



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 Uterussekreten von Hühnern

BANDEL, K.:

Die Herausbildung der Schraubenschicht der Pteropoden

RISTEDT, H.:

Zur Ultrastruktur der Zooecien rezenter Membranipora-Arten



Die Herausbildung der Schraubenschicht der Pteropoden

Von KLAUS BANDEL

Mit 4 Tafeln und 4 Abbildungen mit Text

Abstract

The helical structure of the pteropod-shell is derived from the crossed acicular structure. The latter owns close relation to the crossed lamellar structure. All three structural types have the basal elements of $\sim 0,2 \mu$ in common, which in a single row construct the straight or spirally bent needle units. During shell repair the precursor of the helical structure is developed in a dendritic structure, which develops from granular to prismatic units.

Helically bent bundles of needles are existent in the transition of differently oriented crossed lamellar layers within the Neogastropoda. Crossed acicular structure often leads to or from the crossed lamellar structure within the Meso- and Neogastropoda. Dendritic structure is developed in apical parts of the shell of Mesogastropoda as product of first shell calcification and cavity filling.

Key words: Molluscs; shell structure; systematics; opisthobranchs; helical structure.

Zusammenfassung

Die Schraubenstruktur der Pteropodenschale leitet sich aus der überkreuzt-nadeligen Struktur her, die ihrerseits enge Verwandtschaft zur Kreuzlamellen-Struktur besitzt. Allen drei Strukturtypen gemeinsam ist die Dimension und Form der $\sim 0,2 \mu$ großen Grundelemente, die die geraden oder gebogenen Nadeleinheiten in einfacher Reihe aufbauen. Bei der Schalenreparatur entwickelt sich die Schraubenstruktur der Pteropoden über eine dendritische Schicht, die ihrerseits aus granulären bis prismatischen Einheiten hervorgeht.

Schraubig ausgerichtete Nadelbündel gibt es beim Übergang zwischen Kreuzlamellenschichten verschiedener Ausrichtung bei Neogastropoden. Überkreuzt-nadelige Schichten treten bei Meso- und Neogastropoden als Vorläufer der Kreuzlamellenschicht auf. Dendritische Schichten finden sich bei Mesogastropoden im apikalen Gehäusebereich als Produkt erster Verkalkung und Verfüllung.

Schlüsselwörter: Mollusken; Schalenstruktur; Systematik; Opisthobranchier; Schraubenschicht.

Einleitung

BE, MACCLINTOCK & CURRIE [2] konnten den Aufbau der Pteropodengehäuse in wesentlichen Punkten klären. Sie bezeichneten diese, für die Pteropoden typische Struktur, »helical structure« bzw. »schraubige Struktur«. In

ihrer Zusammenfassung schrieben sie: »Die bei Mollusken einzigartige Schraubenstruktur zeigt an, daß die Pteropoden als spezialisierter, neomorpher Zweig von schalenlosen, opisthobranchen Vorfahren abzuleiten sind und nicht von den Pyramidellaceen, deren Gehäuse Kreuzlamellen-Strukturen aufweisen.« Pteropoden sollen demnach eine völlig neuartige Schale mit hochkomplizierter Struktur nach neuem Plan (»new architectural plan«) entwickelt haben, nachdem ihre Vorfahren ihre Schale mit alten, durch Kreuzlamellenstruktur charakterisierten, Ordnungen aufgegeben hatten und schalenlos geworden waren. BE, MACCLINTOCK & CURRIE meinten daher auch, daß die Schalenstruktur der Pteropoden von höchstem Interesse zur Aufklärung der elementaren Prozesse der Schalenverkalkung seien. Sie stellten eine Ähnlichkeit hinsichtlich der Collagen-Großhelices und Schraubenstruktur fest und meinen, daß die anfängliche Rechtsdrehung der Schrauben der Aragonitnadeln trotz großer Dimensionsunterschiede zwischen beiden Strukturen direkt von der Rechtsdrehung der Collagen-Großhelices abgeleitet sein könnte. Hierbei soll letztere als Matrize zum epitaktischen Aufwuchs dienen.

Zu einer wesentlich von den Vorstellungen von BE, MACCLINTOCK & CURRIE [2] abweichenden Deutung der Pteropoden-Schalenstruktur kam ich bei der Nachuntersuchung verschiedener Pteropoden-Gehäuse aus dem Atlantik. Die Ergebnisse sollen dargestellt und diskutiert werden.

Material und Methoden

Die Untersuchung der Schalen-Ultrastruktur stützt sich vornehmlich auf rasterelektronenmikroskopische Oberflächenbetrachtungen. Hierzu wurden Bruchflächen, Wuchsoberflächen und oberflächennah abgetragene Schalentile verwendet. Bruch- und Oberflächenpräparate wurden durch Druckluft gesäubert und im destillierten Wasser durch kurzzeitige Behandlung im Ultraschall von Verunreinigungen befreit. Es wurden neben frischen Gehäusen auch solche untersucht, die nach dem Tode der Tiere in tiefem Wasser schwach angeätzt wurden. Hier läßt sich die Ätzoberfläche durch Ultraschallbehandlung von Verunreinigungen und aufgelockerten Schalenschichten säubern.

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

Die Arbeit wurde im Rahmen der Forschergruppe »Biomineralisation« unter der Leitung von Prof. Dr. H. K. ERBEN durchgeführt. Ihm sei für sein stetes Interesse und für wertvolle Hinweise gedankt.

Das in dieser Studie verwendete Material wurde vom Verfasser selbst auf- und gesammelt. Die Zeichnungen fertigte meine Frau an, der dafür besonders gedankt sei. Bei den rasterelektronen-mikroskopischen Aufnahmen, Fotoarbeiten und Fertigstellung des Manuskriptes halfen mir in dankenswerter Weise Frau CH. HEMMER, Frau I. SIEBURG und Frl. R. MÜLLER (Inst. für Paläontologie, Bonn); die Deutsche Forschungsgemeinschaft finanzierte die Studie, ihr möchte ich hier danken.

Beschreibung

Übergang von der überkreuzt-nadeligen Schicht zur Schrauben-Schicht bei Pteropoden

In der Nähe des Mündungsrandes der Gehäuseöhre einer ausgewachsenen *Cuvierina columnella* (Pteropoda, Opisthobranchia) treten direkt unterhalb (nach innen hin) des Periostrakums etwa 0,1–0,2 μ breite Körnchen, unregelmäßig gerundeter Gestalt, auf. Diese bilden, einander berührend, eine einschichtige Lage, die in der Aufsicht ein polygonales Netzwerk von Berührungsfugen zeigt (Taf. 1, Fig. 1, 4, Taf. 2, Fig. 6). Schon nach 0,2 μ Mächtigkeit geht diese äußerste, extrem dünne Prismenschicht in die überkreuzt-nadelige Schicht über (aus gegeneinander in zwei Richtungen verstellte Nadeln [Biokristalle] oder Nadelgruppen zusammengesetzte Schicht). Innerhalb letzterer zeigen einzelne Nadeln oder Nadelgruppen eine strenge Anordnung in zwei Richtungen, so daß sie unter gleichem Winkel (30°–40°) an die Wuchsoberfläche herankommen. Die Nadeln überkreuzen einander unter dem Winkel von 120°–150°. Ihre Längsachsen verlaufen parallel zueinander und ungefähr parallel mit der Ebene, die man zwischen den Rändern der Röhrenmündung aufspannen könnte.

Jede Nadel dieser überkreuzt-nadeligen Schicht besteht aus einer Reihe gerundeter, 0,1–0,2 μ breiter Grundelemente (Taf. 1, Fig. 2, Taf. 2, Fig. 5). Die Nadeln und Nadelgruppen lassen sich mit den Lamellen 1. Ordnung der Kreuzlamellen-Schicht vergleichen. Innerhalb von Nadelgruppen treten oft 2–4 nebeneinander gelegene Nadeln zu Lamellen 2. Ordnung zusammen. Diese weisen etwa 0,2 μ Dicke auf und stehen normal auf der Ebene, die die Nadelachsen miteinander bilden. Die benachbarten Nadeln dieser Lamellen 2. Ordnung sind randlich untereinander verwachsen und sind im Querschnitt rechteckig. Lamellen 1. Ordnung der überkreuzt-nadeligen Schicht bestehen also aus Platten, die aus einer Reihe einzelner Nadeln oder aus Nadelbündeln von bis zu 2 μ Länge und 0,8 μ Breite zusammengesetzt sind. Die entgegengerichteten Nadeln oder Nadelbündel dieser Schicht berühren sich eng und können einander ver-

drängen oder umfassen (Taf. 2, Fig. 5, 7). Es erfolgt aber keine Durchdringung der einzelnen, die Nadeln zusammensetzenden Grundelemente, sondern vielmehr eine Verdrängung. Häufig findet man Verzweigungen von Nadeln (Taf. 2, Fig. 5, 6, 7).

