noch an den Seiten in die Breite, in Form von den Grundelementen vergleichbaren Stufen und Vorwölbungen. In verschiedenen Schichtstufen einer Hohlstachel-Innenseite, wie z. B. bei *Guildfordia*, können gleichzeitig muschelartig brechende homogene Perlmutter, aus Grundelementen erkennbar zusammengesetzte Perlmutter, aus von Perlmutter-Lamellen zerschnittenen Einzelkristallen zusammengesetzte prismatische Schichten und aus Einzelkristallen zusammengesetzte Aggregate aufwachsen. Die Trennfugen zwischen den Lagen verschiedener Ausbildungsstufen waren hierbei mit nicht erhaltungsfähiger, den Gel-Lamellen vergleichbarer organischer Substanz ausgefüllt.

Schlüsselwörter: Mollusken — Schalenstruktur — Perlmutter — Prismenschicht — Übergänge

## Einleitung

Die aragonitischen Strukturen der Mollusken weisen untereinander fließende Übergänge auf. Als Endglieder bzw. komplexere Strukturen können die Kreuzlamellen-Schicht, die Schrauben-Schicht und die Perlmutter-Schicht bei den Mollusken gelten. Sie entwickeln sich jeweils über einfachere Vor- und Zwischenstufen. In dieser Arbeit werden Übergänge am Beispiel des Perlmutter-Strukturtyps aufgezeigt. Hierbei sind sowohl zur Perlmutter hinführende Schichttypen, als auch von der Perlmutter hergeleitete prismatische Elemente berücksichtigt.

## Material und Methoden

Die Untersuchung der Schalenstruktur stützt sich vornehmlich auf rasterelektronenmikroskopische Oberflächenbetrachtungen. Hierzu wurden Bruchflächen und Wuchsoberflächen verwendet. Präparate zur Betrachtung

der Wuchsoberflächen wurden von Gehäusen solcher Individuen angefertigt, die durch kochendes Wasser abgetötet oder im lebenden Zustand von der Schale entfernt worden waren. Bruch- und Oberflächenpräparate wurden weiterhin durch Druckluft gesäubert oder im destillierten Wasser durch kurzzeitige Behandlung mit Ultraschall von Verunreinigungen befreit. Durch destilliertes Wasser alleine oder in Verbindung mit kurzer Ultraschallbehandlung wurden aus dem Gehäuseinnenraum stammende Wuchsoberflächen gesäubert. Mineralische Komponenten anätzende oder organische Substanzen auflösende Chemikalien wurden nur ausnahmsweise angewendet.

Die auf Probeteller geklebten Präparate erhielten vor der Betrachtung mit dem Rasterelektronenmikroskop eine Kohlenstoff- und Gold-Bedampfung.

## Dank

Das in dieser Studie verwendete Material wurde zum großen Teil vom Verfasser selber aufgesammelt, zum Teil von Herrn E. WILS aus Lillo Fort bei Antwerpen bezogen. Die Zeichnungen fertigte meine Frau an, der dafür besonders gedankt sei. Bei den rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen, Fotoarbeiten und Fertigstellung des Manuskriptes halfen mir Frau HEMMER, Frau SIEBURG und Fr. MÜLLER (Institut für Paläontologie, Bonn), Fr. IBALD und Prof. Dr. SEIFERT (Mineralogisches Institut, Bonn) fertigten Röntgenanalysen nach dem Debye-Scherrer-Verfahren an, ihnen möchte ich hier danken. Für Anregungen im Laufe der Untersuchungen gebührt den Herren Prof. Dr. ERBEN, Dr. FLAJS, Prof. Dr. HAAS und Prof. Dr. RISTEDT Dank. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft finanzierte die Studie im Rahmen der Forschergruppe »Biominalisation«.

## Beschreibung

### 1. Übergang der Perlmutter-Schicht zur Sphärolithsektoren-Schicht

*Angaria delphinus* LINNÉ und *Guildfordia triumphans* PHILIPPI (Trochacea, Archaeogastropoda) besitzen als Skulpturelement des Gehäuses Stachel. Während des Vorbaus der Mündungsaußenlippe der Gehäuse beider Schnecken erzeugt der Mantelsaum in regelmäßigen Abständen weite Ausstülpungen, die Schalenmaterial sekretieren. Hierbei entstehen die langen, anfangs rinnenförmigen, nach vorne offenen Stachel. Über der dem Periostrakum aufliegenden kalzitischen Schicht folgt in kurzer Entfernung vom Außenrand (bis 1 mm) die Perlmutter-Schicht. Diese kleidet das Innere der Stachelrinne aus. Nachdem der Stachel in seiner gesamten Länge fertiggestellt ist, beginnen die Stachelränder in der basalen Region aufeinander zuzuwachsen, bis sie sich berühren. Die Hohlröhre kann dann von einer einheitlichen, inneren Perlmutter-Schicht ausgekleidet werden. In diesem Stadium ist die Mündungsaußenlippe bereits etwas weiter vorgerückt und der Stachel mit seiner Basis tief in sie eingewölbt. Die Mantelfalte erfüllt noch den ganzen Stachelinnenraum, und scheidet nun nur noch Perlmutter

aus. Der Aufwuchs erfolgt in Form hoher, zugespitzt-turmförmiger Scheibchenstapel, die bis zu 20 nach oben hin zunehmend kleiner werdende Perlmutter-Plättchen besitzen (Taf. 1, Fig. 1, 2). Erst an der Basis dieser Plättchen-Türme treten die Perlmutter-Scheiben (8–9  $\mu$  Breite) zu einer geschlossenen Lamelle zusammen. Alle darüber liegenden befanden sich bis zum plötzlichen Abbruch der Schalenabscheidung im Breitenwachstum. Alle Plättchen sind etwa gleich dick (0,7  $\mu$ ) (Taf. 1, Fig. 2). Nur das aller kleinste, auf der Spitze des turmförmigen Stapels gelegene Plättchen kann, wenn es noch unter 0,3  $\mu$  Durchmesser aufweist, eine geringere Dicke zeigen. Die Wuchsform zeigt sich im Bruch in einer säuligen Anordnung der Perlmutter-Plättchen. Hierbei stehen die Säulen senkrecht auf der Wuchsoberfläche. Im Querbruch erscheinen Perlmutter-Plättchen glatt oder muschelartig.

Bei weiterem Vorrücken des Mündungsrandes wird nun allmählich die Mantelfalte aus dem Stachelinneren zurückgezogen. Dabei erfolgt eine erhöhte Ausscheidung von Kalziumkarbonat, womit der Stachel verstärkt verdickt und schließlich gegen das Gehäuseinnere hin verschlossen werden soll. Die Auswirkungen der letzten schnellen Schalensekretion im Stachel sind sehr unterschiedlich, so daß schon innerhalb des Gehäuses eines Individuums von *Angaria* oder *Guildfordia* sehr verschiedene Ausbildungen angetroffen werden. Innerhalb eines Stachels finden wir eine von der normalen Perlmutter zunehmend abweichende Struktur. Die Perlmutter-Türme werden breiter und bilden vielkantige, teils miteinander verwachsene Säulen (Taf. 1, Fig. 3, 4, 7). Sie weisen tief hinreichende Lücken auf. Es entstehen Gruppen aus ca. 3–5 randlich miteinander verschmolzener Türme. Ihre obersten, bis 12  $\mu$  breiten Plättchen zeigen eine zentrale Vertiefung, von der radial 4–6 Furchen ausgehen (Taf. 1, Fig. 3, 4). Diese lassen sich teils bis zum Plättchenrand verfolgen, teils klingen sie vorher aus. Dort, wo die Rinnen den Rand erreichen, springt oft die gerade Außenkante etwas ein. Auf der Plättchenoberfläche erkennt man zudem oft eine feine Streifung. Diese rührt von 0,1 bis 0,15  $\mu$  breiten Bälkchen her, die unter flachen Winkel aus der Plättchenoberfläche hervorragen (Taf. 1, Fig. 4). In den durch Furchen voneinander getrennten Zonen einer Plättchenoberfläche tritt oft verschieden gerichtete Streifung auf. Es kommt im gleichen Stachel zu weiteren Abwandlungen des Perlmutter-Plättchens (Taf. 1, Fig. 5, 6). Hierbei vereinfacht sich der Umriss der Plättchen (Taf. 1, Fig. 8). Die nun 5- bis vieleckigen Scheibchen zeigen zumeist keine zentrale Einwölbung sowie randlichen Einsprünge mehr und weisen gerundete Ecken und Kanten auf. Die Oberfläche wird von gleichgerichteten, etwa 0,4 bis 0,5  $\mu$  breiten Bälkchen gegliedert. Diese ragen, unter geringem Winkel, aus der Plattenoberfläche hervor und weisen bei verschiedenen Plättchen in unterschiedliche Richtungen (Taf. 1, Fig. 8).

Aus dem zuletzt geschilderten Typ leitet sich der in Tafel 1, Figur 9, abgebildete Typ her. Nur 1–4 Plättchenmächtigkeiten trennen ihn von den vorherigen. Hier ist die charakteristische Gestalt des Perlmutter-Plättchens verloren gegangen. Gerundete, etwa 10  $\mu$  breite Kup-

peln haben sich herausgebildet. Diese werden aus bis zu  $0,8 \mu$  breiten Bälkchen zusammengesetzt. Deutlich kantige, polygonale Perlmutter-Plättchen gehen in diesem Fall innerhalb von 4–6 Plättchen-Mächtigkeiten in gerundet-prismatischen, nicht mehr lamellaren Aufwuchs über, der sich zu Säulen von Sphärolithsektoren vereinigt (Taf. 2, Fig. 1, 3). Die Sphärolithsektoren-Schicht ist aus säuligen Elementen zusammengesetzt, bei der die einzelnen Säulen aus Nadeln (Biokristallen) bestehen, die in radialer Anordnung zur Säulenmittelachse hin geneigt sind.

Im gleichen Stachel, lateral, etwas zur Stachelspitze hin verschoben, kann noch ein weiterer Typ des Überganges vom Perlmutter zur Sphärolithsektoren-Schicht beobachtet werden (Taf. 1, Fig. 5, 6). Hier zeigt sich noch andeutungsweise eine zentrale Grube. Die im Umriß runden Plättchen sind allerdings in der Mitte deutlich dicker als am Rande. Diese pfannkuchen-förmigen Gebilde werden aus feinen, radial angeordneten Nadelchen zusammengesetzt (Taf. 1, Fig. 6).

Im Stachel von *Angaria* verwachsen in der Region des Strukturüberganges oft drei Perlmutter-Säulen miteinander und bilden so eine an der Basis 16 bis  $18 \mu$  breite Pyramide (Taf. 1, Fig. 10, 11). Ein auf der obersten Platte dieser breiten Pyramiden gelegenes, zentrales Loch erweist noch ihre zusammengesetzte Natur. Auf der Oberfläche der 5- bis 20stufigen Pyramiden tritt im folgenden ein unregelmäßig-knotiger Aufwuchs auf, der sich zu einer gerundeten Wuchsoberfläche zusammenschließt. Während die einzelnen Körner auf der Spitze der Pyramide zu nadeliger Gestalt auswachsen, erfolgt das Breitenwachstum im Bereich der Pyramidenstufen weiterhin ungestört in Form normaler Perlmutter-Plättchen (Taf. 1, Fig. 10, 11). Die Nadeln schließen sich im Weiterwuchs zu 16 bis  $18 \mu$  breiten Sphärolithsektoren-Säulen zusammen. Hierbei erfolgt der Übergang vom ungegliederten Perlmutter-Bautyp zum Sphärolithsektor, welcher keine Lamellenstruktur mehr aufweist, innerhalb von 2–15 Plättchen-Mächtigkeiten (Taf. 2, Fig. 1, 3).

Ein besonders schneller Übergang von wohlgeformtem Perlmutter zu einer normal zur Wuchsoberfläche ausgerichteten oder nur schwach zu ihr geneigten Prismenschicht bzw. Sphärolithsektoren-Schicht fand sich nahe der Basis bei einem anderen *Guildfordia*-Stachel ausgebildet (Taf. 2, Fig. 5). Nach nur vier Plättchen-Mächtigkeiten ist der Übergang abgeschlossen und normale Perlmutter-Plättchen sind in etwa  $22 \mu$  breite Sphärolithsektoren übergegangen.

Einzelne Perlmutter-Säulen im Übergang Perlmutter zu Prismen- bzw. Sphärolithsektoren-Schicht gehen oft auch direkt ineinander über, unter Beibehaltung der Säulendicke (Taf. 1, Fig. 2).

Ein besonders allmählicher Übergang mit breiter Überschneidung der lamelligen Perlmutter-Schicht und der nadelig-prismatischen Sphärolithsektoren-Schicht fand sich im mittleren und basalen Teil eines weiteren *Guildfordia*-Stachels ausgebildet. Im mittleren Teil dieses Stachels (Taf. 3, Fig. 6) sind als Abschluß der Perlmutter-

Schicht Stapel von runden Scheibchen anzutreffen. Diese Säulen weisen über 50, zunehmend kleiner werdende Scheibchen auf. An ihrer Basis befindet sich eine durchgehende Perlmutter-Lamelle. Während im unteren Teil dieses Stapels noch ungegliederte Perlmutter-Scheibchen wachsen (Taf. 2, Fig. 7, 8), bestehen die Plättchen der oberen Säulenteile bereits aus einzelnen, etwa  $0,1$  bis  $0,2 \mu$  breiten, in Richtung auf die kristallographische c-Achse gestreckten Kristalliten (Taf. 2, Fig. 9). In randlichen Partien des mittleren Stachelbereiches wird der Abschluß dieser Säulen von gerundeten Scheibchen mit zentraler Vertiefung und Sektoreneinteilung gebildet (Taf. 2, Fig. 6). Im zentralen Stachelbereich setzen die Säulen sich in zuckerhutförmigen Spitzen fort (Taf. 2, Fig. 6). Der oberste Bereich dieser Spitzen zeigt keine Quergliederung in Perlmutter-Lamellen mehr, sondern einen deutlich prismatischen Aufbau. Die Grundelemente der letzten Perlmutter-Plättchen weisen bereits einen Durchmesser von  $0,2$  bis  $0,3 \mu$  auf (Taf. 2, Fig. 10). Unter Grundelementen werden hier Bruchteile eines  $\mu$  im Durchmesser aufweisende, eckige bis polygonale oder rundliche Grundeinheiten verstanden, die Biokristalle zusammensetzen.

Im zentralen Bereich des Stachels, nahe der Basis und dem Ansatz am Gehäuse erfolgt der füllende Vorbau von Perlmutter-Schicht in besonders schneller Sekretion (Taf. 3, Fig. 1, 2, 3). Bündel von Perlmutter-Säulen von über 50 Scheibchen-Mächtigkeiten wuchsen im lockeren Verbund heran, mit nach oben breiter werdenden Lücken zwischen sich (Taf. 3, Fig. 2). Es können 2–3 solcher Säulenbezirke übereinander abgeschlossen werden.