Der von einer überkreuzt-nadeligen Schicht aufgebaute, aperturale Saum von *Cuvierina columnella* geht in apikale Richtung an einer schmalen, aber fließenden Grenze in den Bereich der eigentlichen Gehäuseöhre über, die von der Schrauben-Schicht (= Schicht aus schraubig ausgerichtete Nadeln [Biokristalle] bestehend) zusammengesetzt wird (Taf. 1, Fig. 1, 4, 5). Dieser Übergang läßt sich sowohl auf der Wuchsoberfläche (Taf. 1, Fig. 1), als auch im Querbruch (Taf. 1, Fig. 4, 5) beobachten, da die Schrauben-Schicht in inneren Schalenpartien weiter zur Apertur hin vorstößt als an äußeren (Taf. 1, Fig. 4, 5). Die Nadeln der überkreuzt-nadeligen Schicht drehen sich im Übergang zur Schrauben-Schicht aus ihrer Stellung in gegeneinander gerichtete Platten heraus und münden in die Rechtsschraube ein. Diese Herausrückung aus der Richtung der sich kreuzenden Nadeln erfolgt dadurch, daß die Nadeln der verschiedenen Platten aus der Ebene vertikal zur Wuchsoberfläche und parallel zur durch die Aperturränder gebildeten Fläche in die nur flach zur Wuchsoberfläche geneigten Nadeln der Schrauben-Schicht einbiegen (Taf. 1, Fig. 5). Die somit parallel zueinander verlaufenden Nadeln richten sich dann in die Rechtskurve der Schrauben-Schicht ein (Taf. 1, Fig. 1). Die gebogen erscheinenden Nadeln dieser Schicht sind zu flachen Spiralen ausgerichtet und treffen unter kleinem Winkel auf die Wuchsoberfläche. Die Grundelemente der Nadeln der Schrauben-Schicht bestehen weiterhin aus etwa 0,2 μ Durchmesser aufweisenden, unregelmäßig gerundet-rechteckigen Kristalliten (Taf. 1, Fig. 3).

Die Schrauben-Schicht besteht demnach aus den Lamellen 3. Ordnung vergleichbaren, gebogenen Nadeln. Diese vereinigen sich zu nach innen, zur Wuchsoberfläche hinweisenden Spiralen (Details hierzu siehe in BE, MACCLINTOCK & CURRIE [2]). Etwas ungleich tief abgetragenen Schalenaußenschichten der flachen Gehäuseile von *Cavolina tridentata* FORSKAL zeigen deutlich den Verlauf der Nadeln innerhalb der Schrauben-Schicht (Taf. 1, Fig. 6). Hier sind mehrere Stockwerke einer fast vollständige Spiralwindung umfassenden Schicht abgeschlossen. Bei *Cavolina tridentata* sind keine Lamellen 2. Ordnung zu erkennen. Bei manchen Pteropoden trifft man sie an. So schließen sich die Lamellen 3. Ordnung der Schraubenstruktur bei *Clio pyramidata* LINNÉ zu Lamellen 2. Ordnung zusammen (Taf. 3, Fig. 1). (Für gleichartige Bildungen bei *Cuvierina* siehe BE, MACCLINTOCK & CURRIE [2]).

Nicht immer erfolgt die Drehung der Schrauben-Schicht in so regelmäßiger Weise wie bei *Cavolina tridentata*. Im apikalen Bereich der Gehäuseöhre von *Cuvierina columnella* zeigen sich Unregelmäßigkeiten in der spiralen Anordnung der Nadeln. Der Verlauf der Spirale ist hier nicht völlig gleichförmig. Bereiche schwächerer, regelmäßiger Nadelkrümmung wechseln mit solchen stärkerer und unregelmäßiger Nadelkrümmung ab (Taf. 1, Fig. 7, 8).

Dort, wo die Krümmung verstärkt ist, trifft man besonders viele Verzweigungen der Nadeln. Oft tritt hier gleichzeitig die Aufspaltung einer Nadel in drei neue ein (Taf. 1, Fig. 8, 9). Gleichzeitig findet man in diesem Bereich eine Gliederung in Nadelgruppen (Taf. 1, Fig. 8). Diese zeigen, im Gegensatz zur gleichmäßig gekrümmten Spirale, zwei voneinander unterschiedene Richtungen der Nadeln. Dies geht einher mit einer steileren Stellung der Nadelachsen zur Wuchsoberfläche. Die hier vorübergehend ausgebildete überkreuz-nadelige Struktur richtet sich im weiteren Verlauf wieder in die der Schrauben-Struktur ein. Damit nähert sich die Richtung der Nadelachsen auch wieder der der Wuchsoberfläche.

Auf der flach gewölbten Schale von *Cavolina tridentata* wurde die Verheilung einer Schalenverletzung untersucht (Taf. 3, Fig. 1). Die Schichten der verheilten Schale sind in unterschiedlicher Tiefe abgetragen, so daß verschiedene Stadien der Schalenneubildung aufgeschlossen wurden. Als erste Bildung der Verheilung liegen körnige Kristallite vor, die zu einer blockigen Prismenschicht zusammengeschlossen sind, wie sie auch unter dem Periostrakum bei normal vorgebauter Schale anzutreffen ist. Allerdings treten sie in der Verheilung oft auch zu warzenartigen Aggregaten zusammen. Nach innen hin geht diese körnige Schicht schon nach $0,2 \mu$ Mächtigkeit in plattige, verzweigte Nadeln über. Sie zeigen in der dendritischen Schicht einen unregelmäßig gekrümmten Verlauf, sind bis $0,2 \mu$ dick und bestehen aus Grundelementen (= Bruchteile eines μ im Durchmesser aufweisende, eckige bis polygonale oder rundliche Grundeinheit, die Biokristalle zusammensetzt) unregelmäßiger Gestalt (Taf. 3, Fig. 8, 9, 10). Die einzelnen, bis zu fünf Mal verzweigten und eng miteinander verfilzten Nadeln formen eine nur $0,5 \mu$ mächtige dendritische Schicht (aus verzweigten, gekrümmten, miteinander verwachsenen und abgeplatteten Nadeln [Biokristalle] bestehend. Diese Kristallite zeigen kein erkennbares Anordnungsmuster. Sie sind in zur Wuchsoberfläche parallelen Lage angeordnet). Nach innen ordnen sie sich zu links- und rechtsgewundenen, schraubigen Gebilden an, deren Basis zur Wuchsoberfläche hin breiter wird (Taf. 3, Fig. 3–7). Anfangs zeigen die Nadeln, die Spiralen aufbauen, im Übergang zur dendritischen Schicht noch unregelmäßige Gestalt (Taf. 3, Fig. 3, 4). Mit zunehmender Mächtigkeit tritt die Linkswindung immer stärker zurück und verschwindet schließlich zu Gunsten der Rechtswindung in den Spiral-Kegeln (Taf. 3, Fig. 6, 7). Auch die Gestalt der Nadeln und der sie zusammensetzenden Grundelemente wird allmählich regelmäßiger (Taf. 3, Fig. 5, 6, 7). Es erfolgt somit eine Angleichung an die normalerweise in der Schale auftretende Schrauben-Schicht.

Zur Schrauben-Struktur überleitende Strukturtypen bei anderen Gastropoden

Die überkreuz-nadelige Schicht trifft man bei Meso- und Neogastropoden an. Hier kommt sie nicht selten im Bereich adulten Dickenwachstums der Schale, bei apikalen Hohlraumfüllungen und in Septen, welche apikale Hohlräume verschließen, vor (Taf. 1, Fig. 3, 4, Taf. 4, Fig. 3).

Als Beispiel soll die Struktur eines Septums von *Murex brevifrons* (Muricacea, Neogastropoda) angeführt werden (Taf. 4, Fig. 3). Hier folgt auf eine Schicht von Kristallaggregaten, die sich in aperturaler Richtung zu einer dünnen Prismenschicht zusammenschließen, eine überkreuz-nadelige Schicht. Es handelt sich dabei um eine Vorstufe der Kreuzlamellen-Schicht. In diesem Septum, etwas vom Rand zur Septenmitte hin ist die Kreuzlamellen-Schicht auch bereits entwickelt. Im Gegensatz zur überkreuz-nadeligen Schicht der Pteropoden bilden die gegeneinander gerichteten Nadeln bei *Murex* nur einen Winkel von etwa 40° miteinander. Doch vergrößert sich dieser Winkel innerhalb des gleichen Septums in Richtung auf dessen Mitte hin und in Annäherung auf die normale Kreuzlamellen-Schicht dieses Bereiches, bis etwa 100° – 110° erreicht sind.

Innenschichten bei Vertretern der Gattungen *Modulus*, *Tectarius*, *Cassis*, *Distorsio* und *Strombus* (Mesogastropoda), die entweder apikale Restlumina massiv ausfüllen oder innere Gehäuseteile in apikalen Windungen anliegen, zeigen oft der überkreuz-nadeligen Schicht ähnliche Strukturen. In diesen bilden die einzelnen Nadeln in der Regel einen großen Winkel (130°) miteinander. Sie können als Abwandlung der normalen Kreuzlamellen-Schicht betrachtet werden.

Im Unterschied zur überkreuz-nadeligen Schicht der Pteropoden und des *Murex*-Septums finden wir bei *Strombus pugilis*, *Modulus modiolus*, *Cassis tuberosa*, *Distorsio anus* eine Durchdringung der Einzelemente der überkreuz-nadeligen Struktur ähnlichen Schicht und in sie eingeschalteten Prismenschichten (Taf. 4, Fig. 5). Hier durchdringen und zerschneiden sich die Nadeln der beiden Richtungen gegenseitig, während sie bei Pteropoden und im *Murex*-Septum voneinander geschieden bleiben.

Im adulten Gehäusevorbau der frei im Plankton schwimmenden Heteropode (Mesogastropoda) *Atlanta peronni* werden unter dem Periostrakum zuerst Lagen mit überkreuz-nadeliger Struktur abgeschieden (Taf. 2, Fig. 3). Erst bei weiterer Verdickung der Schale geht die überkreuz-nadelige Schicht allmählich in eine Kreuzlamellen-Schicht über (Taf. 2, Fig. 4), deren Lamellen 1. Ordnung allerdings sehr schmal bleiben.

Schraubige Strukturen treten ebenfalls im normalen Schalenvorbau einiger Neogastropoden auf. Bei *Murex recurvirostris rubidus* zum Beispiel erfolgt Schalenvorbau nur nach langen Zeitintervallen ohne Schalenabscheidung. Beim Schalenvorbau allerdings baut ein Individuum dieser Art innerhalb einiger Tage (6–10) ein Drittel einer Schalenwindung. Die neue Schale ist aus zwei um 90° gegeneinander verdrehten Kreuzlamellen-Schichten aufgebaut. Im Übergang von der äußeren zur inneren Kreuzlamellen-Schicht läßt sich in einer schmalen Zone das Herausdrehen der Nadeln aus der alten in die neue Richtung beobachten (Taf. 4, Fig. 1). Zuerst treten an den Seiten der einzelnen, auf der Wuchsoberfläche austretenden Platten 1. Ordnung der äußeren Kreuzlamellen-Schicht erhobene Säume von Nadelbündeln (Lamellen 3. Ordnung) auf. Diese Bündel spalten sich so-

dann von der Platte ab und drehen sich spiralg aus der Wuchsebene heraus. Jedes Bündel erfaßt anfangs nur den randlichen Teil einer Platte, schließlich aber etwa ihre Hälfte. Die andere Hälfte dreht sich am anderen Rand in entgegengesetzter Richtung aus der Ebene der Wuchsoberfläche heraus (Taf. 4, Fig. 2). Hierbei umfassen sich die Bündel der benachbarten Lamellen zu einer in gleicher Richtung gedrehten Doppelspirale (Taf. 4, Fig. 4). Ist die neue Kreuzlamellen-Richtung erreicht, so erfolgt der weitere Vorbau der Nadeln wieder in gestreckter, gerader Form. Die Nadeln der beiden Richtungen der Platten bilden wieder einen Winkel von etwa 110° bis 120° miteinander. In der Spirale zeigen die Nadeln der beiden gegeneinander gerichteten Platten in den Bündeln schließlich in die gleiche Richtung, so daß jeweils aus einer Hälfte der gegeneinander gerichteten Lamellen 1. Ordnung die neuen Platten der darüber liegenden Kreuzlamellen-Schicht gebildet werden können.

Dendritische Schichten können im Bereich apikaler Füllungen aus Kreuzlamellen-Schichten entstehen. Sie können aber auch, wie im Falle des *Valvata cristata* Jugendgehäuse, zwischen der äußeren, dem Periostrakum direkt unterlagerten Schicht und der komplex prismatischen Struktur vermitteln (Taf. 2, Fig. 1, 2). Die anfangs rein organisch zusammengesetzte Schale zeigt während des Abschlusses der Metamorphose innerhalb der Eikapsel etwa eine Windung. Unter der organischen Embryonal-schale bildet sich zuerst eine aus unregelmäßig blockigen Kristallen von maximal $0,6 \mu$ Länge und $0,4 \mu$ Breite zusammengesetzte, bis 3μ dicke Schicht. Ihre kristallinen Bausteine sind sehr ungleichmäßig groß und zeigen keine bevorzugte Anordnung (Taf. 2, Fig. 1). Sie richten sich zum Innenraum hin unvermittelt in kleine Bündel einer komplex prismatischen Schicht aus, die ihrerseits nur maximal 2μ Mächtigkeit mißt (Taf. 2, Fig. 1, 2). Den Übergang von der äußersten Lage der blockig prismati-

schen Schicht zur komplex prismatischen Schicht (= aus unregelmäßig-säuligen Einheiten zusammengesetzte Schicht, bei der die einzelnen Einheiten aus einander etwa parallel ausgerichteten Nadeln [Biokristallen] aufgebaut sind) zeigt deutlich das Foto auf Taf. 2, Fig. 1.

Die bis $0,4 \mu$ breiten, geraden Einzelnadeln der komplex prismatischen Schicht formen sich aus körnigen, unregelmäßig angeordneten oder in verzweigten, knotigen Strängen geordneten, basalen Teilen der blockig prismatischen Schicht heraus. Diese nicht einmal $0,5 \mu$ breite Schicht entspricht der dendritischen Schicht. Sie vermittelt bei *Valvata* zwischen ungleich großen, körnigen Einzelkristallen zu aus Grundelementen von $0,3 \mu$ Breite zusammengesetzte Nadeln. Bedingt durch ihre geringe Schichtmächtigkeit fehlt jedoch die sonst für die dendritische Schicht typische Abplattung der einzelnen Nadeln (Taf. 2, Fig. 1). Ansonsten ist diese bei *Valvata* zu höher organisierter Struktur vermittelnde Schicht der von *Cavolina* vergleichbar. *Lambis lambis* (Strombacea, Mesogastropoda) zeigt dünne dendritische Schichten, deren Nadeln in Abwandlung der Kreuzlamellen-Nadeln, bei apikalen Füllungen entstehen (Taf. 4, Fig. 6). Solche Übergänge wurden auch bei *Distorsio anus* und *Cymatium pyriforme* (Tonnacea, Mesogastropoda) aufgefunden. Bei Altersschichten der Gehäuse großwüchsiger Pulmonaten wie *Zonites algirus* richten sich die Nadeln der aus der Kreuzlamellen-Schicht hergeleiteten dendritischen Schicht radial aus.

Diskussion

Während BÖGGILD [4] die Struktur der Pteropodengehäuse noch nicht erkannte und sie unter dem Überbegriff »homogeneous structure« einordnete, fanden BE,

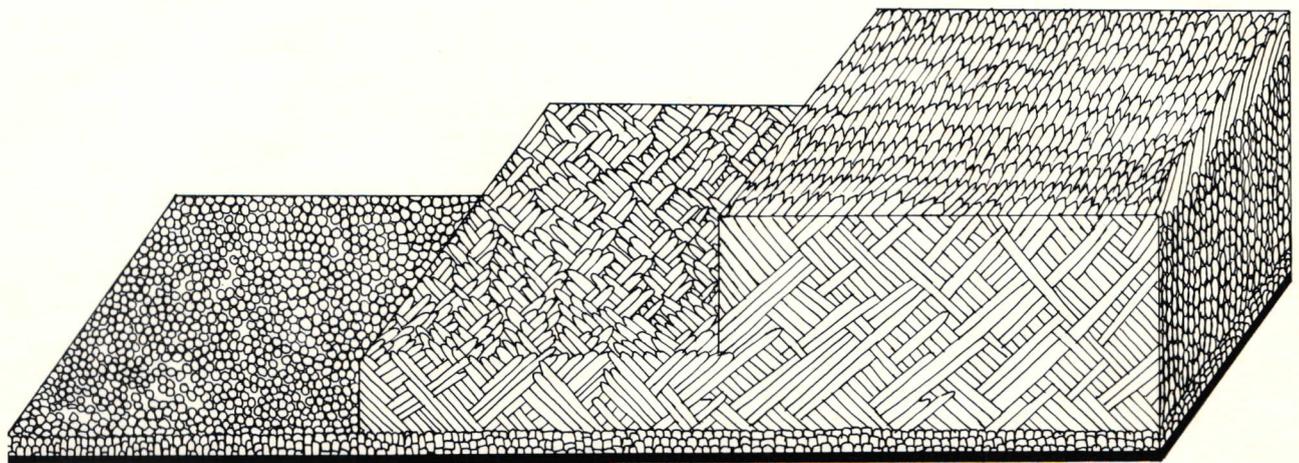


Abb. 1. Vereinfachte Darstellung des Übergangs von der blockigen Prismenschicht (unten) zur Schraubenschicht (oben in der höchsten Stufe). Die blockige Prismenschicht folgt direkt unter dem Periostrakum (nicht gezeichnet) und geht in die überkreuzt-nadelige Schicht über (mittlere Stufe). In der rechten, höchsten Stufe biegen die Nadeln der überkreuzt-nadeligen Schicht in die Schraubenschicht ein. Die dargestellte Abfolge wurde aus rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen im Bereich des aperturalen Saumes von *Cuvierina columnella* umgezeichnet.

Simplified drawing of the transition from the blocky prismatic layer (lower part) to the helical layer (upper section of the highest step). The blocky prismatic layer overlies the periostracum (here not drawn) and grades into the crossed acicular layer (middle layer). In the right, highest step, the needles of the crossed acicular layer turn into those of the helical layer. The drawn sequence was sketched from scanning microscopic pictures made in the region of the apertural rim of *Cuvierina columnella*.