Im basalen Teil dieser Perlmutter-Schicht sind oft Hohlräume anzutreffen. Die Perlmutter-Plättchen zeigen hier muschelige Bruchflächen (Taf. 2, Fig. 7, 8). Die Seiten der Perlmutter-Plättchen haben ein granulöses Aussehen oder eine Gliederung durch vertikale Nadeln (Taf. 2, Fig. 8). Die einzelnen Granulae, zumeist undeutlich umgrenzt, messen etwa  $0,2$  bis  $0,4 \mu$  im Durchmesser und die Nadeln, deutlich erkennbar, etwa  $0,1$  bis  $0,2 \mu$  im Durchmesser. Auf den Plättchen-Oberflächen, welche treppenartig in den Hohlraum hineinragen, liegt organische Substanz. Die Seitenkanten der Perlmutter-Plättchen bleiben zum Hohlraum hin frei von organischen Lagen. Es sind organische Lagen anzutreffen, welche den Hohlraum locker auskleiden (Taf. 2, Fig. 7). Auch einzelne, den Hohlraum durchspannende, organische Lamellen sind zu beobachten. Sie stehen nicht in Kontakt mit den organischen Lagen, welche die Perlmutter-Plättchen bedecken und sind mehr als eine Plättchen-Mächtigkeit voneinander entfernt gelegen (Taf. 2, Fig. 7). Diese organischen Lagen und Lamellen stellen Restsubstanzen dar, die aus der im Hohlraum eingeschlossenen extrapallialen Flüssigkeit als letzte Bildungen ausgeschieden wurden.

Während in den unteren Partien der zusammengesetzten Säulen dieser Stachelfüllung normale Perlmutter-Plättchen anzutreffen sind, finden wir im oberen Teil aus einzelnen Kristalliten zusammengesetzte Plättchen (Taf. 2, Fig. 9, 10). Die Dimension der Kristallite nimmt auch hier nach oben hin zu. Im oberen Teil der Säuleneinheit

erfolgt eine Erweiterung durch Aufzweigung in einzelne Äste. Hierbei wird die bisherige Richtung der Hauptachse in der Säule verlassen und es kommt zu einer radialen Ausbildung. Damit entstehen Gestalten, die mit sternförmigen Kristall-Aggregaten vergleichbar sind. Trotz der Verzweigung der Säule bleibt die Lamellierung hier von unbeeinflusst. Perlmutter-Lamellen zerschneiden somit die einzelnen kegelförmigen Strahlen des sternaggregatähnlichen Gebildes (Taf. 3, Fig. 1). War die Lamellierung bisher normal zur Mittelachse der Perlmutter-Säulen, so verläuft sie nun in den unterschiedlichsten Winkeln dazu. Im extremen Fall folgt sie sogar der Strahlenachsen-Richtung (Taf. 2, Fig. 11). Die Kristallite der Lamellen werden denen der sternförmigen Kristall-Aggregaten der ersten Lage des Septums immer ähnlicher (Taf. 3, Fig. 5, 10). Sie werden jedoch von den Lamellenflächen glatt zerschnitten. Über die Lamellenflächen zweier oder dreier Plättchen ragende Einzelkristalle können von den Lamellenlagen durchsetzt werden (Taf. 2, Fig. 11). Die kristallographische c-Achse der einzelnen, tafeligen Kristalle ist nun nicht mehr normal zur Lamellenebene ausgerichtet, sondern kann alle Winkelabweichungen hierzu einnehmen. Erst im obersten Teil der sternaggregatförmigen Bildungen verschwindet die Lamellierung allmählich. Die letzten Lamellen können unterschiedlich dick sein. Einzelne Lamellen lassen sich in, durch breite Zwischenräume getrennten, Säulen über weite Bereiche der Stachelbasis verfolgen (Taf. 3, Fig. 9).

Oberhalb der Lamellen finden sich dann Wuchsformen, die den beim Bau der Septen gebildeten Stern-Aggregaten entsprechen.

## 2. Übergang vom Kristallrasen über die Sphärolithsektoren-Schicht zur Perlmutter-Schicht

Der Rückzug des Mantelrandes aus dem Hohlstachel von *Angaria* und *Guildfordia* findet damit seinen Abschluß, daß die Stachelbasis verschließende Septen ausgeschieden werden. Hiermit hört der Stachel auf, eine zunehmend tiefere und beengtere Bucht im Mündungsrand der Außenlippe zu sein. Der Mündungsrand schließt sich, und gleichzeitig erfolgt besonders starke Schalensekretion im unteren Teil des Stachelhohlraumes, die zu den im vorherigen geschilderten Abwandlungen der Perlmutter-Schicht führt. Rückt die Mantelfalte nach vorne an die Mündungsaußenlippe, um dort eine ununterbrochene Schalensekretion zu ermöglichen, so können einige (0-3) dünne Septen noch im unteren Stachelinneren gebildet werden. Ein letztes Septum schließt dann den Stachel gegen den Gehäuseinnenraum ab.

Die inneren, meist sehr dünnen Septen, bestehen aus einer oder mehrerer basaler, zur Stachelspitze hin angeordneten organischen Lamellen. Auf und in diese sind Aragonitkristalle und -aggregate gelagert. Hierbei zeigen Einzelkristalle der Kristallgruppen und -rasen Kristallköpfe (Taf. 4, Fig. 1). Sie weisen vornehmlich säulige Gestalt auf und messen etwa  $5 \mu$  in der Länge und  $0,5 \mu$  in der Breite.

Auf die locker angeordneten Kristallaufsprossungen folgt ein dichter Kristall-Rasen, der in eine nadelige Prismenschicht übergeht, mit zum Gehäuseinneren hin gerichteten Einzelkristallen. Der Durchmesser dieser Kristalle nimmt zu, bis er etwa  $1,5 \mu$  erreicht hat und bleibt dann etwa gleich. Unter nadeliger Prismenschicht wird hier eine aus parallelen, zueinander und vertikal zur Wuchsoberfläche ausgerichteten Nadeln zusammengesetzte Schicht verstanden, in der die Nadeln von Biokristallen oder Einzelkristallen gebildet werden. Nach etwa  $40 \mu$  Rasendicke wurde das Wachstum der inneren Stachelsepten bei *Guildfordia* und *Angaria* zumeist beendet. In diesen Septen zeigt sich oft eine unregelmäßige Anordnung in Sphärolithsektoren (Taf. 3, Fig. 4).

Das letzte Septum, welches den Stachel von *Guildfordia* dann endgültig versiegelt, zeigt anfangs einen den dünnen Septen ähnlichen Wuchs. Auf einer ins Stachelinnere weisenden organischen Schicht, oder im Kontakt zu dieser, bilden sich als erstes Kristall-Aggregate, die aus Weizenkorn-Aggregaten, Sphärolithen oder Stern-Aggregaten bestehen können (Taf. 3, Fig. 5, Taf. 4, Fig. 2). Unter Weizenkorn-Aggregat wird hier ein aus Einzelkristallen, deren Nadelachsen parallel zueinander verlaufen, aufgebautes, kornförmiges Aggregat verstanden. Die Kristalle der Strahlen der Stern-Aggregate zeigen eine Ausrichtung zur Strahlenachse hin. Im Zentrum bestehen Stern-Aggregate oft aus einem Weizenkorn-Aggregat. Bei großen Stern-Aggregaten wandeln sich die abgeflacht-sphärolithisch angeordneten Einzelkristalle (Durchmesser  $3 \mu$ ) der Strahlen in abgeflachte, tafelförmige Kristalle um. Den Übergang bilden Einzelkristalle mit dachförmig ausgebildeten Kristallköpfen von etwa  $4 \mu$  Durchmesser (Taf. 3, Fig. 10), die nur noch zu zweit oder dritt miteinander verwachsen, ein Strahlenende bilden. Diese wandeln sich in sechseckige, allmählich flacher werdende perlmutterähnliche Formen um (Taf. 2, Fig. 12). Wir finden hier, wie beim Übergang von Perlmutter zur sphärolithisch-prismatischen Struktur im Bereich des Septums den Übergang von Stern-Aggregat-Strahlen zu Perlmutter-Säulen (Taf. 2, Fig. 4). Dies ist im Querbruch an solchen Stellen zu beobachten, wo die Strahlen von Stern-Aggregaten mit der sie überlagernden Perlmutter-Schicht in Kontakt treten (Taf. 3, Fig. 5).

Ein anderer, allmählicher Übergang zur Perlmutter-Schicht konnte beim letzten Septum eines *Angaria* Hohlstachels beobachtet werden (Taf. 3, Fig. 7, 8). Die basale Septenschicht besteht aus eng miteinander verwachsenen Weizenkorn-Aggregaten und daran ansetzenden Sphärolithen (Taf. 3, Fig. 8). Die Weizenkorn-Aggregate weisen eine Länge von etwa  $40 \mu$  auf und zeigen keine bevorzugte Ausrichtung. Zwischen den Aggregaten sind organische Schichten, Lamellen und Fiber gespannt, die die noch frei bleibenden Zwischenräume dieser ersten Septenschicht gegen den Stachel hin verschließen. Auf dieser Schicht sind große, eiförmige bis gerundet-säulige Sphärolithe und Sphärolithsektoren aufgewachsen. Kleinere sind hierbei verdrängt worden, bis eine einheitliche Größe von etwa  $50 \mu$  Durchmesser für jede Säule erreicht war. Die nadeligen Kristalle, die diese Aggregate aufbauen, zeigen wohl ausgebildete Kristallköpfe (Taf. 3, Fig. 6). Von einer bestimmten Höhe an tritt eine erste

Abb. 1. Schematische Darstellung der Aufeinanderfolge von im Wachstum befindlichen Schichten im Hohlstachel von *Guildfordia*. Links gelegen Plättchensäulen der Perlmutter-Schicht, die einzeln stehen. In der linken mittleren Stufe sind immer 3 Säulen miteinander verwachsen, und auf ihnen erfolgt das Wachstum der Übergangsplättchen. Im oberen Teil der rechten mittleren Stufe ist das Übergangswachstum bereits abgeschlossen, während in den gleichen Säulen darunter noch Übergangsplättchen sowie mature Perlmutter-Plättchen wachsen. Rechts folgt der Aufwuchs von Sphärolithsektoren.

In der Vertikalen annähernd maßstäblich von rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen umgezeichnet, in der Horizontalen eingeengt.

Diagrammatic drawing showing the succession of layers during growth on the inner surface of the hollow spine of *Guildfordia*. At the left, columns of nacre plates are oriented as single unities. At the left center, three columns are intergrown with each other, and on their upper surface the growth of intermediate lamellae has started. At the right center, columns grow at their top as spherulite sectors, while on their flanks transitional plates and, further down, mature nacre are formed. At the right, growth of spherulite sectors can be seen.

In vertical section, almost at natural scale, transferred from scanning-electron-microscopical photographs, in horizontal section shortened.

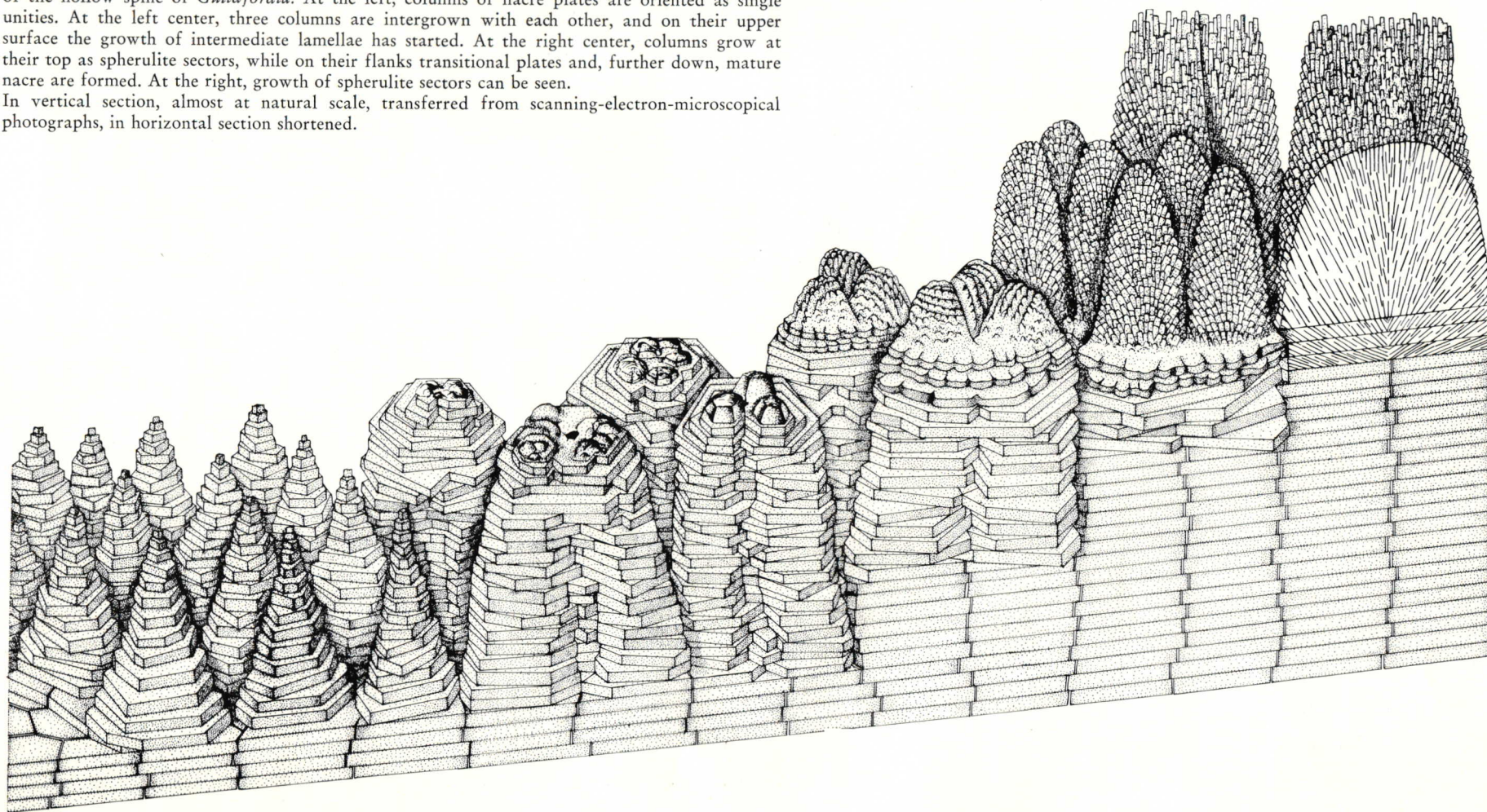
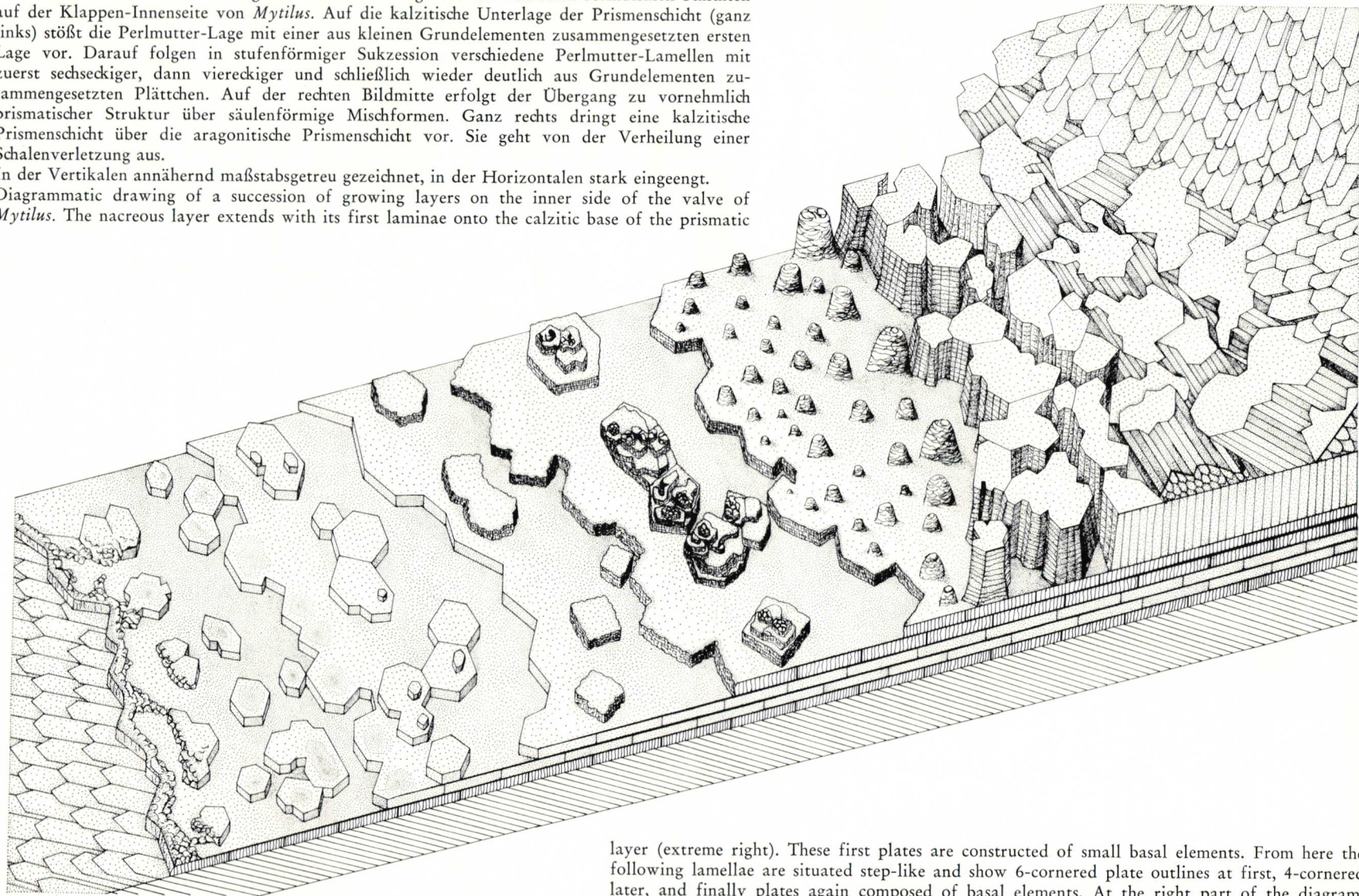