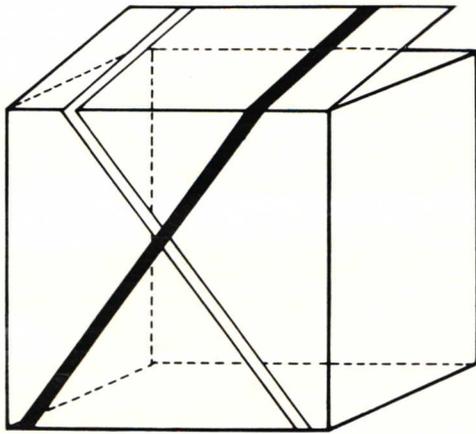


Abb. 2. Blockbild mit vereinfachter Darstellung des Übergangs von der überkreuzt-nadeligen Schicht in die Schraubenschicht. Jeweils eine Nadel, welche die beiden in der überkreuzt nadeligen Schicht auftretenden Nadelausrichtungen charakterisiert, ist dargestellt. Bei der Einbiegung in die Schraubenschicht verändert sich die Nadelrichtung dergestalt, daß sie aus der in vertikaler Richtung durch die Gehäusewand und parallel zum Mündungsrand verlaufenden Ebene herausknickt und in die schwach zur Wuchsoberfläche geneigte Spiralebene einmündet. Hierbei geht die Neigung beider Nadeln gegeneinander verloren und sie verlaufen im Folgenden parallel zueinander (siehe Abb. 3). Beobachtet an *Cuvierina colummella*.

Three-dimensional diagram with simplified drawing of the transition from the crossed acicular layer to the helical layer. Only one needle, characteristic for both directions occurring within the crossed acicular layer, is drawn. During the transition from the crossed acicular layer the needle axis leaves the plane, which is oriented vertical in the shell and parallel to the rim of the aperture, and bends into the plane of the spiral structures of the helical layer. The latter is only weakly inclined toward the growth surface. During this transition the inclination of the needles towards each other is lost, and in the helical layer they are oriented parallel to each other (see Abb. 3). Observed in *Cuvierina colummella* shell.

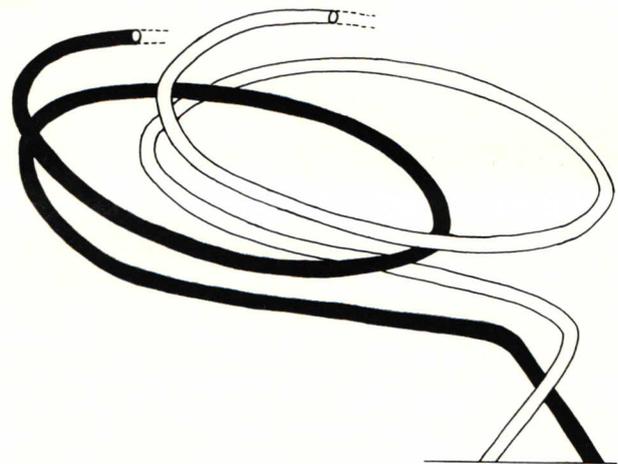


Abb. 3. Vereinfachte Darstellung des Verlaufs zweier Einzel-nadeln aus der überkreuzt-nadeligen Schicht heraus in die Spiralen der Schraubenschicht hinein (Detail siehe Abb. 2). Beobachtet an *Cuvierina colummella*. Simplified drawing scetching the course of two needles from the crossed acicular layer into the helical layer (detail see Abb. 2). Observed in *Cuvierina colummella* shell.

MACCLINTOCK & CURRIE [2], daß die Schale von *Cuvierina colummella* und anderer Pteropoden aus vier Lagen zusammengesetzt sind: der äußeren prismatischen Schicht, der inneren Schrauben-Schicht, der aperturalen Prismenschicht und dem columellaren Myostracum. Bis auf die Schrauben-Schicht sollen, nach ihren Beobachtungen, alle anderen Schichten aus nadeligen Prismenschichten zusammengesetzt sein. Die Schichten der aperturalen Region, die 200 bis 300 μ breit ist, sollen aus Nadeln von 0,2 bis 0,3 μ Durchmesser aufgebaut sein, von denen einzelne an manchen Stellen von der Außenoberfläche bis zur Innenoberfläche verfolgbar sein sollen. BE, MACCLINTOCK & CURRIE bieten als Beleg für ihre Aussagen die Figuren der Tafeln 8–10 an. Tatsächlich zeigen die meisten von ihnen vorgestellten Figuren ein prismatisches, nadeliges Erscheinungsbild, was sicherlich auf die große Tiefenschärfe rasterelektronenmikroskopischer Aufnahmen zurückzuführen ist, sowie darauf, daß die Anbrüche schräg zur Oberfläche und parallel zu einer Nadelachse erfolgten. Ihre Figuren 6 (Taf. 8) und 4 (Taf. 9) lassen allerdings erkennen, daß

nicht nur eine Nadelrichtung in dieser aperturalen Schicht vorhanden ist, sondern vielmehr zwei entwickelt sind. Von den Autoren wird die 2. Richtung als Spur der Schrauben-Struktur gedeutet, die sich bis in die Prismenschicht hineinziehen soll. Der Übergang von der Schrauben-Schicht zur aperturalen Schicht soll sich in der Weise vollziehen, daß sich die »tablets« der spiraligen Bälkchen (»rods«) zu Nadeln zusammen schließen. Für diese schwer nachvollziehbare Erklärung des Übergangs wird eine schematische Zeichnung (Text Fig. 5) angeboten. Demnach richten sich die Einzelelemente der Spiralbalken der Schrauben-Schicht im Übergang zur Prismenschicht in vertikal auf die Wuchsoberfläche stehende Nadeln ein. Hierbei wäre dann also die Anordnung der Einzelelemente von fast parallel zur Wuchsoberfläche liegenden, gekrümmten Nadeln zu vertikal ausgerichteten, geraden Nadeln vollzogen. Daß dieser Übergang nicht den Vorstellungen der Autoren entspricht, zeigt schon ihre eigene als Beweis für ihre Interpretation der Struktur herangezogene Aufnahme des Übergangs (Taf. 9, Fig. 1). Hier, in einem quer zum Aperturrand gebrochenen Übergangsbereich erkennt man das Einbiegen der beiden Nadelrichtungen der überkreuzt-nadeligen Schicht aus der zur Wuchsoberfläche vertikalen Ebene heraus in die einheitliche Schrauben-Struktur hinein, die in nur schwach zur Wuchsebene geneigten Nadeln angelegt ist. Der aperturale Saum von *Cuvierina colummella* wird auch nicht von einer Prismenschicht eingenommen, sondern von einer überkreuzt-nadeligen Schicht. Ihre Nadeln und Nadelgruppen verändern im Übergang zur Schrauben-Schicht ihre Richtung und biegen aus der Ebene vertikal zur Wuchsoberfläche in die flachen Spiralen der Schraubenstruktur ein. Damit werden die Nadelachsen im Übergang einander parallel und die Lamellen 1. Ordnung der überkreuzt-nadeligen Schicht verschwinden in der aus gleichförmig gekrümmten Nadeln zusammengesetzten Schraubenstruktur. Jetzt können in

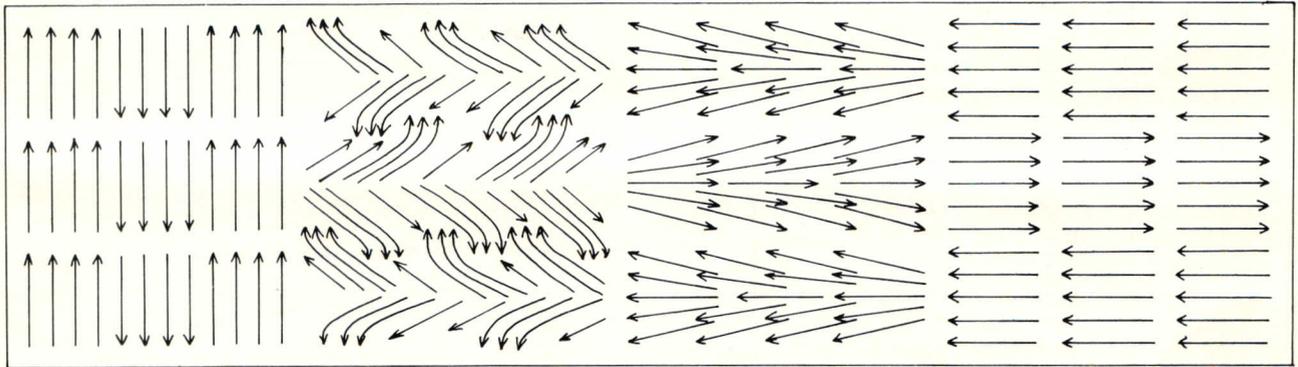


Abb. 4. Vereinfachte Darstellung des Übergangs von der äußeren zur inneren Kreuzlamellen-Schicht bei *Murex recurvirostris rubidus*. Kreuzlamellen-Platten mit parallel zur Nadelachse ausgerichteten Nadeln (rechts) gehen in solche über, deren Nadeln auffächern (rechte Mitte). In der Übergangszone zerteilen sich die Kreuzlamellen-Platten in Nadelbündel, die sich in spiralförmiger Drehung in die neue Richtung hineinwenden. Hierbei gehen Nadelbündel einer Platte in die Nadeln verschiedener Platten der folgenden Kreuzlamellen-Schicht über (linke Mitte). Die innere Kreuzlamellen-Schicht zeigt wieder parallel zur Plattenachse ausgerichtete Nadeln. Die Plattenrichtung unterscheidet sich von der äußeren Kreuzlamellen-Schicht durch einen Winkel von 90° .

Simplified drawing of the transition from the outer to the inner crossed lamellar layer in the shell of *Murex recurvirostris rubidus*. Crossed lamellar plates, with needles parallel to the plane of the plates (right), grade into such, with needles inclined to the plane of the plate (right center). In the area of transition the plates of the crossed lamellar layer divide into needle-bundles that turn in the shape of a spiral coil into the new direction of the following crossed lamellar layer (left center). The inner crossed lamellar layers again shows needles oriented parallel to the planes of its plates (left). The orientation of the plates of the outer and the inner crossed lamellar layer differs one from the other with an angle of 90° .

Bereichen sehr gleichförmigen Verlaufs Nadeln zu Platten zusammentreten, ähnlich denen der Lamellen 2. Ordnung der Kreuzlamelle.

Auch in der Schrauben-Schicht trifft man an einzelnen Stellen Spuren dieser Struktur. So ist der Verlauf der in Spiralen um eine vertikal zur Wuchsoberfläche ausgerichteten Achse angeordneten Nadeln nicht immer gleichförmig gekrümmt, sondern es treten schwächer und stärker gekrümmte Bereiche auf. Im Bereich stärkerer Krümmung tritt ein ungleichförmiger Verlauf auf. Hier nähert sich die Richtung der Nadelachsen der Vertikalen zur Wuchsoberfläche. Damit gleichen sich die Bündel den Einheiten der überkreuzt-nadeligen Schicht an und richten sich in zwei Richtungen aus. Dieser, im folgenden Verlauf wieder in die gleichförmige Spirale einbiegende unregelmäßige Teil der Schraubenstruktur entspricht dem Übergangsbereich zur überkreuzt-nadeligen Struktur.

Es treten immer wieder Aufspaltungen der Nadeln der Schrauben-Schicht auf. In den stärker gekrümmten Bereichen findet dabei oft eine Verzweigung in drei Äste, oder der Ansatz von zwei Verzweigungen an einer Nadel gleichzeitig auf. Bricht man diese Verzweigungsstellen quer, so kann man L-förmige Bruchfiguren sehen. Hierbei handelt es sich oft um eine zentrale Nadel, der an zwei Seiten noch schmale Nadeln anliegen. Da letztere sich mit jeweils einer ihrer Seiten berühren, bilden sie miteinander eine L-Form. Balken mit L-förmigem Bruch sollen nun nach BE, MACCLINTOCK & CURRIE [2] (Taf. 6, Fig. 2-4) ein besonders Charakteristikum der Pteropodenschalen darstellen. Hierbei wird von den Autoren allerdings angenommen, daß es sich um eine einheitliche

L-förmige Nadel handele und nicht um sich berührende, randlich miteinander verschmolzene Nadeln.

Die Vorstellung einer die Schraubenstruktur festlegenden organischen Matrize spiralförmiger Substanz, wie BE, MACCLINTOCK & CURRIE vertreten, läßt sich nicht mit den Befunden vereinbaren, die bei der Schalenverheilung bei *Cavolina* angetroffen wurden. Hier folgt auf eine dünne, dendritische Schicht, die der äußeren, blockigen Prismenschicht unterlagert ist, eine Schicht aus kleinen, nach innen hin sich erweiternden, spiralen Nadelwirbeln. Die verzweigten Nadeln der dendritischen Schicht zeigen eine Krümmung zum Ansatz rechts oder links gedrehter Spiralen. Auch im allerersten Ansatz der Wirbel finden sich noch Rechts- und Linksspiralen. Erst etwas weiter im Schaleninneren folgen ausschließlich Rechtswirbel. Wäre eine die Rechtsdrehung vorschreibende, organische Matrix vorhanden, so sollte der allmähliche Übergang von körnigen Kristalliten zu verzweigten Nadeln weiter zu nach links oder rechts gedrehten Wirbelansätzen und zu reinen Rechtswirbeln nicht möglich sein.

Die Vergleichbarkeit der Pteropodenschale mit der anderer Gastropoden ergibt sich daraus, daß alle die Pteropodenschale zusammensetzenden Strukturtypen auch bei Gastropodengehäusen anderer taxonomischer Zugehörigkeit, zumindest im Ansatz, anzutreffen sind. Die überkreuzt-nadelige Struktur finden wir im Septum von *Murex* als Vorläuferschicht für die Kreuzlamellen-Schicht, sowie bei einer Reihe von Meso- und Neogastropoden in den vom adulten Tier zuletzt abgeschiedenen Schichten als Abwandlung der Kreuzlamelle. ERBEN [5], und ERBEN & KRAMPITZ [6] fanden überkreuzt-nadelige Schichten in früh- und spätontogenetischen Schalen-

abscheidungen bei den Archaeogastropoden, *Pleurotomaria* und *Cittarium*. FLAJS [7] konnte zudem eine der überkreuzt-nadeligen Schicht vergleichbare Bildung in der Wirbelregion von *Nuculana* (taxodonte Muschel) nachweisen. Bei den genannten Archaeogastropoden und der Muschel sind keine Übergänge von der überkreuzt-nadeligen Schicht zur Kreuzlamellen-Schicht zu verzeichnen, da bei ihnen die höchstentwickelte Struktur vom Perlmutter gestellt wird. Anders ist es bei den Scaphopoden. Hier beobachtete HAAS [8]) (Fig. 6), daß die normale Kreuzlamellen-Schicht in inneren Schalenpartien sich in die überkreuzt-nadelige Schicht umwandelt, indem die Platten der Kreuzlamellen immer dünner werden, bis sie nur noch eine Mächtigkeit von 1–3 Nadeldicken aufweisen.

Der Übergang von der blockigen Prismenschicht zur dendritischen Schicht ist bei *Valvata cristata* (Mesogastropode) etwa gleich ausgebildet, wie bei der Schalenreparatur von *Cavolina tridentata* (Pteropode). In klarerer Ausbildung als bei *Valvata* treten dendritische Schichten als Abwandlung der Kreuzlamellen-Schicht in den Füllschichten apikaler Hohlräume verschiedener Gastropodengehäuse auf.

Die Schraubenstruktur, d. h. gebogene Nadeln, die in spiralförmiger Form eine Viertelwindung durchführen, findet man auch bei Neogastropoden [*Murex recurvirostris rubidus* (Taf. 4, Fig. 1, 2, 4), *Xancus angulatus*, BANDEL [1] (Taf. 3, Fig. 1)]. Möglicherweise beobachtete BIEDERMANN [3] diesen Übergang auch bei *Helix*. Er notierte, daß die Fasern der einen Schicht in die der benachbarten Schicht ausstrahlen. Allerdings erfolgt dieser Übergang zwischen verschiedenen orientierten Kreuz-

lamellen (Platten normal zum Mündungsrand im Übergang zu Platten parallel zum Mündungsrand) nicht immer durch Drehung der Nadeln, sondern häufiger noch durch Aufspaltung in Bündel einer komplex prismatischen Schicht, die sich dann gleich wieder neu in Platten einordnen (Taf. 2, Fig. 1, 2).

Literaturverzeichnis

- [1] BANDEL, K.: Entwicklung der Schale im Lebensablauf zweier Gastropodenarten; *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* (Prosobranchier, Neogastropoda). *Biomineralisation*, 8: 67–91 (1975).
- [2] BE, A. W. H., MACCLINTOCK, C. & CURRIE, D. C.: Helical shell structure and growth of the pteropod *Cuvierina columnella* (RANG) (Mollusca, Gastropoda). *Biomineralisation*, 4: 47–79 (1972).
- [3] BIEDERMANN, W.: Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. *Jena Z. Naturw.*, 36, N. F. 29: 1–164 (1902).
- [4] BÖGGILD, O. B.: The shell structure of the mollusks. *Kong. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, Raekke 9, 2 (62): 233–326 (1930).
- [5] ERBEN, H. K.: Anorganische und organische Schalenkomponenten bei *Cittarium pica* L. (Archaeogastropoda). *Biomineralisation*, 3: 51–64 (1971).
- [6] ERBEN, H. K. & KRAMPITZ, G.: Ultrastruktur und Aminosäuren-Verhältnisse in den Schalen der rezenten *Pleurotomariidae* (Gastropoda). *Biomineralisation*, 6: 12–31 (1972).
- [7] FLAJS, G.: Die Ultrastruktur des Schlosses der Bivalvia. I. *Biomineralisation*, 6: 49–65 (1972).
- [8] HAAS, W.: Micro- and Ultrastructure of Recent and fossil Scaphopoda. 24th IGC, 1972, Section 7: 15–19 (1972).

TAFEL 1

Fig. 1. Blick auf unterschiedlich tief abgetragene Schalenoberfläche von *Cuvierina columnella*, welcher den Übergang von der äußersten, dünnen, blockigen Prismenschicht zur überkreuzt-nadeligen Schicht und zur Schraubenschicht (oberer Bildteil) zeigt. Nadelachsen laufen parallel zur Anwachsstreifung.

View onto the outer shell of *Cuvierina columnella* with differently deep excavated layers. The outermost blocky prismatic layer (lower picture side) grades into the crossed acicular layer which again grades into the helical layer (upper part of picture). Needle-axes are parallel to growth lines. x 1700; L.Nr. 44 929; A.Nr. 1582/14A.