Abb. 2. Schematische Darstellung der Aufeinanderfolge von im Wachstum befindlichen Schichten auf der Klappen-Innenseite von *Mytilus*. Auf die kalzitische Unterlage der Prismenschicht (ganz links) stößt die Perlmutter-Lage mit einer aus kleinen Grundelementen zusammengesetzten ersten Lage vor. Darauf folgen in stufenförmiger Sukzession verschiedene Perlmutter-Lamellen mit zuerst sechseckiger, dann viereckiger und schließlich wieder deutlich aus Grundelementen zusammengesetzten Plättchen. Auf der rechten Bildmitte erfolgt der Übergang zu vornehmlich prismatischer Struktur über säulenförmige Mischformen. Ganz rechts dringt eine kalzitische Prismenschicht über die aragonitische Prismenschicht vor. Sie geht von der Verheilung einer Schalenverletzung aus.

In der Vertikalen annähernd maßstabsgetreu gezeichnet, in der Horizontalen stark eingeengt. Diagrammatic drawing of a succession of growing layers on the inner side of the valve of *Mytilus*. The nacreous layer extends with its first laminae onto the calcitic base of the prismatic



layer (extreme right). These first plates are constructed of small basal elements. From here the following lamellae are situated step-like and show 6-cornered plate outlines at first, 4-cornered later, and finally plates again composed of basal elements. At the right part of the diagram, the transition from lamellar to prismatic growth is documented by columnar structural elements. A calcitic prismatic layer, derived from a zone of repair, finally covers a purely prismatic aragonitic layer.

In vertical section almost at natural scale, in horizontal section strongly shortened. Transferred from photographs made with scanning electron microscope.

Lamelle in Erscheinung, die die bisher gerundete Oberfläche abschneidet. Die ersten Lamellen zeigen noch variable Abstände zueinander. Jedes Plättchen ist aus fast vertikal zur Wuchsoberfläche ausgerichteten Kristallen aufgebaut. Während die Kristalle der Sphärolithsektoren sehr unterschiedliche Durchmesser von  $0,2 \mu$  bis  $1,5 \mu$  aufweisen, sind in den ersten 6 Platten etwa  $0,4 \mu$  breite Kristalle anzutreffen. Diese weisen eine vergleichsweise gleichförmige Gestalt auf (Taf. 3, Fig. 6). Jedes Plättchen wird von einer körnigen, organischen Schicht bedeckt. Nach 6–10 Plättchen treten keine Einzel-Kristalle mehr auf und es entstehen im folgenden Perlmutter-Lamellen, die muschelige Bruchflächen aufweisen (Taf. 3, Fig. 7).

### 3. Übergang von der Prismenschicht zur Perlmutter-Schicht

Der Ansatz der Perlmutter-Schicht erfolgt bei *Mytilus edulis* (Lamellibranchia, Mytilidae) unvermittelt auf der Kristall-Oberfläche einer kalzitischen Prismenschicht. Diese wird in der Klappenrandzone ausgeschieden und ist bei dieser Art immer zwischen Perlmutter-Schicht und Periostrakum eingeschaltet. Wachstumsunterbrechungen im Perlmutter-Vorbau zeichnet sich dadurch aus, daß im Grenzbereich zwischen kalzitischer Prismenschicht und Perlmutter-Schichtansatz eine dicke, organische Schicht die Wuchsoberfläche überkleidet. Die Grenze wird erst erkennbar, wenn man die feste, oberflächliche, organische Schalenschicht weglöst (z. B. mit Chlorlauge). Erfolgt jedoch Schalensekretion, die sich sowohl darin auswirkt, daß der Klappenaußenrand vorgeschoben wird, wie auch die innen gelagerte Perlmutter-Schicht vorrückt, so findet man auf den Klappeninnenseiten klar ausgebildete Kristallflächen. Dies trifft sowohl für die kalzitische Prismenschicht als auch für die aragonitische Perlmutter-Schicht zu. Der Verlauf der Grenze zwischen Perlmutter- und kalzitischer Prismenschicht kann unterschiedlich ausgebildet sein. Stufenförmig angeordnete Plättchen mit unregelmäßiger Frontlinie wurden auf der Klappeninnenseite juveniler Individuen aus der Ostsee beobachtet (Taf. 4, Fig. 5). Die leicht angeätzten Perlmutter-Plättchen liegen unvermittelt auf den flach auf der Wuchsoberfläche ausstreichenden Kalzit-Prismen auf. Es sind keine erkennbaren, organischen Lamellen zwischengeschaltet. Die Plättchen bestehen aus normal zur Wuchsoberfläche ausgerichteten Prismen. Jedes Prisma ist etwa  $0,1$  bis  $0,2 \mu$  breit und erstreckt sich über die ganze Dicke des Plättchens. Es zeigt eine c-Achse parallel zur Längsachse und parallel zur c-Achse muschelrig brechender Perlmutter-Plättchen. Die Dicke dieses ersten Perlmutter-Vorschubes auf die Kalzit-Schicht beträgt nur  $0,6 \mu$  und liegt damit unter der Dicke eines normalen Perlmutter-Plättchens bei *Mytilus*. Bei Material aus der Ostsee folgen oft auf die ersten, noch sehr dünnen Perlmutter-Plättchen, die, nachdem sie fertig gebaut sind, in der Aufsicht nicht mehr ihre zusammengesetzte Natur verraten, Prismenschichten unterschiedlicher Mächtigkeit. Diese weisen an ihrer Basis sehr feine Kristallite auf ( $0,1$ – $0,2 \mu$  Breite), die vertikal zur Wuchsoberfläche stehen und zur Klappeninnenseite hin

zunehmend dicker werden. Sie erscheinen im Bruch als blockige Säulen. In manchen Fällen entwickeln sich aus den ersten, über die kalzitische Prismenschicht vorstoßenden Perlmutter-Plättchen gleich die Kristallite einer solchen Prismenschicht.

In einem anderen Fall (Taf. 4, Fig. 3, 4) dringt eine geschlossene Perlmutter-Front über die kalzitische Prismenschicht vor. Die Form der vorrückenden Front zeichnet den Umriss normaler Perlmutter-Plättchen nach, obwohl sich diese Plättchen aus unregelmäßig-knotigen Aragonitkörnern ( $0,5 \mu$  Durchmesser) zusammenfügen. Den Frontverlauf zeichnet ein auf dem unteren Vorwuchs von Perlmutter-Plättchen aufgesetzter Saum aus, der aus breiten, gerundet-körnigen, und ab  $0,7 \mu$  Durchmesser aus eckigen Bestandteilen zusammengesetzt wird (Taf. 4, Fig. 3, 4). In den ersten  $8 \mu$  der vorrückenden Perlmutter-Schicht erscheinen wachsende Plättchen ganz oder zum Teil aus Körnern zusammengesetzt. Hierbei ist oft zu beobachten, daß die zur Wuchsfront gerichtete Seite eines solchen wachsenden Plättchens in körnige und kleinere, kantige Kristallbildungen aufgelöst ist. Die der Wuchsfront abgeneigte Plättchenseite dagegen wächst entlang gerader Seitenflanken. Schon in  $16 \mu$  Entfernung von der Wuchsfront findet man zumeist hexagonale Plättchenformen mit glatten Seitenkanten.

Die Plättchen-Oberseite ist von organischer Substanz bedeckt, während die schmalen Seiten hiervon frei bleiben oder von löcherigen, organischen Häutchen überspannt sind. Diese verbinden die obere, organische Schicht mit der an der Basis des Perlmutter-Plättchens ausgebildeten, ohne die Seitenflächen zu bedecken.

Verfolgt man die Perlmutter-Schicht auf der Wuchsoberfläche weiter ins Innere der Muschelklappe hinein, so folgen stufenförmig vorrückende Perlmutter-Lamellen. Plättchenformen verschiedener Wuchsregionen können recht variabel sein. Es finden sich hexagonale bis polygonale, auch rechteckige und quadratische, seltener runde oder spiralförmige Formen. Meist herrscht in einem weiten Bereich der Klappeninnenseite jeweils eine dieser Formen vor. In einer einzigen Muschelklappe lassen sich aber manchmal alle Formen gleichzeitig auf der Wuchsoberfläche beobachten. Oft zeigen Perlmutter-Plättchen auch einen zentralen etwas eingewölbten Bereich, der meist hexagonalen Umriss mit gerundeten Kanten aufweist (Taf. 4, Fig. 8). Dies ist auch dort der Fall, wo runde und viereckige Formen anzutreffen sind, nicht jedoch bei spiralförmigen Plättchen. Letztere finden sich zusammen mit sechseckigen Formen über eine weite, nicht stufige Innenoberfläche verstreut, aber auch auf der Oberfläche einer mit der Wand verwachsenen Perle.

Oft wachsen Perlmutter-Plättchen mehrerer Lamellen gleichzeitig. Hierbei beginnt das Wachstum der Plättchen an unregelmäßig weit auseinander liegenden Zentren, die an den verschiedensten Stellen auf der darunter liegenden großen Platte gelegen sind. Solche, bis zu einem Durchmesser von  $0,5 \mu$  rundlichen, später sechseckigen Initial-Plättchen sind allerdings dort, wo mehrere Stufen auf einer basalen, bereits verschmolzenen Lamelle aufwachsen, immer in der obersten Stufe gele-



gen. Die sechseckige Gestalt erhält das Plättchen erst, wenn es die Lamellendicke erreicht hat. Diese ist innerhalb einer Lamelle, mit geringem Schwankungsbereich, immer gleich, kann von Lamelle zu Lamelle jedoch erheblich schwanken. Auch hier ist die Oberseite des Plättchens auch bei kleinen Formen, mit einer organischen Schicht bedeckt, die Seitenkanten dagegen nicht (Taf. 4, Fig. 9). Nur an den Seitenkanten vollzieht sich das weitere Größenwachstum, bis zwei Plättchen aufeinander treffen und die organischen Schichten miteinander verschmelzen.

Plattenstapel ließen sich bei *Mytilus* ebenfalls beobachten, doch nur an ganz begrenzten und von der normalen Perlmutter-Oberfläche geschiedenen Stellen. Sie wurden in Spalten angetroffen, die zwischen mit der Schale verwachsenen, perlenähnlichen Gebilden und zwischen diesen und der Schaleninnenfläche entstehen (Taf. 5, Fig. 1). In solchen Zwickelräumen bilden sich Stapel, die jedoch nicht so regelmäßige Gestalt aufweisen, wie in den Gastropoden-Hohlstacheln beobachtet. Die Perlmutter-Plättchen werden hier dicker (bis  $20 \mu$ ) als an anderen Stellen der Klappeninnenseite und zeigen aufgrund ihrer Lage auf stark gekrümmten Wänden oft eine deutliche zentrale Einwölbung. Es wurden hier Stapel von 10 Plättchen mit zunehmend geringerem Durchmesser angetroffen. Auch spiralförmige Perlmutter-Plättchen werden hier mächtiger als auf glatten Oberflächen, allerdings auch etwas unregelmäßiger in ihrer Gestalt.

In Spalten ist oft auch ein Übergang von Perlmutter zur prismatischen Schicht anzutreffen, ähnlich dem Übergang an der Perlmutter-Wuchsfrente. Hier gehen Perlmutter-Plättchen lateral und vertikal in körnige Aggregate über (Taf. 5, Fig. 2). Diese zeigen bis zu der Größe von  $0,5 \mu$  runde Gestalt und besitzen ab  $0,6 \mu$  Durchmesser sechseckige Formen (Taf. 5, Fig. 2, 5). Im Querbruch weisen solche Übergänge von Perlmutter- zur Prismenschicht in körnig aufgebauten Perlmutter-Plättchen aus (Taf. 4, Fig. 6). Die einzelnen Körner zeigen dabei einen Durchmesser von etwa  $0,2 \mu$ . In Spalten am Ansatz perlenähnlicher Gebilde trifft man als Fortsetzung der Perlmutter-Stapel prismatisch aufwachsende Kristallaggregate, welche noch deutliche Lamellierung aufweisen (Taf. 5, Fig. 3). Dort, wo auf den prismatischen Aufwuchs nicht wieder eine normale Perlmutter-Lamelle folgt, finden wir häufig unvermittelt Prismenschichten (Taf. 4, Fig. 7). Sie entstehen immer im Bereich des Muskelansatzes und über die ganze Perlmutter-Fläche ausgebreitet, unter besonderen Bedingungen im Lebensraum der Muschel. Solche Bedingungen können bei Salinitätswechsel, Temperaturschwankungen, Planktonblüten und ähnlichen drastisch auf das Leben der Muschel einwirkenden Vorgänge eintreten. Sie stehen im Zusammenhang mit langer Zeit währendem Verschluss der Schalenklappen.

*Mytilus edulis* Individuen, aus den reichen Siedlungen des unteren Gezeitenbereichs der Oosterschelde, zeigen oft in den Schaleninnenraum hineinragende Knötchen, die die blinden Enden der Bohrgänge von Endobionten darstellen. Die Muscheln sind dann gezwungen, solche

durchdringenden Bohrorganismen gegen den Innenraum des Gehäuses, durch neue Schalensekretion, abzusichern. Im Randbereich zu diesen, nach innen ragenden Knötchen, findet man manchmal einen allmählichen Übergang von der Perlmutter- zur Prismenschicht.

Im Anbruch erweisen sich die ersten, auf normaler Perlmutter folgenden Aufwüchse gleichartig mit denen in Zwickelräumen. Die Wuchsoberfläche dieser, aus prismatischen, normal zur Wuchsoberfläche angeordneten Aragonitnadeln zeigt jedoch noch lamellaren Charakter, ähnlich den der Perlmutter-Oberfläche. Die Kristallbündel wachsen bis zu einer bestimmten Höhe, schließen dann, an einer von organischem Material bedeckten Oberfläche, ihr Längenwachstum zeitweise ab und wachsen nur noch in die Breite, bis sich die einzelnen Nadeln berühren. Hierbei bilden sich größere, glatte Oberflächen mit vieleckiger Begrenzung, die aus vornehmlich mit sechseckigen Kristallköpfen versehenen Einzelsäulen verschmelzen (Taf. 5, Fig. 4, 6, 7). Oft wachsen hierbei geneigt zur Oberfläche stehende Prismenbündel, die dann ein ebenfalls abgeplattetes Wuchsende zeigen, welches jedoch geneigt zur Wachstumsoberfläche ausgerichtet ist (Taf. 5, Fig. 4). Die jeweiligen glatten Oberflächen bilden voneinander abgesetzte Stufen.

Gegen diese letzten aragonitischen Bildungen stoßen Bündel kalzitischer Kristallgarben vor. Die Einzelkristalle dieser Bündel zeigen immer gut ausgeformte Kristallköpfe und können sehr unterschiedliche Durchmesser besitzen.

## Diskussion

Den Übergang von Perlmutter zu sphärolithisch-prismatischer Struktur beobachtete MUTVEI [21, 22] am Septum von *Nautilus* (Cephalopode). In den Zwickelräumen, welche am Ansatz des gebogenen Septums an der Außenwand des Gehäuses gelegen sind, gehen nadelige Prismen und Sphärolithe in Perlmutter über. Die Einzelkristalle und Kristallaggregate der Zwickelfüllungen gleichen hierbei weitgehend den während der Verheilung von Schalenverletzungen zuerst gebildeten Kristallformen bei *Nautilus* (siehe MEENAKSHI, MARTIN & WILBUR [18] (Fig. 9–16). Letztere Autoren zeigten die Herausformung von Weizenkorn-Aggregaten zu Sphärolithen, verbunden durch organische Schichten, in den ersten Ablagerungen des Verheilungsverschlusses von *Nautilus macromphalus*. Diese Bildungen gleichen weitgehend den Kristallaggregaten, die sich in den Septen und bei der Schalenverheilung von Gastropoden finden lassen (BANDEL [2] (Taf. 5, Fig. 4); BANDEL & HEMLEBEN [3] (Taf. 3, Fig. 3; hier Taf. 3, Fig. 8; Taf. 4, Fig. 2). MEENAKSHI, MARTIN & WILBUR [18] (Fig. 4) zeigten zudem, daß bei *Nautilus macromphalus* auch die Wuchskante der Schalenmündung in den ersten Ablagerungen Weizenkorn-Aggregate und daran anschließend Sphärolithe in unregelmäßiger Lage entwickelt sind. Auch MUTVEI [19] hatte bereits beobachtet, daß die äußerste Lage der *Nautilus*-Schale die einfachste Form der pris-

matischen Struktur aufweist. Diese ersten Schalenabscheidungen im normalen Vorbau der Mündungslippe bei *Nautilus*, gleichen noch weitgehend den Kristallaggregaten, die bei Gastropoden nur im Septum und bei Schalenverheilungen auftreten. Erst aus diesem unregelmäßig Kristallwuchs formt sich die für Cephalopoden-Gehäuse wohlbekannte sphärolithisch-prismatische Struktur heraus (ERBEN, FLAJS & SIEHL [9], GRÉGOIRE [11], MUTVEI [19]). Bei *Nautilus pompilius* erfolgt die Schalenverheilung nach dem gleichen Muster wie bei *N. macromphalus* (Taf. 5, Fig. 8, 9, 10, 11).

*Guildfordia* und *Angaria* weisen in ihren Stachelfüllungen und Stachelabschlüssen gleichartige Übergänge zur sphärolithisch-prismatischen Schicht auf (Taf. 3, Fig. 7). Der Übergang von sphärolithischen Aggregaten oder Säulen zur Perlmutter kann abrupt sein, wie ERBEN [7, 8], GRÉGOIRE [12, 13], MEENAKSHI, MARTIN & WILBUR [18], WISE & HAY [36] und andere beobachteten. KESSEL [15] meinte sogar, daß der Übergang von der Perlmuttermasse zu Sphärolithsektoren aufgrund der verschiedenartigen Bauweisen beider Strukturtypen unwahrscheinlich sei. Er kann aber dennoch auch fließend verlaufen, wie MUTVEI [20, 21, 22] für *Mytilus* und *Nautilus* zeigte und wie hier für *Angaria*, *Guildfordia*, *Mytilus* und *Nautilus* beschrieben ist. MUTVEI [21] beobachtete 5 verschiedene Typen von Übergangsformen von Perlmutter-Plättchen zur sphärolithischen Struktur im Bereich des *Nautilus-Septums*. Einige dieser Übergänge lassen sich mit den hier bei *Angaria*, *Guildfordia* und *Mytilus* beobachteten Verhältnissen gut vergleichen. Die kleinste, sich aus dem glatten Perlmutter-Plättchen herausdifferenzierende Einheit im Übergangsbereich ist, wie auch MUTVEI schon beobachtete, bei *Nautilus* und *Mytilus* 0,1–0,2  $\mu$  breit. Über die Natur des Perlmutter-Plättchens gibt es widersprüchliche Angaben, die zuletzt von ERBEN [8] und GRÉGOIRE [13] noch einmal im Detail aufgeführt werden. Die weitgehende Überschneidung von sphärolithischer und lamellarer Struktur kann für die Vielfalt der Beobachtungen verantwortlich gemacht werden. In den seltensten Fällen wurden genauere Angaben darüber gemacht, aus welcher Position der Perlmutter-Schicht die jeweils von den Autoren untersuchten Plättchen stammten. Demnach könnten alle Befunde wie:

- Das Plättchen sei ein Einkristall (SCHMIDT [25, 26], AHRBERG [1], ERBEN [7, 8], TOWE & HAMILTON [29]),
- bestünde aus Verwachsungen polysynthetischer Zwillinge (AHRBERG [1], ERBEN [7, 8]),
- sei ein Aggregat paralleler Leisten von 0,1 bis 0,2  $\mu$  Durchmesser (MUTVEI [20, 21, 22, 23]),
- wäre aus unregelmäßigten Mikrokristallen zusammengesetzt (WADA [30], WATABE [32, 33], TOWE & HAMILTON [29], TAYLOR, KENNEDY & HALL [27]),

innerhalb einer Säule der Übergangsschichten von Perlmutter zu Sphärolithsektoren, im *Guildfordia*- und *Angaria*-Stachel sowie bei der Schalenverheilung des *Nautilus*-Gehäuses, angetroffen werden.

Der Übergang von Perlmutter zur prismatischen Struktur bei *Mytilus* vollzieht sich nach GRÉGOIRE [12, 13] über „blockige Perlmutter“, ähnlich den Beobachtungen von TOWE & HAMILTON [29]. Hierbei zerfällt der Einzelkristall des Perlmutter-Plättchens in längliche Leisten und Klümpchen, sowie kornförmige Körperchen, die zur Prismenschicht überleiten. Dieser fließende Übergang wurde schon von NATHUSIUS v. KÖNIGSBORN [24] im Jahre 1872 beschrieben, der die in Perlmutter-Schichten eingeschalteten prismatischen Bildungen daher auch prismatische Perlmutter nannte. Allerdings meinte GRÉGOIRE [13], daß die Kristalle des Myostrakums Modifikationen (nicht Umwandlungen) der Perlmutter seien, in der die c-Achse verlagert sei. Dies erfolgt im Übergangsbereich jedoch, nach den hier vorgeführten Beobachtungen, bei *Mytilus edulis* zusammen mit der Zerlegung der Perlmutter-Kristalle in 0,1–0,2  $\mu$  breite Körner und Nadeln. MUTVEI [20] und HUDSON [14] beobachteten bei Mytiliden-Schalen ähnliches. WATABE [33] fand im Übergang von Perlmutter zur Prismenschicht bei *Elliptio* und *Pinctada* (Muscheln) 0,2 bis 0,5  $\mu$  große, nadelige Einzelemente („blocks“), die ein Perlmutter-Plättchen zusammensetzen. Das Persistieren der lamelligen Struktur auch in den basalen Lagen der Prismenschicht über dem Perlmutter wurde hier bei *Mytilus* zum ersten Mal beobachtet. GRÉGOIRE [13] beobachtete in den Schalen von Aetheriiden (Süßwassermuscheln) blasenartige Hohlräume und Hohlstachel. Beide Hohlraumtypen mit zur Schaleninnenseite hin abschließenden Septen zeigen Bildungen, die denen der *Guildfordia*- und *Angaria*-Hohlstachel weitgehend gleichen. Neben allerlei Aufwachsen säuliger und kriechender Kristallaggregate, darunter auch Stern-Aggregate, fand GRÉGOIRE ebenfalls Gebilde, in denen sich lamelliges und sphärolithisches Wachstum überlagern (Fig. 84, 85). Er bot jedoch keine Deutung für diese Verhältnisse an.

Es erscheint tatsächlich sehr schwer, sich die Bildungsweise und das Aufwachsen dieser in ihren verschiedenen Stockwerken unterschiedlich zusammengesetzten Säulen vorzustellen. Bei *Guildfordia* treffen wir freistehende Säulenbündel an, die gleichzeitig im Bereich vieler übereinanderliegender Lamellen in die Breite wuchsen. Während innerhalb einer solchen Säule in den basalen Plättchen noch der muren Perlmutter sehr ähnliche Scheibchen wuchsen, sproßten an ihren Spitzen gleichzeitig aus groben Einzelkristallen mit wohlausgebildeten Kristallflächen zusammengesetzte Plättchen. Gleichbleibend von oben bis unten ist der glatte, ungehinderte Verlauf der Lamellen, die sich in nebeneinander gelegenen Säulen in identischer Orientierung auffinden lassen. Allerdings gibt es zwischen den Säulen keinerlei Spuren irgendwelcher organischer Lamellen, wie sie nach WISE & HAY [36], GRÉGOIRE [11, 12], MUTVEI [20, 23] zwischen wachsenden Perlmutter-Plättchen aufgespannt sein sollen.

Dort, wo die Säulen im *Guildfordia*-Stachel nur aus muschelig brechenden Perlmutter-Plättchen bestehen, sind oft schmale Spalten und Zwickel zwischen den Säulen von Schalenmaterial frei geblieben. Sie sind nach oben und zur Seite hin völlig geschlossen. Die noch während des Wachstums der Perlmutter-Schicht versiegelt Räume, die oft nur wenige  $\mu$  breit sind, zeigen

ebenfalls keine organischen Membranen, welche von in den Raum vorstoßenden Plättchen ausgehen und die Kompartiment-Begrenzung darstellen könnten. ERBEN [8] beobachtete ebenfalls nie freigespannte, die Initial-elemente überspannende Membranen beim Perlmutter-Vorbau bei Gastropoden und Pelecypoden. Er meinte vielmehr, daß der wachsende Perlmutter-Kristall von organischer Substanz eingehüllt sei, die mit dem Kristall wachse. Dabei soll die Substanz, welche den wachsenden Kristall umhüllt, gelförmig sein. Dabei dachte ERBEN an ähnliche Vorgänge wie sie THIELE [28] für den Fall der ionotropen Gele schilderte. Eine Schichtung solcher Gel-Lamellen könnte dann vielleicht auch die Struktur der bei *Guildfordia* beobachteten Säulen erklären, wobei die Grenze der Lamellen mit der interlamellaren organischen Schicht der Perlmutter-Lagen zusammenfielen. Eine leichte Verschiedenheit in der Zusammensetzung der Gele der verschiedenen Lamellen müßte dann für den Unterschied im Aufbau der Plättchen verantwortlich sein. Die Grenzen der Gel-Lamellen müßten für das Kalziumkarbonat bzw. für die Träger der Ca- und CO<sub>3</sub>-Ionen gut durchlässig sein. Die interlamellaren, organischen Trennlinien zwischen den verschiedenen Gel-Lagen wäre zudem kein Hindernis für gleichartigen Aufwuchs von Biokristallen oder Einzelkristallen über diese Grenze hinweg.

Möglicherweise wurden in den Präparaten von BEVELANDER & NAKAHARA [4], welche Schnitte von Perlmutter-Schichten mit darunter gelegener extrapallialer Flüssigkeit sowie Mantelepithel anfertigten, solche Grenzen zwischen Gel-Lamellen angefärbt und somit mit dem Transmissionselektronenmikroskop sichtbar. Die Autoren meinten, daß ein Teil der extrapallialen Flüssigkeit „polymerisiert“ und eine Lamelle entstehen läßt, die parallel zur Wuchsoberfläche ausgerichtet ist. Dann können sich noch weitere Lamellen parallel zur ersten bilden, die alle einen Abstand von einander aufweisen, wie später in der Perlmutter-Schicht die interlamellaren, organischen Schichten besitzen. Der Raum zwischen den Lamellen füllt sich dann mit Flüssigkeit, die Lamellen und Fibrillen enthält. Das hierdurch entstandene „Kompartiment“ bildet also einen spezialisierten Raum für den Kristallaufwuchs und bleibt so lange in Funktion, bis das Wachstum eines Plättchens abgeschlossen ist. Das Kristallwachstum beginnt ihrer Meinung zufolge irgendwo im Kompartiment, aber im Kontakt mit dem darunter liegenden Kristall. Der wachsende Kristall zeigt dann eine Anlagerung von Material, vornehmlich an den Seitenflächen. Diese schieben die in der Flüssigkeit vorhandenen organischen Komponenten beim Wuchs vor sich her. Beim Zusammentreffen zweier im Kompartiment benachbarter Kristalle wird es so zur vertikalen, organischen Trennschicht.