Fig. 2. Das Detail der überkreuzt-nadeligen Schicht, in der Aufsicht nahe der Schalenoberfläche von *Cuvierina columnella*, zeigt die Nadelgruppen in ihrer regelmäßigen Ausrichtung. Jede Nadel ist aus 0,2 μ großen Grundelementen zusammengesetzt.

Detail of the crossed acicular layer seen in a view close to the shell surface of *Cuvierina columnella* (close to the aperture). The crossed acicular layer shows needles (biocrystals) or groups of needles oriented in two directions. The needles are composed of 0,2 μ large basal elements. x 4500; L.Nr. 44 947; A.Nr. 1582/33A.

Fig. 3. Aufsicht auf die Schraubenschicht von *Cuvierina* mit ihren gekrümmten Nadeln, die ihrerseits aus Grundelementen

von etwa 0,2 μ Durchmesser bestehen und unregelmäßig gerundet bis rechteckige Gestalt aufweisen.

View onto the helical layer of *Cuvierina* which is composed of needles (biocrystals) in helical orientation. Each needle is composed of basal elements measuring about 0,2 μ in width and showing rectangular to rounded shapes. x 9500; L.Nr. 44 896; A.Nr. 1581/40A.

Fig. 4. Nahe der Apertur stufenförmig abgetragene Schale von *Cuvierina* zeigt Reste der äußersten, dünnen, blockigen Prismenschicht (in der oberen Bildmitte), aus der sich die überkreuzt-nadelige Schicht herleitet, die in die Schraubenschicht einbiegt (im mittleren Bildteil). Ein Detail vom mittleren Teil dieser Übersicht zeigt Fig. 5.

A view of differently deep eroded layers shows, close to the aperture of the shell of *Cuvierina*, remnants of the blocky prismatic layer (in the upper part of the picture). This layer grades into the crossed acicular layer, which turns into the helical layer (in the middle part of the picture). A detail of the central part of this view is found in fig. 5. x 1700; L.Nr. 44 939; A.Nr. 1582/25A.

Fig. 5. Detail von Fig. 4: Die Nadeln der überkreuzt-nadeligen Schicht drehen sich im Übergang zur Schraubenschicht, aus ihrer Stellung in gegeneinander gerichtete Platten heraus und münden in die Rechtsschraube ein.

Detail of fig. 4: The needles of the crossed acicular layer turn in their transition to the helical layer away from their

opposing directions and extend into the right coil of the helical layer. x 2000; L.Nr. 44 940; A.Nr. 1582/26A.

Fig. 6. Durch eine oberflächenparallele, etwas unterschiedlich tief eingreifende Schalenabtragung bei *Cavolina tridentata* wird eine fast vollständige Spiralwindung in der Schraubenschicht sichtbar.

Eroded shell of *Cavolina tridentata* shows the helical layer. Erosion more or less parallel to the shell surface uncovered an almost complete coil of the spiral helical structure. x 470; L.Nr. 44 909; A.Nr. 1581/9A.

Fig. 7. Übersicht der Oberfläche, welche durch schichtparallele Abtragung freigelegt wurde. Der apikale Bereich des *Cuvierina*-Gehäuses zeigt Unregelmäßigkeiten in der spiraligen Anordnung der Nadeln, die im Detail in den Figuren 8 und 9 aufgezeigt sind.

General view of the surface of an erosion parallel to structure borders in the apical region of a *Cuvierina* shell demonstrates irregularities in the spiral orientation of the needles. Details can be seen in the figures 8 and 9. x 900; L.Nr. 44 951; A.Nr. 1582/37A.

Fig. 8. Detail von Fig. 7. Bereiche schwächer, regelmäßiger Nadelkrümmung wechseln mit solchen stärker und unregelmäßiger Nadelkrümmung ab.

Detail of fig. 7. Areas of weak and regular curvature of the needles interchange with such showing stronger and more irregular curvature. x 4500; L.Nr. 44 954; A.Nr. 1583/5A.

Fig. 9. Detail von Fig. 7. Im Bereich verstärkter Krümmung treten besonders viele Nadelverzweigungen auf. Dieser Bereich entspricht dem Übergang zur überkreuzt nadeligen Struktur, der hier allerdings nicht vollständig vollzogen ist. Detail of fig. 7. In the region of strong curvature of the needles many branching needles can be seen. This area shows the transition from the helical layer to the crossed acicular layer, but the transition is here discontinued and turned back towards the helical layer. x 9000; L.Nr. 44 953; A.Nr. 1582/39A.

T A F E L 2

Fig. 1. Ein *Valvata cristata* Juvenilgehäuse, welches von außen her auf der ersten Windung flach abgetragen wurde, zeigt den allmählichen Übergang von unregelmäßig blockiger Prismenschicht (links), zu dendritischer Übergangsschicht (oben Mitte und rechts) und komplex-prismatischer Schicht (Mitte). The juvenil shell of *Valvata cristata* was eroded shallowly from the outside in its first whorl. It shows the gradational transition from the outermost irregular blocky prismatic layer (left), to the dendritic layer (upper middle part), and to the complex prismatic layer (middle). x 4100; L.Nr. 38 558; A.Nr. 1364/14A.

Fig. 2. Bei stärkerer Schalenabhebung erweist sich die extreme Dünne des Übergangsbereiches im Juvenilgehäuse von *Valvata cristata*, der hier nur eine Stufe zwischen Periostrakum (links) und darunter gelegener Kreuzlamellen-Schicht (rechts) bildet.

In stronger erosion the extreme thinness of the gradational structural elements in the juvenile shell of *Valvata cristata* can be seen. The gradational layers ly hidden in the step between the periostracum-cover (to the left) and the underlying crossed lamellar layers (to the right). x 4100; L.Nr. 38 563; A. Nr. 1364/19A.

Fig. 3. Auf eine dünne, blockige Prismenschicht, unmittelbar unter dem Periostrakum, folgt, bei *Atlanta peronni*, eine überkreuzt-nadelige Schicht.

Following a thin blocky prismatic layer, which is situated right under the periostracum, in the shell of *Atlanta peronni*, a crossed acicular layer is developed. x 5500; L.Nr. 46 100; A.Nr. 1621/4.

Fig. 4. Die überkreuzt-nadelige Schicht der *Atlanta peronni* Schale (Fig. 3) geht nach innen in eine Kreuzlamellen-Schicht über, bei der die Lamellen 1. Ordnung sehr schmal bleiben. In the shell of *Atlanta peronni* the crossed acicular layer grades into the crossed lamellar layer which owns thin lamellae of the first order. x 2300; L.Nr. 46 108; A.Nr. 1621/13.

Fig. 5. Die überkreuzt-nadelige Schicht des aperturalen Bereichs von *Cuvierina columnella* zeigt in der Aufsicht sich verzweigende, aus Grundelementen zusammengesetzte Nadeln, die zu Bündeln und unregelmäßig begrenzten Platten zusammengefügt sind.

In the apertural area of the *Cuvierina columnella* shell a view onto the crossed acicular layer demonstrates the branching needles, which are composed of basal elements and form bundles and irregularly bordered plates with each other. x 9000; L.Nr. 44 946; A.Nr. 1582/32A.

Fig. 6. Die flach abgetragene Schalenoberfläche in der Nähe des aperturalen Saums von *Cuvierina* zeigt Reste der körnigen, äußeren Prismenschicht (links unten) und darunter die sich gleichförmig überkreuzenden Nadelelemente der überkreuzt nadeligen Schicht. Die Nadelachsen verlaufen parallel zur Anwachsstreifung von rechts nach links.

A shell of *Cuvierina* eroded parallel to its surface near the aperture shows remnants of the blocky prismatic layer (lower left) and below it the regular needle elements of the crossed acicular layer with their two opposing directions. The needle axes run parallel to the growth lines from the right to the left. x 4400; L.Nr. 44 933; A.Nr. 1582/19A.

Fig. 7. Wie Fig. 6. Die Nadeln der überkreuzt nadeligen Schicht verdrängen einander und sind zu Paketen mehrerer gleichgerichteter Nadeln vereinigt.

Like fig. 6. The needles of the crossed acicular layer crowd each other and are united to packages with the same needle orientation. x 4400; L.Nr. 44 936; A.Nr. 1582/22A.

T A F E L 3

Fig. 1. Ein Bruch durch das Gehäuse von *Clio pyramidata* zeigt den Zusammenschluß der einzelnen Spiralnadeln der Schraubenschicht zu Lamellen 2. Ordnung. A fracture of the shell of *Clio pyramidata* demonstrates that the single needles of the helical layer can fuse to lamellae of the second order. x 4400; L.Nr. 38 711; A.Nr. 1370/9.

Fig. 2. Übersicht einer verheilten Schalenverletzung von *Cavolina tridentata*. Die Regenerationsschichten sind in unterschiedlicher Tiefe abgetragen und im Detail in den Figuren 3–10 dargestellt.

General view onto the regenerated shell of *Cavolina tridentata*. The layers of the regenerated shell are eroded in different depths and are shown in detail in the figures 3–10. x 450; L.Nr. 44 923; A.Nr. 1582/8A.

Fig. 3. Im Übergang von der dendritischen Schicht zur Schraubenschicht findet man Rechts- und Linkswirbel, die im Detail in den Figuren 4–7 dargestellt sind.