Die Gestalt der Lamelle wird von BEVELANDER & NAKAHARA [4] nicht weiter erläutert, außer der Angabe, daß sie aus „polymerisierter“, organischer Substanz bestehen soll. Auch TOWE & HAMILTON [29] postulieren nicht, daß die von ihnen angenommenen organischen „envelopes“ feste, organische Schichtelemente seien. Die Deutung, daß starre, feste Kästchen oder Kompartimente vorhanden seien, deren Schichten auf der Oberfläche

wachsender Perlmutter auch nach Entfernung der extrapallialen Flüssigkeit noch sichtbar sein sollen, gaben erst MUTVEI [20, 23], WADA [31] und WIESE [34, 35, 50, 51]. Letzterer meinte sogar, daß man die Wuchsoberfläche der Perlmutter-Schicht erst durch einen Azetatfolienabzug von der organischen Substanz, d. h. den häutigen Kompartiment-Membranen, reinigen müsse, ehe man die darunter verborgenen Perlmutter-Pyramiden erkennen könne. Wie die im *Guildfordia*-Stachel nicht mit Chemikalien behandelten sauberen Säulen beweisen (Taf. 4, Fig. 8, 9), muß wohl eine andere Art von Verschmutzung bei den Präparaten von WISE vorgelegen haben. TOWE & HAMILTON [29] dachten vielmehr an periodische Ausscheidungen organischen Materials, welches oberflächlich von einer sofort oder später polymerisierenden Schicht bedeckt, die Wuchsoberfläche überzieht. Diese Oberfläche bleibt nach ihren Vorstellungen für Ca-Ionen durchlässig.

Daß die Trennschichten der „Kompartimente“ im Sinne von TOWE & HAMILTON nicht gleichzeitig der Ort epitaktischen Aufwuchses des Perlmutter-Plättchens sein können, wie diese Autoren annehmen, erweist sich besonders deutlich in den *Guildfordia*-Hohlstacheln. Hier findet man in Säulen mit völlig gleichartiger Lamellenanordnung die verschiedensten Typen der Lamellenfüllungen, vom Einkristall der maturen Perlmutter bis hin zu Einzelkristallen, die sich über mehrere Lamellen hinweg fortsetzen.

Sowohl bei *Mytilus* als auch bei *Guildfordia* und *Angaria* beginnt das Wachstum eines Perlmutter-Plättchens in Form eines runden Körnchens. Dieses wächst anfangs vornehmlich in die Höhe, bis es die Lamellengrenze bzw. Kompartimentsgrenze erreicht hat. Von jetzt an erfolgt nur noch Seitenwachstum, während die der Wuchsoberfläche parallele Schicht (001 Fläche des Perlmutter-Kristalles) im folgenden immer von einer deutlich erkennbaren organischen Schicht bedeckt ist. MUTVEI [23] (Taf. 1, Fig. c, d) zeigte entkalktes Perlmutter von *Mytilus-edulis*-Wuchsoberflächen. Eine durchgehende, glatte, organische Lage, die den wachsenden Kristall eben bedeckt, ist hier erkennbar, sowie zur Seite hin gespannte Fibern. MUTVEI nimmt an, daß das löcherige, lockere Aussehen der Seitenverspannung durch Auflösung der organischen Schicht der Kompartimentteile entsteht, die noch nicht vom Kristall unterlagert sind. Aber auch bei nicht mit Chlorlauge behandelten Wuchsoberflächen von *Mytilus-edulis*-Perlmutter-Plättchen zeigen sich beim Heranwachsen ähnlich lockere Seitenfibern (Taf. 4, Fig. 9). Diese werden beim Weiterwachsen des Plättchens Bestandteil der intrakristallinen, organischen Substanz („intracrystalline matrix“), welche GRÉGOIRE [11], MUTVEI [20, 23] und WATABE [33] am entkalkten Perlmutter von *Mytilus*, *Elliptio*, *Pinctada* und *Nautilus* beschrieben.

Die intrakristallinen Aragonitkomponenten der muschelig brechenden Perlmutter sind nach den Untersuchungen von MUTVEI [21] körnig und zeigen entweder keinerlei Ausrichtung oder aber eine Anordnung in vertikalen Nadeln, wie auch hier bei *Angaria*, *Guildfordia* und *Mytilus* beobachtet werden konnte. Die Körner sind 0,1 bis 0,2  $\mu$

im Durchmesser und entsprechen den Grundelementen der anderen Strukturtypen der Molluskenschalen. MUTVEI nimmt an, daß die Korn-Form, die das Perlmutter zusammensetzt, von der Menge der im Plättchen miteingebauten organischen Substanz abhängig ist. Ein Übergang vom Perlmutter zu anderen aus Grundelementen zusammengesetzten Strukturtypen (etwa Kreuzlamellen-Vorläufern) erscheint demnach nicht schwierig.

#### Literaturverzeichnis

- [1] AHRBERG, P.: Über den feineren Bau der Perlmutter von Schnecken und Cephalopoden. – Arch. Molluskenk., 67: 1–20 (1935).
- [2] BANDEL, K.: Entwicklung der Schale im Lebensablauf zweier Gastropodenarten; *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* (Prosobranchier, Neogastropoda). – Biom mineralisation, 8: 67–91 (1975).
- [3] BANDEL, K. & HEMLEBEN, C.: Anorganisches Kristallwachstum bei lebenden Mollusken. – Paläont. Z., 49: 298–320 (1975).
- [4] BEVELANDER, G. & NAKAHARA, H.: An electron microscope study of the formation of the nacreous layer in the shell of certain bivalve molluscs. – Calc. Tiss. Res. 3: 84–92 (1969).
- [5] BIEDERMANN, W.: Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. – Jena Z. Naturw., 36, N. F. 29: 1–164 (1902).
- [6] CRENSHAW, M. A. & RISTEDT, H.: Histochemical and Structural Study of Nautiloid Septal Nacre. – (Histochemische und strukturelle Untersuchungen am Perlmutter von nautiloiden Septen). – Biom mineralisation, 8: 1–8 (1975).
- [7] ERBEN, H. K.: Über die Bildung und das Wachstum von Perlmutter. – Biom mineralisation, 4: 15–46 (1972).
- [8] ERBEN, H. K.: On the structure and growth of the nacreous tablets in Gastropods. – Biom mineralisation, 7: 14–27 (1974).
- [9] ERBEN, H. K., FLAJS, G. & SIEHL, A.: Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur Ectocoelater Cephalopoden. – Palaeontographica, 132, Abt. A: 1–54 (1969).
- [10] Flajs, G.: Die Ultrastruktur des Schlosses der Bivalvia, 1. – Biom mineralisation, 6: 49–65 (1972).
- [11] GRÉGOIRE, CH.: On submicroscopic structure of the *Nautilus* shell. – Bull. Inst. royal Sci. natur. Belg., 38, 49: 1–71 (1962).
- [12] GRÉGOIRE, CH.: Ultrastructure des composants organiques des coquilles de Mollusques. – Haliotis, 2: 51–79 (1972).
- [13] GRÉGOIRE, CH.: On the organic and mineral components of the shell of Aetheriidae. – Rev. Zool. afr., 88: 847–896 (1974).
- [14] HUDSON, J. D.: The Microstructure and Mineralogy of the shell of a Jurassic Mytilid (Bivalvia). – Palaeontology, 11: 163–182 (1968).
- [15] KESSEL, E.: Über die Schale von *Viviparus viviparus* L. und *Viviparus fasciatus* Müll. – Z. Morph. Ökol. Tiere 27: 129–198 (1933).
- [16] MEENAKSHI, V. R., BLACKWELDER, P. L. & WILBUR, K. M.: An ultrastructural study of shell regeneration in *Mytilus edulis* (Mollusca, Bivalvia). – J. Zool., London, 171: 475–484 (1973).
- [17] MEENAKSHI, V. R., DONNAY, G., BLACKWELDER, P. L. & WILBUR, K. M.: The influence of substrate on calcification patterns in molluscan shell. – Calc. Tiss. Res. 15: 31–34 (1974).
- [18] MEENAKSHI, V. R., MARTIN, A. W. & WILBUR, K. M.: Shell repair in *Nautilus macromphalus*. – Marine Biology, 27: 27–35 (1974).
- [19] MUTVEI, H.: On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs. Ark. Zool. 16: 221–278 (1964).
- [20] MUTVEI, H.: Ultrastructure of the mineral and organic components of molluscan nacreous layers. – Biom mineralisation, 2: 49–72 (1970).
- [21] MUTVEI, H.: Ultrastructural studies on cephalopod shells. Part 1. The septa and siphonal tube in *Nautilus*. – Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, New Series, 3: 237–261 (1972).
- [22] MUTVEI, H.: Ultrastructural relationships between the prismatic and nacreous layers in *Nautilus* (Cephalopoda). – Biom mineralisation, 4: 81–86 (1972).
- [23] MUTVEI, H.: Formation of nacreous and prismatic layers in *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata). – Biom mineralisation, 6: 96–100 (1972).
- [24] NATHUSIUS v. KÖNIGSBORN, W.: Untersuchungen über nicht celluläre Organismen, namentlich Crustaceen-Panzer, Molluskenschalen und Eihüllen. – 144 pp., Berlin (1877).
- [25] SCHMIDT, W. J.: Bau und Bildung der Perlmuttermasse. – Zool. Jahrb., Abt. Anat., 45: 1–148 (1923).
- [26] SCHMIDT, W. J.: Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Licht. – Bonn (1924).
- [27] TAYLOR, J. D., KENNEDY, W. J. & HALL, A.: The shell structure and Mineralogy of the Bivalvia. I. Introduction. Nuculacea-Trigonacea. – Bull. Brit. Mus. (Natural History), Zool. Suppl. 3: 1–125 (1969).
- [28] THIELE, H.: Geordnete Kristallisation, Nucleation und Mineralisation. – J. Biomed. Mater. Res., 1: 213–238 (1967).
- [29] TOWE, K. M. & HAMILTON, G. H.: Ultrastructure and inferred calcification of the mature and developing nacre in bivalve molluscs. – Calc. Tiss. Res., 1: 306–318 (1968).
- [30] WADA, K.: Spiral growth of nacre. – Nature (London), 211: 1427 (1966).
- [31] WADA, K.: The mechanism of shell formation in mollusca – with particular reference to mineralization of shells. – In: Research on Hard Tissue. Dental Pharmaceutical Sciences Publ. (Japan), Chapter 5, No. 1: 399–430 (1969).
- [32] WATABE, N.: Decalcification of thin sections for electron microscope studies of crystal-matrix relationships in molluscs shells. – J. Cell. Biol., 18: 701–703 (1963).
- [33] WATABE, N.: Studies on shell formation. XI. Crystal-matrix relationships in the inner layers of molluscs shells. – J. Ultrastruct. Res., 12: 351–370 (1965).
- [34] WISE, JR., SH. W.: Microarchitecture and deposition of gastropod nacre. – Sci., 167: 1486–1488 (1970).
- [35] WISE, JR., SH. W.: Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother-of-pearl) in pelecypods, gastropods and cephalopods. – Eclog. geol. Helvet., 63: 775–797 (1970a).
- [36] WISE, JR., SH. W. & HAY, W. W.: Scanning electron microscopy of molluscan shell ultrastructures II. Observations of growth surfaces. – Trans. Amer. microsc. Soc., 87: 419–430 (1968).
- [37] WISE, JR., SH. W. & DE VILLIERS, J.: Scanning electron microscopy of molluscan shell ultrastructures screw dislocations in pelecypod nacre. – Trans. Amer. Microsc. Soc., 90: 376–380 (1971).

## TAFEL 1

Fig. 1. Innenseite eines aufgebrochenen Hohlstachels von *Guildfordia triumphans* mit Scheibchenstapeln, bestehend aus zunehmend kleiner werdenden Perlmutter-Plättchen.

Hollow spine of *Guildfordia triumphans* showing stacks of nacre plates on its internal side. In the stacks each plate is smaller than the one before it. x 1100; L.Nr. 38 787; A.Nr. 1372/31.

Fig. 2. Detail von Fig. 1 zeigt die Spitze der Perlmutter-Stapel. Während alle Plättchen ungefähr die gleiche Dicke aufweisen und nur seitlich wachsen, kann das oberste Plättchen, wenn es noch keine  $0,3 \mu$  Durchmesser aufweist, noch eine geringere Dicke zeigen.

Detail of fig. 1 shows the top of the nacre stack. With exception of the uppermost plate all nacre plates show more or less the same thickness and grow only on their sides. The uppermost plate may be thinner than the others, as long as it measures less in width than  $0,3 \mu$ . x 8500; L.Nr. 38 789; A.Nr. 1372/33.

Fig. 3. Blick auf den Übergangsbereich zwischen Perlmutter und prismatischer Struktur im Hohlstachel von *Guildfordia*. Fig. 4 und 8 zeigen Details hiervon.

View of the transitional area between mother of pearl and prismatic structure in the hollow spine of *Guildfordia*. Figs. 4 and 8 show more details. x 900; L.Nr. 40 928; A.Nr. 1444/33.

Fig. 4. Detail aus der Übersicht von Fig. 3 zeigt die ersten Abweichungen vom glatten, maturen Perlmutter-Plättchen. Auf der Plättchen-Oberfläche treten  $0,1$  bis  $0,15 \mu$  breite Bälkchen unter flachem Winkel hervor.

Detail of the general view in fig. 3 shows first alternations of the smooth, mature mother of pearl.  $0,1$  to  $0,15 \mu$  rods end on the plate surfaces and are shallowly inclined to them. x 5000; L.Nr. 40 931; A.Nr. 1444/36.

Fig. 5. Die Übergangszone von der Perlmutter-Schicht zur Sphärolithsektoren-Schicht wird im *Guildfordia*-Hohlstachel auch durch runde, in der Mitte deutlich dickere Plättchen vollzogen, die aus radialstrahlig angeordneten Nadeln zusammengesetzt sind.

The transition between layers of mother of pearl and of spherulite sectors in the hollow spine of *Guildfordia* can also be characterized by round, in the center thickened plates, constructed of radially arranged needles. x 1800; L.Nr. 40 924; A.Nr. 1444/29.

Fig. 6. Das Ätzmuster der Plättchen (wie auf Fig. 5) zeigt besonders deutlich die radialstrahlige Anordnung der Kristallite.

Etched plates of the type figured in fig. 5 demonstrate clearly the radially arranged construction by needle-like crystallites. x 1800; L.Nr. 40 925; A.Nr. 1444/30.

Fig. 7. Im Hohlstachel von *Angaria delphinula* verwachsen jeweils drei Perlmutter-Säulen im Übergangsbereich von Perlmutter- zu Sphärolithsektoren-Schicht miteinander. Auf der Oberfläche der Pyramiden tritt ein knotiger Aufwuchs auf.

In the hollow spine of *Angaria delphinula* the area of transition between layers of mother of pearl and spherulite sectors is characterized by intergrowth of three columns. Thus formed pyramids show irregular nodular growths on their tops. x 4000; L.Nr. 44 380; A.Nr. 1562/24.

Fig. 8. Detail aus der Übersicht in Fig. 3 zeigt fünf- bis vieleckige Scheibchen ohne zentrale Einwölbung und mit ge-

rundeten Kanten. Die Oberfläche jeder Platte wird von gleichgerichteten Bälkchen gegliedert, die bei verschiedenen Platten in unterschiedliche Richtung weisen.

The detail of the general view presented in fig. 3 shows pentagonal to polygonal plates without a central depression. All edges are rounded. The surface of each plate demonstrates broad rods with the same orientation in one plate but with different orientations in different plates. x 2000; L.Nr. 40 932; A.Nr. 1444/37.

Fig. 9. Aus Perlmutter-Plättchen (wie auf Fig. 3, 4 und 8 dargestellt) hergeleiteter Strukturtyp zeigt einen bereits vollzogenen Übergang von der Lamellen-Struktur zur Sphärolithsektoren-Struktur. Der weitere Aufwuchs erfolgt in zugespitzter Kegelform.

This type, developed from such forms as shown in figs. 3, 4 and 8, demonstrates the completed transition from lamellar structures to structures of spherulite sectors. Further growth will continue in a conical shape. x 2000; L.Nr. 40 936; A.Nr. 1444/41.

Fig. 10. Die Innenseite des angebrochenen Hohlstachels von *Angaria delphinula* zeigt zu Pyramiden zusammengewachsene Perlmutterstapel, auf denen Sphärolithsektoren aufwachsen, die keine Lamellenreststruktur mehr zeigen.

The hollow spine of *Angaria delphinula*, broken open, demonstrates columns of nacre which are intergrown with each other to broad pyramids. On top of these pyramids a growth of spherulite sectors can be seen with no relicts of lamellar structure. x 1800; L.Nr. 44 377; A.Nr. 1562/21.

Fig. 11. Verwachsene Perlmutterstapel des Hohlstachels von *Angaria*. Ein Detail hiervon ist auf Fig. 7 dargestellt.

General view of the intergrown nacre stacks in the hollow spine of *Angaria*. A detail of this can be seen in fig. 7. x 1800; L.Nr. 44 378; A.Nr. 1562/22.

## TAFEL 2

Fig. 1. Im Querbereich durch die Wand des *Guildfordia triumphans*-Stachels ist der Übergang von der Perlmutter-schicht (unten) zur Sphärolithsektoren-Schicht (oben) sichtbar. Er vollzieht sich im Bereich von 4 Plättchendicken (angeätzt). A transverse fracture of the hollow spine of *Guildfordia triumphans* shows the transition from the mother of pearl to the layer with spherulite sectors (above). Transition occurs within the thickness of four plates (etched). x 1000; L.Nr. 40 938; A.Nr. 1444/43.

Fig. 2. Nahe der Hohlstachelbasis von *Guildfordia* tritt ein Übergang von der Sphärolithsektoren- zur Perlmutter-Schicht ein, bei der die Säulendicke beibehalten wird.

Close to the base of the hollow spine of *Guildfordia* a transition from spherulite to nacre sectors occurs in which the thickness of the columns is preserved. x 2000; L.Nr. 44 661; A.Nr. 1572/14.

Fig. 3. Der Querbruch nahe der Basis eines Hohlstachels von *Guildfordia* zeigt den Übergangsbereich zwischen Perlmutter-Lamellen und Sphärolithsektoren-Säulen. Hier gehen jeweils drei Perlmutterstapel aus einem Sphärolithsektor hervor.

A transversal fracture close to the base of a hollow spine of *Guildfordia* demonstrates the transition from lamellar nacre to sectors of the spherulitic layer. Three stacks of nacre united with each other form one sector of the spherulite layer. x 900; L.Nr. 44 295; A.Nr. 1559/14A.

Fig. 4. Die Strahlen sternförmiger Kristallaggregate (links unten) gehen im Septum, welches den Hohlstachel von *Guildfordia* verschließt, in Perlmutter-Lamellen über (rechts oben). Querbruch durch die Übergangzone.

The rays of star-like crystal aggregates (lower left) are transformed into nacre lamella with a broad area of transition. View of a fracture through the lower base of a hollow spine of *Guildfordia*. x 1500; L.Nr. 38 774; A.Nr. 1372/18.

Fig. 5. Ein anderer Stachel von *Guildfordia* zeigt einen besonders schnellen Übergang von der wohlgeformten Perlmutter zu einer normal zur Wuchsoberfläche ausgerichteten Prismenschicht.

Another broken open spine of *Guildfordia* shows a rapid transition from well developed nacre to a prismatic layer which is oriented normal to the growth surface with its needle axes. x 800; L.Nr. 44 381; A.Nr. 1562/25.

Fig. 6. Blick in einen aufgebrochenen *Guildfordia*-Hohlstachel zeigt den hohen Perlmutter-Stapeln aufsitzenden pyramidenförmige Sphärolithsektoren, mit breitem Übergangsbereich zwischen beiden Strukturtypen (Details Fig. 7, 8, 9 u. 10).

A view into the broken open hollow spine of *Guildfordia* shows spherulite sectors in the shape of pyramids on top of high nacre stacks. A broad transition is developed between both structural types (details see figs. 7, 8, 9 and 10).

Fig. 7. Im unteren Teil der auf Fig. 6 dargestellten Perlmutterstapel findet sich matures Perlmutter mit glattem bis muscheligen Bruch. Zwischen den Stapeln verbliebene Hohlräume weisen organische Lamellen auf, die von Wand zu Wand verspannt sein können, sowie locker den in den Hohlraum ragenden Perlmutterplatten anliegen.

Mother of pearl of mature consistency can be found in the lower part of the nacre stacks shown in fig. 6. Hollow spaces between the stacks show organic lamellae coating loosely the sides of nacre plates which extend into the cavity and other lamellae extending from one to the other side of the cavity. x 2400; L.Nr. 44 673; A.Nr. 1572/26.

Fig. 8. Detail von Fig. 7 zeigt Perlmutter-Plättchen im Anbruch (ganz rechts). Die in den Resthohlraum hineinweisenden, nicht angebrochenen Plättchenseiten besitzen dagegen eine Gliederung durch vertikale Elemente.

Detail of fig. 7 shows nacre plates in smooth fracture (extreme right side) and with not fractured sides extending into a cavity (center). Here growth sides demonstrate vertical needle like elements. x 9000; L.Nr. 44 674; A.Nr. 1572/27.

Fig. 9. Plättchen im oberen Säulenteil (Übersicht siehe Fig. 6, Bild um 90° dazu gekippt) bestehen aus einzelnen, etwa 0,1 bis 0,2  $\mu$  breiten, in Richtung auf die kristallographische c-Achse gestreckten Kristalliten.

Plates of the upper part of the columns (see fig. 6 for general view) are composed of single, about 0,1 to 0,2  $\mu$  thick, in direction of the crystallographic c-axis stretched crystallites. x 9000; L.Nr. 44 648; A.Nr. 1572/1.

Fig. 10. Ein Querbruch durch noch höher in der Perlmutterssäule (als auf Fig. 9) gelegenen Plättchen (Übersicht Fig. 6) zeigt eine noch gröbere Zusammensetzung jeder Lamelle durch einzelne Kristallite.

Section even further up in the stack (general view fig. 6) than that shown in fig. 9 demonstrates lamellae composed of coarser crystallites. x 9000; L.Nr. 44 655; A.Nr. 1572/8.

Fig. 11. Detail von Taf. 3, Fig. 1 zeigt Perlmutter-Lamellen, die einzelne kegelförmige Strahlen der den Sternaggregaten ähnlichen Gebilden durchsetzen. Die Strahlenachsenrichtung fällt hier in die Ebene der Perlmutter-Lamellen. Die Lamellenflächen greifen über große Einzelkristalle hindurch.

Detail of plate 3, fig. 1 demonstrates nacre lamellae which dissect conical rays of structures resembling star-like aggregates. The central axis of the ray here coincides with the direction of the lamella surface. Large single crystals are transected by the lamellae planes. x 4000; L.Nr. 44 672; A.Nr. 1572/25.

Fig. 12. Die Enden der Strahlen eines Stern-Aggregates, wie sie auf dem Septum eines *Guildfordia*-Hohlstachels aufwachsen, zeigen oft tafelförmige Kristalloberflächen, die den Perlmutter-Plättchen ähnlich sind. An anderer Stelle (Fig. 4) leiten sie auch in die Perlmutter-Struktur über.

The ends of rays of star-like crystal aggregates, which had grown on the septae of hollow spines of *Guildfordia*, often show flattened, hexagonal crystal heads similar to nacre plates in growth. At other locations (fig. 4) such structures form transitions towards the nacre. x 4500; L.Nr. 38 778; A.Nr. 1372/22.

### TAFEL 3

Fig. 1. Nahe der Basis des *Guildfordia triumphans* Stachels erfolgt eine Überlappung der strahligen Struktur von bäumchenähnlichen Sphärolithsektoren- und Perlmutter-Lamellierung (Detail hierzu in Taf. 2, Fig. 11).

Close to the base of a *Guildfordia triumphans* spine a transition form the radial structure of tree-like sectors of spherulites with that of nacre lamellation can be seen (details see plate 2, fig. 11). x 1500; L.Nr. 44 654; A.Nr. 1572/7.

Fig. 2. Perlmutter-Säulen gehen im basalen Teil des *Guildfordia*-Stachels in bäumchenartig verzweigte, locker einander zugeordnete, sphärolithische Säulen über (Details Taf. 2, Fig. 11, Taf. 3, Fig. 1, 3, 9 u. 10).

Columns of nacre transform in the basal parts of a *Guildfordia* spine into tree-like branching, loosely arranged sectors of spherulites (details see plate 2, fig. 11, plate 3, figs. 1, 3, 9 and 10). x 400; L.Nr. 44 666; A.Nr. 1572/19.

Fig. 3. Einzelnes Bündel aus der Übersicht von Fig. 2 zeigt die sehr breite Überschneidung lamelliger und prismatischer Strukturen.

A single bundle from the general view of fig. 2 demonstrates the broad transition of lamellar and prismatic structures. x 700; L.Nr. 44 660; A.Nr. 1572/13.

Fig. 4. Ein dünnes Septum in einem Hohlstachel von *Angaria delphinula* zeigt bereits deutlich zu Sphärolithsektoren ausgerichtete Prismen. Es ist in seiner Entwicklung etwas fortgeschrittener als das auf Taf. 4, Fig. 1 dargestellte Septum.

A thin septum of the hollow spine of *Angaria delphinula* shows prisms already arranged into sectors of spherulites. It shows a further development as can be observed in the septum illustrated on plate 4, fig. 1. x 800; L.Nr. 40 918; A.Nr. 1443/5A.

Fig. 5. Ein parallel zur basalen Fläche aufgebrochenes Stachel-Abschlußseptum von *Guildfordia* weist unter der ersten organischen Schicht gelegene Stern-Aggregate auf, deren Strahlen bei Kontakt mit der Perlmutter-Schicht in diese übergehen (Taf. 2, Fig. 4).

The septum, finally closing the hollow spine of *Guildfordia*, is broken open parallel to its base. It demonstrates star-like crystal aggregates which grew below the first organic septal layer. Where rays of the aggregate come into contact with the nacreous layer, they may show a transformation into nacre, like demonstrated on plate 2, fig. 4. x 40; L.Nr. 38 781; A.Nr. 1372/25.

Fig. 6. Im in Fig. 7 dargestellten Septum zeigt das Detail des Übergangsbereiches von der Sphärolithsektoren- zur Perlmutter-Schicht nadelige Kristalle, die Perlmutter-Lamellen zusammensetzen. Der Aufwuchs jeder Lamelle erfolgt durch einzelne nadelige Kristalle, die individuell aufwachsen.

The septum, in fig. 7 illustrated, shows in detail the transitional area between the layer of spherulite sectors and nacre characterized by needle-like crystals which compose the nacre plates. Each lamella grows up in form of individual needle-like crystals. x 4500; L.Nr. 44 678; A.Nr. 1572/31.

Fig. 7. Nach 6–10 Plättchen treten im Übergang von den Sphärolithsäulen des *Angaria*-Hohlstachelseptums zur Perlmutter-Schicht keine Einzelkristallite mehr auf, und es entstehen im folgenden Perlmutter-Lamellen, die muschelige Bruchflächen aufweisen.

In the transition from sectors of spherulites to the nacreous layer, in the septum of the hollow spine of *Angaria*, after the deposition of 6–10 plates single crystallites take no further part in the formation of nacre plates. Fractured plates here show smooth to undulating surfaces. x 500; L.Nr. 44 676; A.Nr. 1572/29.

Fig. 8. Das Septum eines Hohlstachels von *Angaria* zeigt an der Basis eng miteinander verwachsene Weizenkorn-Aggregate (unten) und daran anschließend Sphärolithsektoren. Der Übergang von letzterer Struktur zur Perlmutter ist im gleichen Septum verwirklicht und auf Fig. 7 dargestellt.

The septum of a hollow spine of *Angaria* demonstrates grain shaped aggregates at its base from which sectors of spherulites extend. The transition from the later structure to the nacreous layer can be found in the same septum and is illustrated in fig. 7. x 500; L.Nr. 44 679; A.Nr. 1572/32.

Fig. 9. Detail des oberen sich verzweigenden Säulenteils einer Übergangszone von Perlmutter-Lamellen zur Sphärolith-Struktur im *Guildfordia*-Hohlstachel. Die Lamellen schneiden in gleichbleibenden Abstand zueinander und unbeeinflusst von der strahligen Struktur die Sphärolith-Äste diese unter dem verschiedensten Winkel.

Detail of the upper part of the branch-like spread of the transitional zone between the nacreous layer and the spherulitic structure in the *Guildfordia* spine. The lamellae dissect in a very regular way all branches of the tree-like columns uninfluenced by the direction of individual branches. x 900; L.Nr. 44 653; A.Nr. 1572/6.

Fig. 10. Detail von Fig. 9 zeigt eine einzelne Säulenspitze mit noch schwach angedeuteter Lamellierung (von links oben schräg nach rechts unten) und ihre Zusammensetzung aus Einzelkristallen.

Detail of fig. 9 demonstrates a single upper branch with only weak remains of a lamellation (from the left upper side inclined toward the right lower side) and composition of single crystals. x 9000; L.Nr. 44 657; A.Nr. 1572/10.

#### TAFEL 4

Fig. 1. Dünnnes, inneres Septum des Hohlstachels von *Angaria* mit beginnender Sphärolithsektoren-Bildung.