In the transition between dendritic layers and helical layer right and left coiled spirals are developed as is shown in detail in the figure 4-7. x 1500; L.Nr. 44 918; A.Nr. 1581/18A.

Fig. 4. Anfangs bilden sich sowohl Rechts- als auch Linkswirbel.

At the beginning right and left handed coils are formed. x 1500; L.Nr. 44 925; A.Nr. 1582/10A.

Fig. 5. Das Detail zu Fig. 4 zeigt, wie der Rechtswirbel vor dem Linkswirbel die Vorherrschaft erlangt.

The detail of fig. 4 demonstrates how the right handed spiral whorl slowly dominates over the left handed whorl. x 4500; L.Nr. 44 926; A.Nr. 1582/11A.

Fig. 6. Mit zunehmender Mächtigkeit tritt die Linkswindung immer stärker zurück und verschwindet schließlich zu Gunsten der Rechtswindung.

With continuous thickness of the shell left coiling is lost and right coiling takes over. x 4500; L.Nr. 44 916; A.Nr. 1581/16A.

Fig. 7: Vornehmlich rechtsgewundene Einzelspiralen mit geringen Resten der Linkswindung.

Dominantly right handed coil with few traces of left handed coiling still visible. x 4500; L.Nr. 44 927; A.Nr. 1582/12A.

Fig. 8. Die einzelnen, bis zu 5 x verzweigten und eng miteinander verfilzten Nadeln der dendritischen Schicht formen eine nur 0,5 μ mächtige Lage (Detail: Fig. 9, 10), die auf eine unregelmäßige, blockige Außenprismenschicht folgt und in die Schicht der spiraligen Wirbel, nach innen hin, einmündet.

The dendritic layer forms only a 0,5 μ thick layer that grades into the coils and is overlain by an irregular blocky prismatic layer. It is made of lamellae which are oriented parallel to the growth axis. Each lamella is composed of flattened acicular elements (biocrystals) that may be intergrown with each other, branching up to 5 times, bending, and thickening (detail see figs. 9, 10). x 1800; L.Nr. 44 920; A.Nr. 1581/20A.

Fig. 9. Als erste Bildungen der Verheilung liegen körnige Kristallite vor, die zu einer blockigen Prismenschicht zusammengeschlossen sind. Darunter folgt die dendritische Schicht (Detail siehe Fig. 10).

The first mineral deposits of the regenerating shell consist of grain-like crystallites, which are united to a thin, blocky prismatic layer. Below this prismatic layer the dendritic layer is developed (detail of it in fig. 10). x 4500; L.Nr. 44 921; A.Nr. 1581/21A.

Fig. 10. Die Einzelnadeln der dendritischen Schicht zeigen einen unregelmäßig gekrümmten Verlauf, sind bis zu 0,2 μ dick und bestehen aus Grundelementen.

The single needles of the dendritic layer demonstrate an irregularly curving needle-shape, are up to 0,2 μ thick, and are composed of basal elements. x 9000; L.Nr. 44 919; A.Nr. 1581/19A.

TAFEL 4

Fig. 1. Einblick auf die Gehäuseinnenseite einer im Wuchs befindlichen *Murex recurvirostris rubidus* Varix mit Übergang von der äußeren (unter dem Periostrakum gelegenen)

Kreuzlamellen-Schicht zur inneren (Details hierzu in Fig. 2, 4). General view onto the inner side of the shell of a varix of *Murex recurvirostris rubidus* during growth. The transition from the outer crossed lamellar layer (situated underneath the periostracum) to the inner crossed lamellar layer is exposed (details see figs. 2, 4). x 410; L.Nr. 36 243; A.Nr. 1293/26.

Fig. 2. Detail von Fig. 1 zeigt im Übergangsbereich die Aufsplitterung der Lamelle 1. Ordnung der Kreuzlamelle in Nadelbündel, die sich spiralig aus der Wuchsebene herausdrehen.

Detail of fig. 1 demonstrates in the area of transition from one crossed lamellar layer to the next a splitting of the lamella of the first order into bundles of needles, which spirally coil away from their surface of growth. x 4100; L.Nr. 36 244; A.Nr. 1293/26.

Fig. 3. Ein Septum von *Murex brevifrons* im Querbruch zeigt, oben und unten in Prismenschichten eingeschlossen, eine überkreuzt nadelige Schicht, die hier die Vorstufe zur normalen Kreuzlamellen-Schicht darstellt.

The transverse fraction of a *Murex brevifrons* septum shows a crossed acicular layer bordered on both sides by prismatic layers. The crossed acicular layer, in this case, grades into normal crossed lamellar layers. x 2200; L.Nr. 35 721; A.Nr. 1275/22.

Fig. 4. Detail von Fig. 1 zeigt Kreuzlamellen-Platten, deren eine Hälfte sich im Übergang von der äußeren zur inneren Kreuzlamellen-Schicht in einer Richtung aus der Wuchsoberfläche herausdreht, die der anderen Hälfte entgegengesetzt ist. Hierbei umfassen sich die Bündel benachbarter Lamellen zu einer in gleicher Richtung gedrehten Doppelspirale.

Detail of fig. 1 shows plates of the crossed lamellar layer which split into different bundles of needles. One plate may thus differentiate into bundles which turn in opposite directions out of their plane of growth and thus become part of differently oriented plates in the new crossed lamellar layer. Bundles of neighbouring plates form coils of double spirals with needles pointing in the same direction. x 1700; L.Nr. 36 246; A.Nr. 1293/29.

Fig. 5. Eine der überkreuzt-nadeligen Schicht ähnliche Struktur der Innenschicht bei *Modulus modiolus* mit in sie eingelagerten Prismenschichten. Im Gegensatz zur überkreuzt-nadeligen Schicht durchdringen und zerschneiden sich die Nadeln der beiden Richtungen gegenseitig und formen so die überkreuzt durchdrungene Schicht.

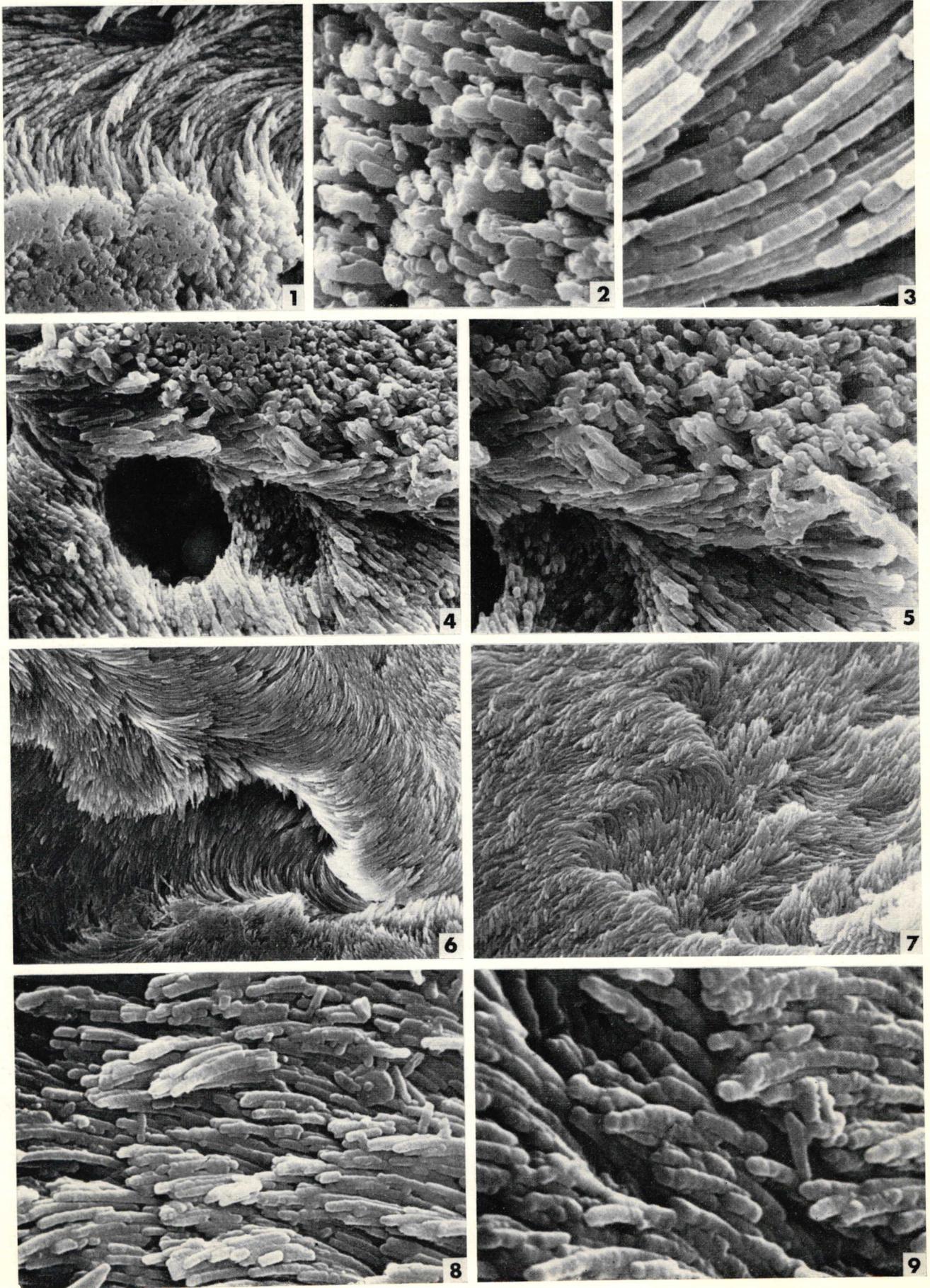
The internal shell-layer of *Modulus modiolus* shows a structure which is similar to that of the crossed acicular layer. But in contrast to the crossed acicular layer needles of the two different directions dissect each other and thus form the crossed dissected layer. x 5000; L.Nr. 36 643; A.Nr. 1305/11A.