Thin, inner septum of the hollow spine of *Angaria* with first orientation of the prisms into sectors of spherulites. x 1900; L.Nr. 40 911; A.Nr. 1443/42A.

Fig. 2. Die ersten mineralischen Ablagerungen des Stachel-Abschlußseptums von *Guildfordia triumphans* zeigen hantelförmige Weizenkorn-Aggregate, welche zu Sphärolithen auswachsen.

Grain shaped aggregates composed of single crystals with needle axis parallel to each other, show first transformation toward spherulites in the first mineral deposits of the final septum of the *Guildfordia triumphans* spine. x 500; L.Nr. 40 919; A.Nr. 1443/6A.

Fig. 3. Die geschlossene Perlmutter-Front von *Mytilus edulis* dringt über die kalzitische Prismenschicht (oben) vor. Die Form der vorrückenden Front zeichnet den Umriss normaler Perlmutter-Plättchen nach, obwohl sich die Plättchen aus unregelmäßig knotigen Aragonitkörnern zusammenfügen. A continuous frontier of nacre covers the calcitic prismatic layer (upper part). The shape of the progressing frontier is like that of normal nacre plates, even though plates here are composed of irregular, nodular, aragonitic grains. x 4000; L.Nr. 30 281; A.Nr. 1389/7.

Fig. 4. Der Frontverlauf von Perlmutter- über die Kalzit-Schicht (oben) bei *Mytilus edulis* wird durch einen aufgesetzten Saum ausgezeichnet, der aus runden bis eckigen Bestandteilen zusammengesetzt wird. Die ersten vorrückenden Perlmutter-Plättchen sind ganz, oder zum Teil, aus Körnern zusammengesetzt. (Im Querbruch: Fig. 6.)

The frontier of the nacre progression over the calcitic layer in *Mytilus edulis* is characterized by a rim, which is composed of round to angular components. The first nacre plates in the region of progression demonstrate a composition, in part or in total, of grains. (Such grains in fracture of the shell are seen in fig. 6.) x 1600; L.Nr. 39 280; A.Nr. 1389/6.

Fig. 5. Der erste Perlmuttervorschub auf die Kalzitschicht kann auch in nicht-geschlossener Front durch dünne Plättchen erfolgen, die ihrerseits aus 0,1 bis 0,2  $\mu$  breiten Prismen zusammengesetzt sind.

The first nacre layers on the calcitic layers may also progress in non-continuous line consisting of thin platelets which themselves are composed of 0,1–0,2  $\mu$  wide prisms. x 4000; L.Nr. 40 943; A.Nr. 1444/4.

Fig. 6. Im Querbruch weisen bei *Mytilus edulis* sich Übergänge von der Perlmutter- zur Prismenschicht durch körnig aufgebaute Perlmutter-Plättchen aus. Die einzelnen Körner besitzen einen Durchmesser von etwa 0,2  $\mu$ .

In transverse fracture transitions from nacreous layers to prismatic layers are characterized by nacre plates composed of grains measuring about 0,2  $\mu$  in width. Here such a layer is under- and overlain by normal nacre. x 10 000; L.Nr. 44 827; A.Nr. 1578/21A.

Fig. 7. In die Perlmutter-Schicht von *Mytilus edulis* eingeschaltete Prismenschichten, die im randlichen Bereich der Verheilung eines Schalendurchbruches entstanden. Die kalzitische Prismenschicht (unten) stellt die basale Schicht.

Prismatic layers are included into the nacreous layer of the *Mytilus edulis* shell close to the regeneration of the shell (to the right), where the burrow of a boring organism had penetrated. The basal layer (lower side) is formed by the calcitic prismatic layer. x 1000; L.Nr. 41 213; A.Nr. 1453/24A.

Fig. 8. Aufsicht auf viereckige Perlmutter-Plättchen der *Mytilus edulis* Klappeninnenseite, zeigt den zentralen, etwas eingewölbten Plättchenbereich, der hexagonalen Umriss besitzt.

A view of nacre plates with rectangular shape on the inner surface of *Mytilus edulis* shells demonstrates the central, somewhat lower portion of the plates with their hexagonal outline. x 4200; L.Nr. 39 282; A.Nr. 1389/9.

Fig. 9. Die Oberseite der viereckigen Perlmutter-Plättchen von *Mytilus edulis* ist mit einer organischen Schicht bedeckt,

die Seitenkanten sind dagegen unbedeckt und körnig. Nur an den Seitenkanten vollzieht sich das weitere Größenwachstum. The upper surface of four-cornered nacre plates of *Mytilus edulis* is covered by organic material and smooth. The lateral sides are free of organic material and granulous. Only on the lateral plate-sides further growth occurs. x 4400; L.Nr. 39 265; A.Nr. 1388/10A.

Fig. 10. Neben hexagonalen, rundlichen und rechteckigen Perlmutterformen treten bei *Mytilus edulis* auch spiralgig aufgebauete Perlmutter-Plättchen auf. Spirally composed nacre can be found besides hexagonal, rectangular, and round shapes on the inner side of the valves of *Mytilus edulis*. x 1700; L.Nr. 44 397; A.Nr. 1563/5A.

#### TAFEL 5

Fig. 1. In den Zwischenräumen, die von angewachsenen Perlen und der Schaleninnenoberfläche gebildet werden, können Perlmutter-Plattenstapel bei *Mytilus edulis*-Schalen angetroffen werden.

Interspaces between the inner valve surface and pearls attached to this surface may show stacks of nacre plates in *Mytilus edulis* shells. x 4000; L.Nr. 44 401; A.Nr. 1563/9A.

Fig. 2. Strukturwechsel, wie er im Bereich von Spalten zwischen Klappeninnenoberfläche und Perlenansatz erfolgt. Hier gehen Perlmutter-Plättchen (unten) in körnige Aggregate über (oben).

View onto the change in structure on the internal surface of the valve of *Mytilus edulis*, where nacre plates (lower part of the picture) grade into granular aggregates. This may be observed near the attachment of pearls to the inner valve surface. x 4300; L.Nr. 44 395; A.Nr. 1563/3A.

Fig. 3. In Spalten am Ansatz perlähnlicher Gebilde von *Mytilus edulis* findet man, als Fortsetzung der Perlmutter-Stapel, prismatisch aufwachsende Kristallaggregate, welche noch deutliche Lamellierung aufweisen.

In interspaces between pearl-like structures and the inner side of the valve of *Mytilus edulis* prismatic crystal aggregates with remnants of lamellar structure have grown on stacks of nacre plates. x 4000; L.Nr. 39 287; A.Nr. 1389/13.

Fig. 4. Aus der Perlmutter-Schicht hervorgegangene Prismenbündel, die noch eine deutliche Lamellierung aufweisen. Bei den Bündeln in der Bildmitte weicht die Lamellierung in ihrer Richtung von der der Wuchsoberfläche ab und verläuft mehr oder weniger stark geneigt zu ihr. Ein Detail der Wuchsoberfläche der Bündel ist auf Fig. 7 dargestellt; einen Querbruch zeigt Fig. 6.

Prismatic structures which have evolved from the nacreous layers in *Mytilus edulis* still show clear lamellation. Bundles in the centre of the picture show lamellation which in its direction differs from that of the growth surface and is more or less inclined to it. A detail of the growth surface of this prismatic layer is seen in fig. 7, and fig. 6 demonstrates a transverse fracture through it. x 1800; L.Nr. 41 205; A.Nr. 1453/16A.

Fig. 5. Übergang von der Perlmutter- zur Prismenschicht auf der Innenseite einer Schalenkappe von *Mytilus edulis*

in der Randzone einer Verheilungskappe, welche über dem Ende eines Bohrganges entstanden ist.

Transition from the nacreous structure to prismatic layers on the inner side of the valve of *Mytilus edulis* as it was found at the rim of a repair-cap which was secreted on the end of a burrow, piercing the shell. x 800; L.Nr. 41 219; A.Nr. 1453/30A.

Fig. 6. Ein Anbruch der Übergangszone zwischen Perlmutter- und Prismenschicht bei *Mytilus edulis* zeigt den noch lamellaren Charakter der prismatischen Bildung.

The fracture in the transitional zone between the nacreous layer and the prismatic layer shows remaining lamellation in the otherwise prismatic structure. x 2000; L.Nr. 41 210; A.Nr. 1453/21A.

Fig. 7. Die Kristallbündel der Übergangsschichten zwischen Perlmutter- und Prismenschichten bei *Mytilus edulis* wachsen, bis sie die Lamellenbreite erreicht haben und danach nur noch in die Breite. Hierbei bilden sich größere, glatte Oberflächen mit vieleckigen Begrenzungen, die mit einer organischen Schicht bedeckt sind und im Querbruch als Lamellen zu erkennen sind.

Bundles of crystals in the transitional layers between the nacre and prismatic layers in the valves of *Mytilus edulis* grow until they have reached the thickness of the lamella and after that they grow only laterally. Therefore larger, smooth surfaces with many cornered borders are formed, which are covered by an organic layer. This layer will later, in fracture, show up as lamella. x 2900; L.Nr. 41 204; A.Nr. 1453/15 A.

Fig. 8. Übersicht einer Schalenverheilung eines *Nautilus pompilius*-Gehäuses im Querbruch. Die obere Schicht stellt die alte Schale dar. Die Bruchkante ist links erkennbar. Die neue Schale setzt unter der alten (linke Bildmitte) an. Details in den Bildern Fig. 9, 10 u. 11.

A view of the shell regeneration of *Nautilus pompilius* in transverse section. The upper layer shows the old shell with the fracture line visible at the right side. The new shell is fused to it from below at the right center of the picture. Details are seen in figs. 9, 10 and 11. x 30.

Fig. 9. Das Detail von Fig. 8 zeigt durch organische Lamellen miteinander verbundene Weizenkorn-Aggregate (oben) der ersten Ausscheidungen der Schalenverheilung. Diese schließen sich nach unten zu Sphärolithsektoren zusammen, die ihrerseits in die Perlmutter-Schicht überleiten (Detail Fig. 11).

The detail of fig. 8 shows grain-like aggregates (upper part) of the first mineral deposits of the regenerated shell in close contact to organic lamellae. These aggregates grade into sectors of spherulites, which in their lower portion grade into nacreous layers (detail see fig. 11). x 150.

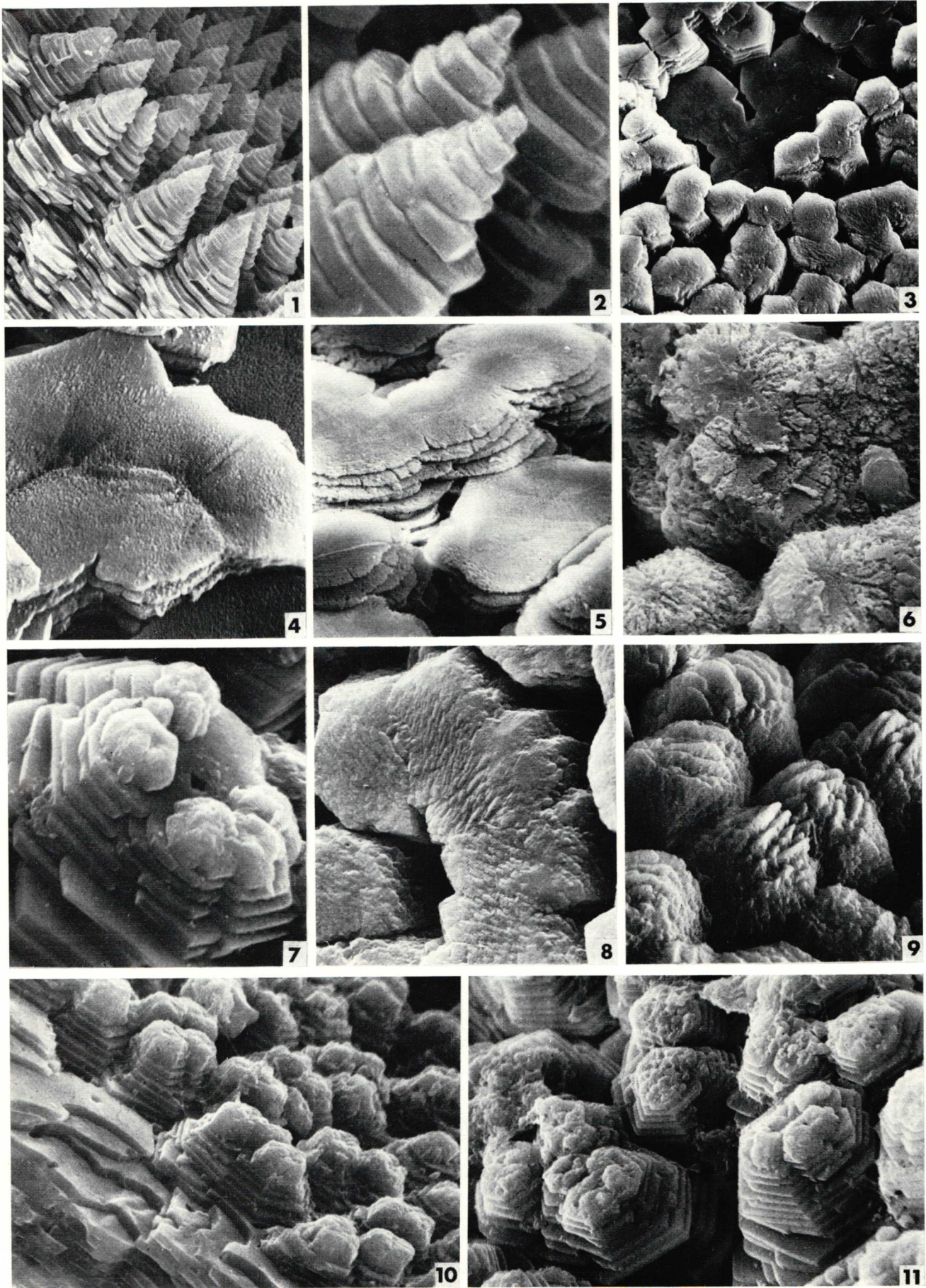
Fig. 10. Die ersten Regenerationsabscheidungen von *Nautilus pompilius* bestehen aus Weizenkorn-Aggregaten und darauf aufwachsenden Sphärolithen.

First mineral deposits of the regenerated shell of *Nautilus pompilius* are composed of grain-like aggregates which form the center of spherulitic growth. x 500; L.Nr. 44 487; A.Nr. 1566/27A.

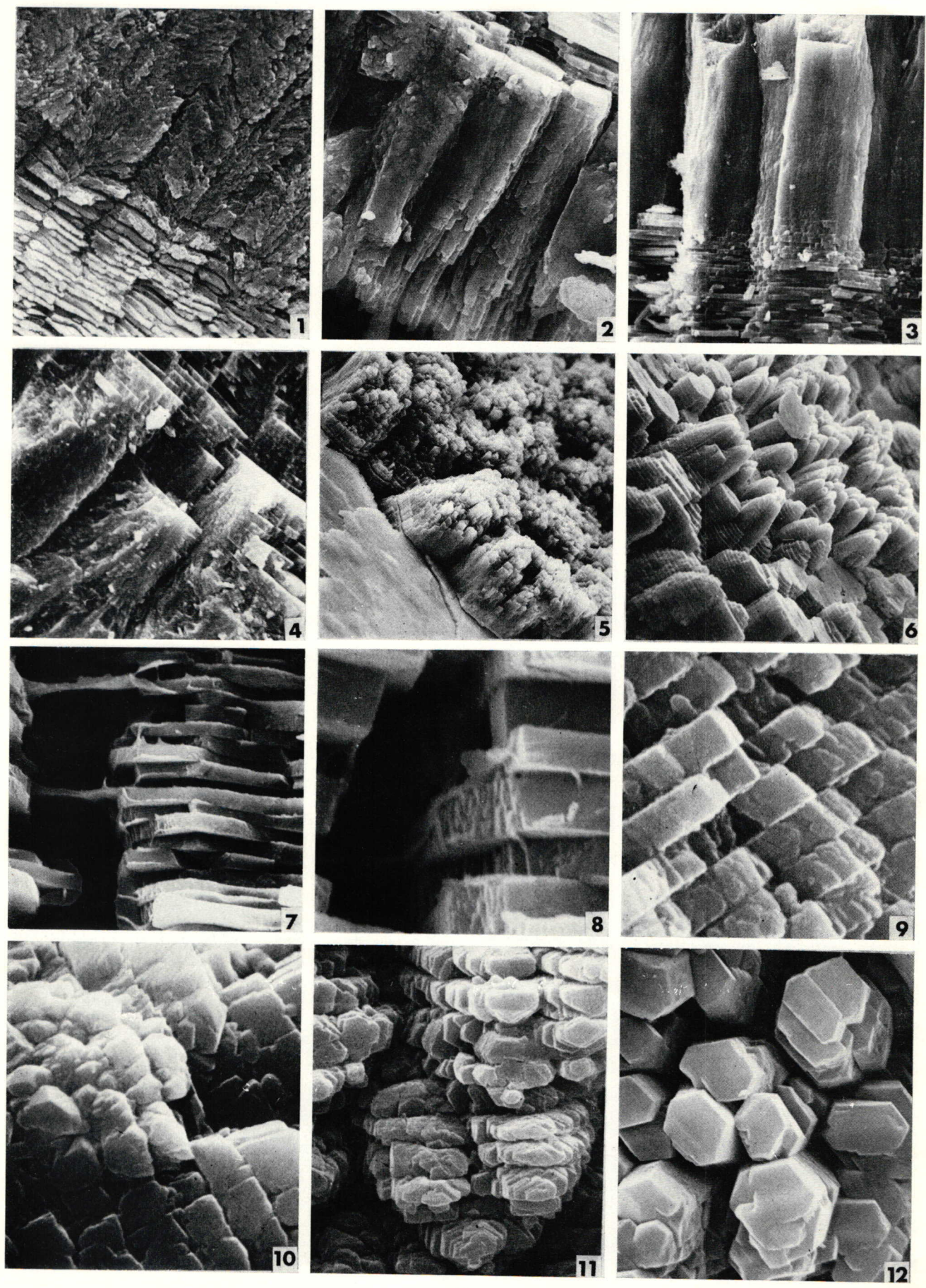
Fig. 11. Das Detail von Fig. 9 zeigt den fließenden Übergang von den Sphärolithsektoren zur Perlmutter.

The detail to fig. 9 shows the gradational transition from sectors of spherulites to the nacreous layer. x 2000; L.Nr. 44 488; A.Nr. 1566/28A.

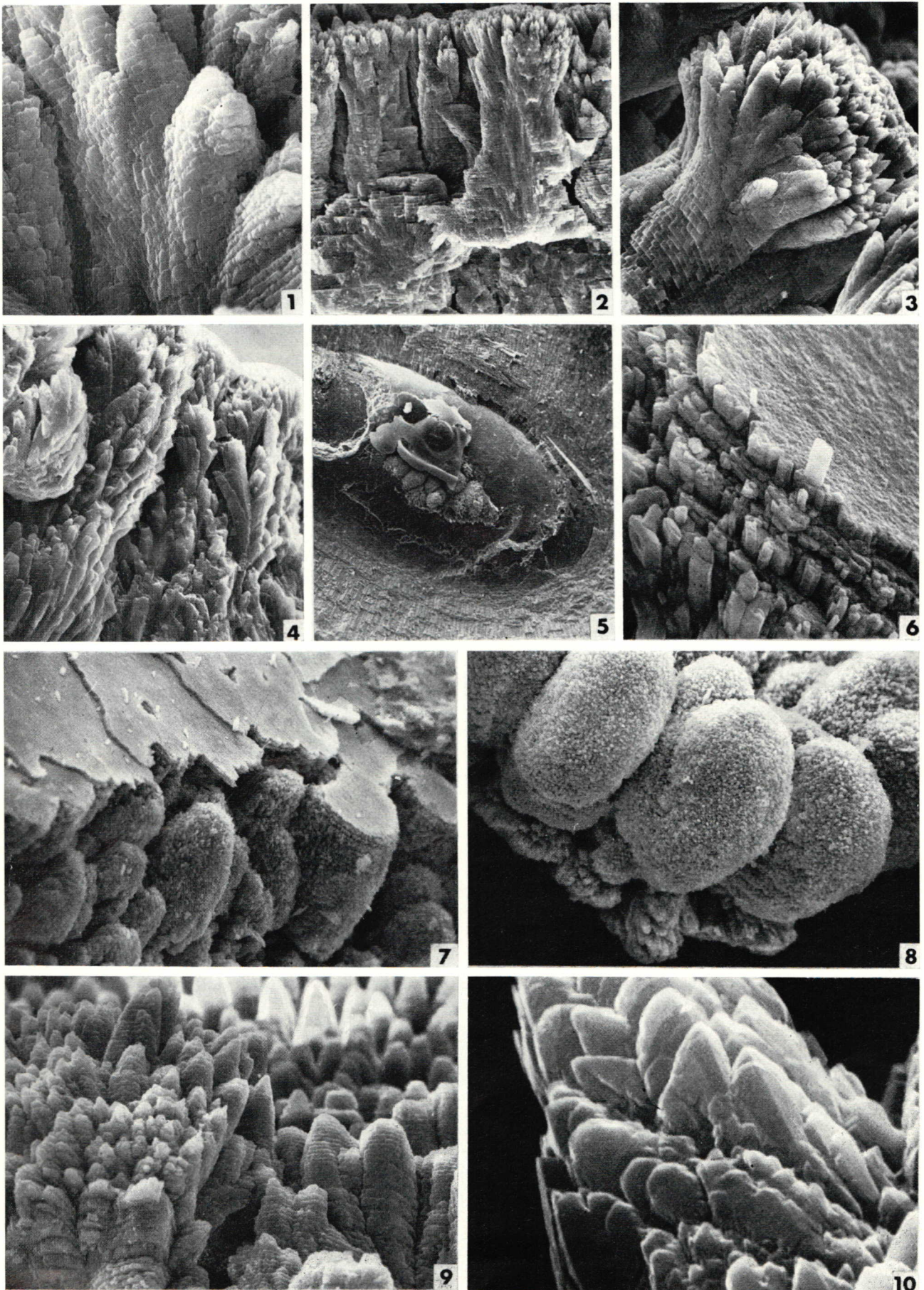




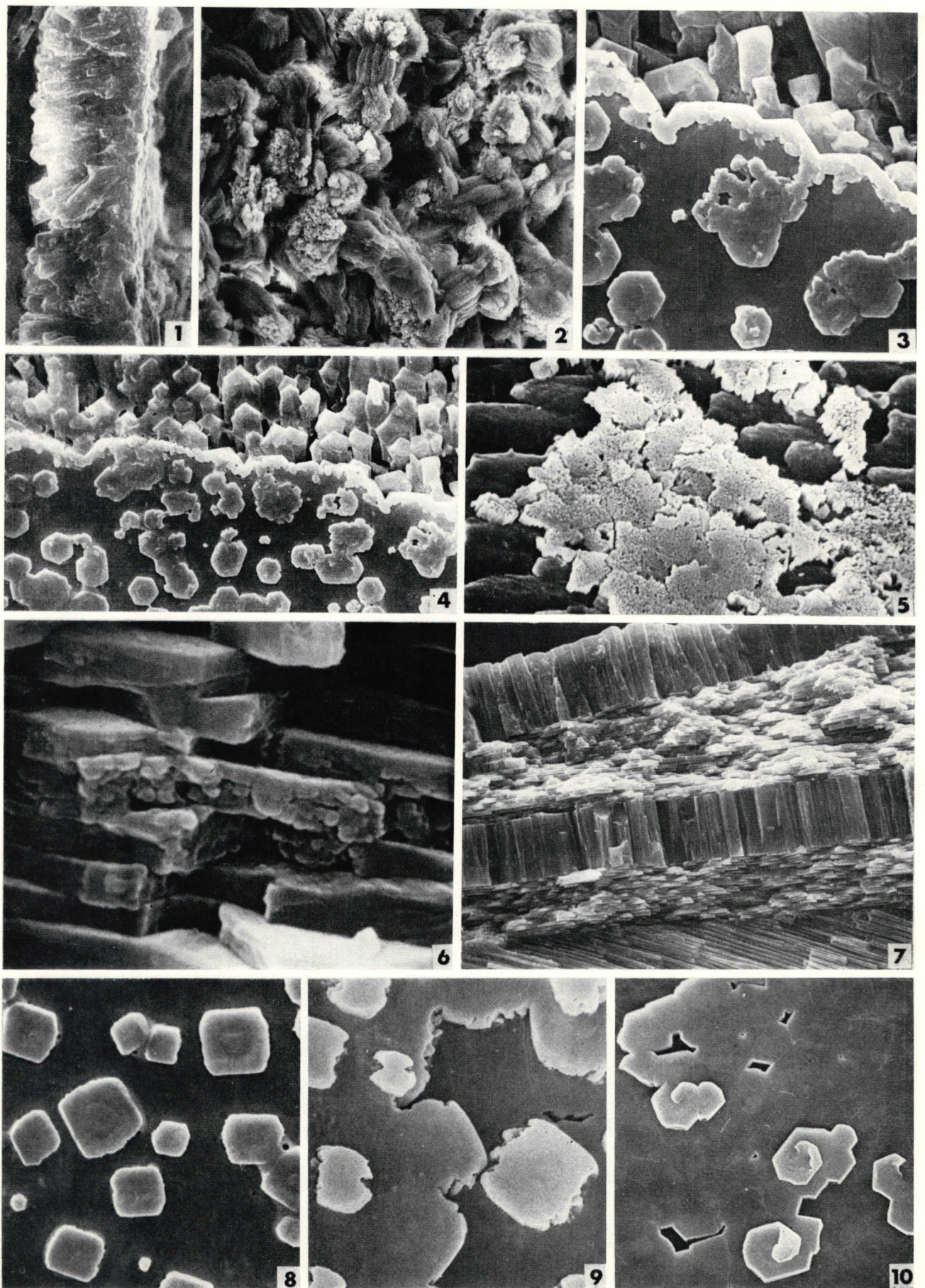
Tafel 1



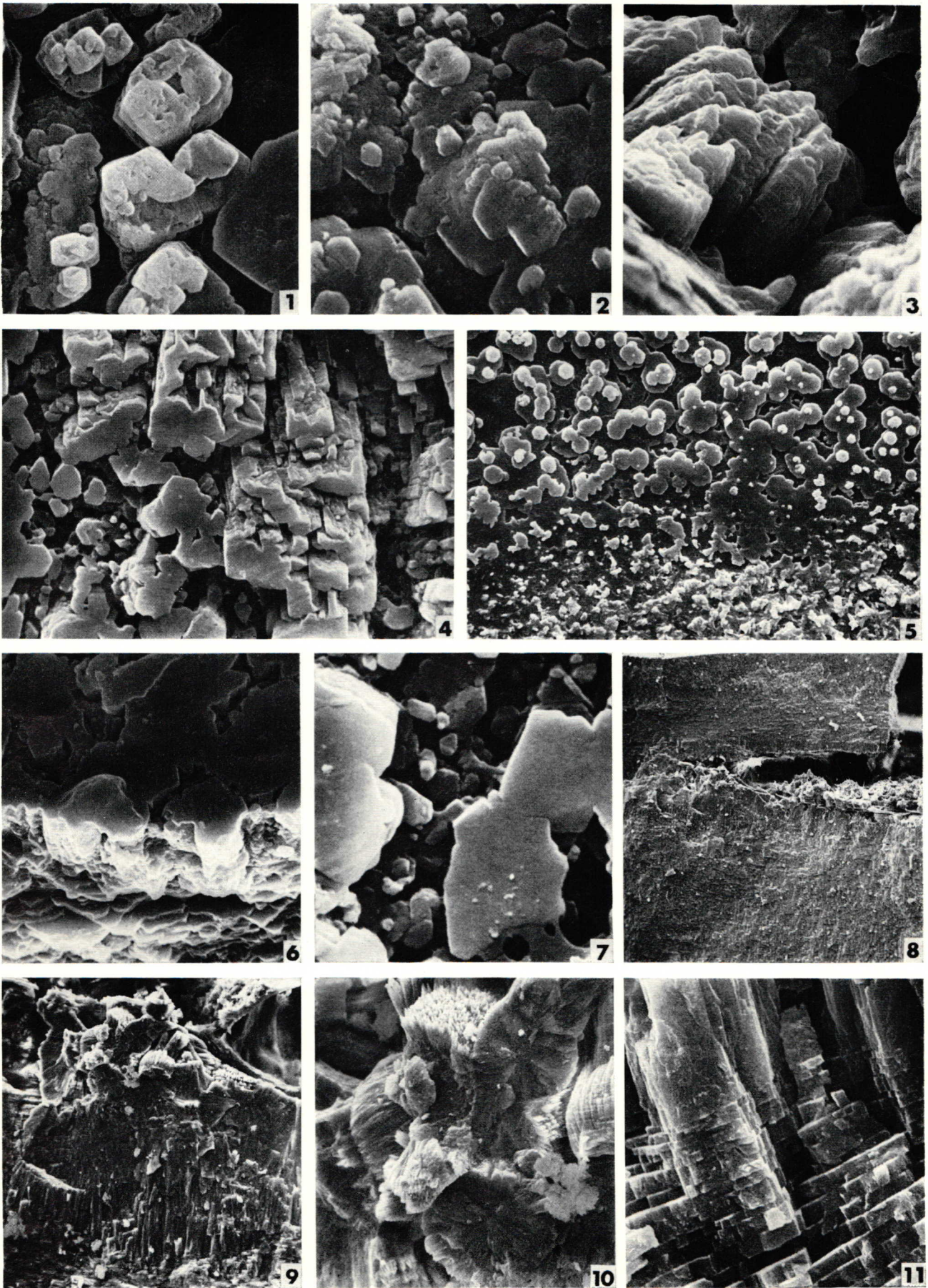
Tafel 2



Tafel 3



Tafel 4



Tafel 5