Fig. 6. Die apikale Füllung einer *Lambis lambis*-Schale zeigt eine aus der Abwandlung der Kreuzlamelle entstandene, dünne, dendritische Schicht.

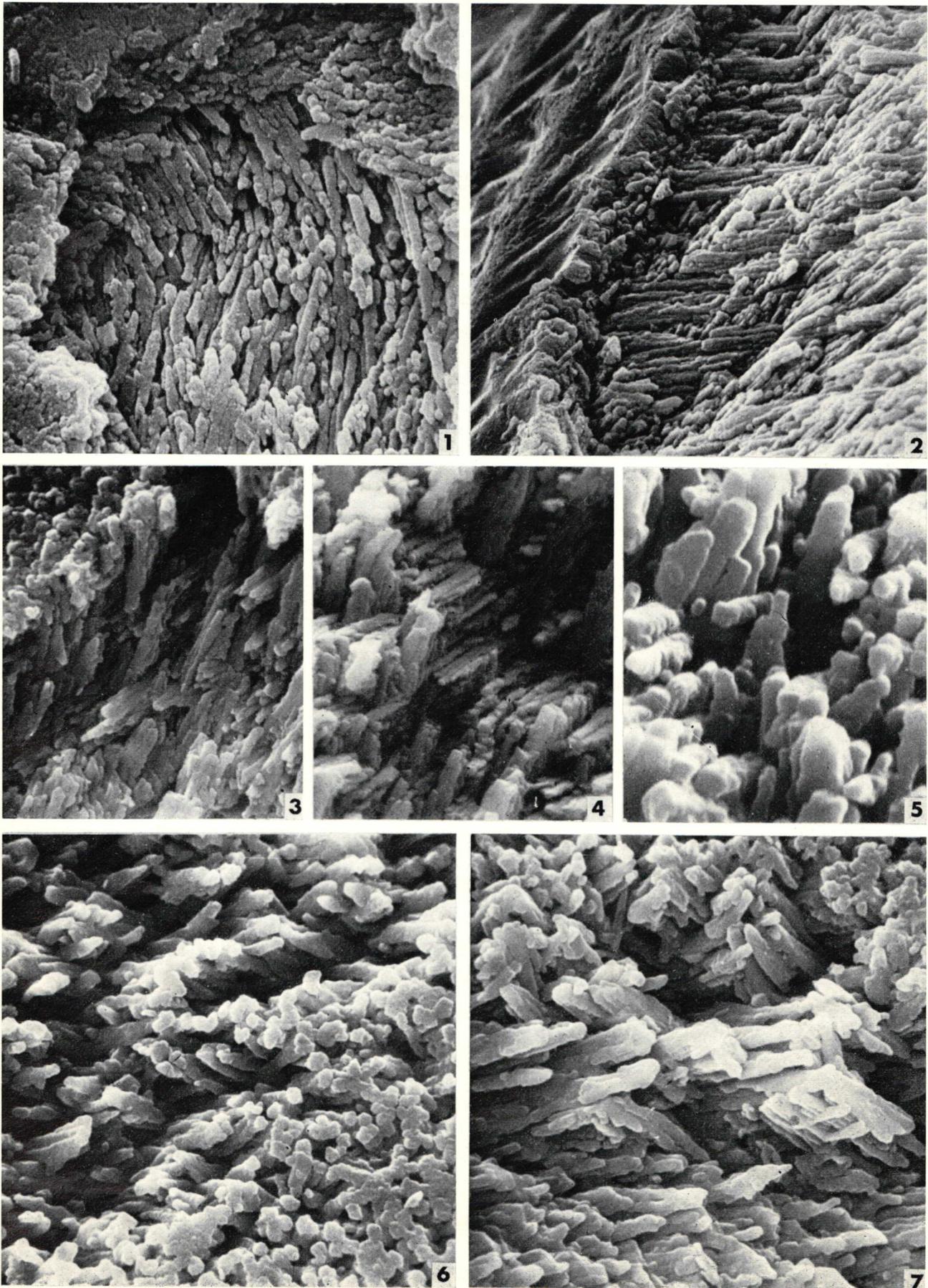
The apical filling of a *Lambis lambis* shell demonstrates a thin dendritic layer which is derived from a crossed lamellar structure. x 5500; L.Nr. 36 629; A.Nr. 1305/41A.

Fig. 7. Bei *Zonites algirus* zeigen die Altersschichten dendritische Lagen, welche von der Kreuzlamellen-Schicht hergeleitet sind und deren Nadeln sich radial ausrichten können.

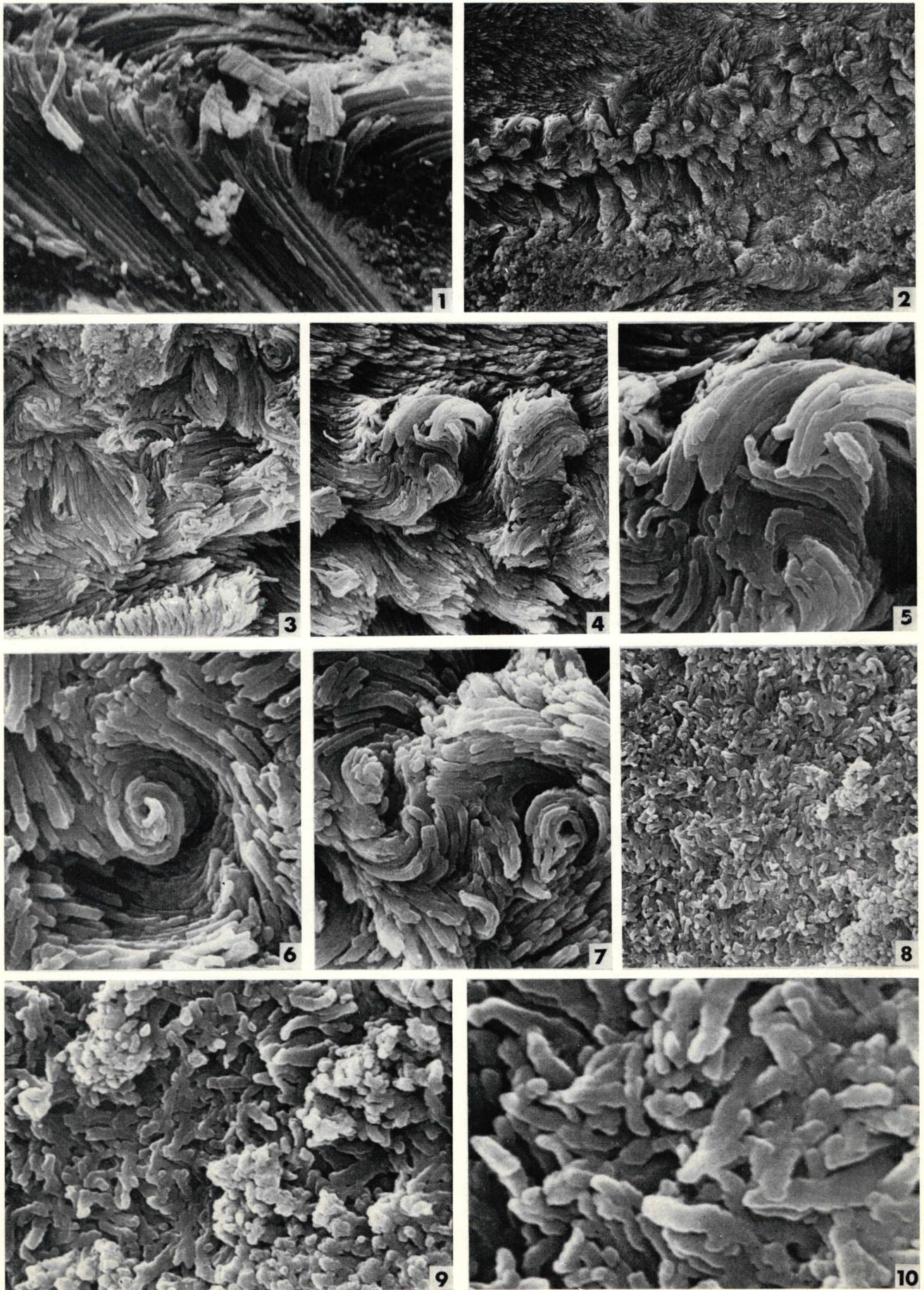
Aragonite deposits of old *Zonites algirus* individuals on their inner shell surfaces show dendritic layers which are derived from crossed lamellar structure and may show radially arranged needles. x 1700; L.Nr. 41 841; A.Nr. 1473/21.



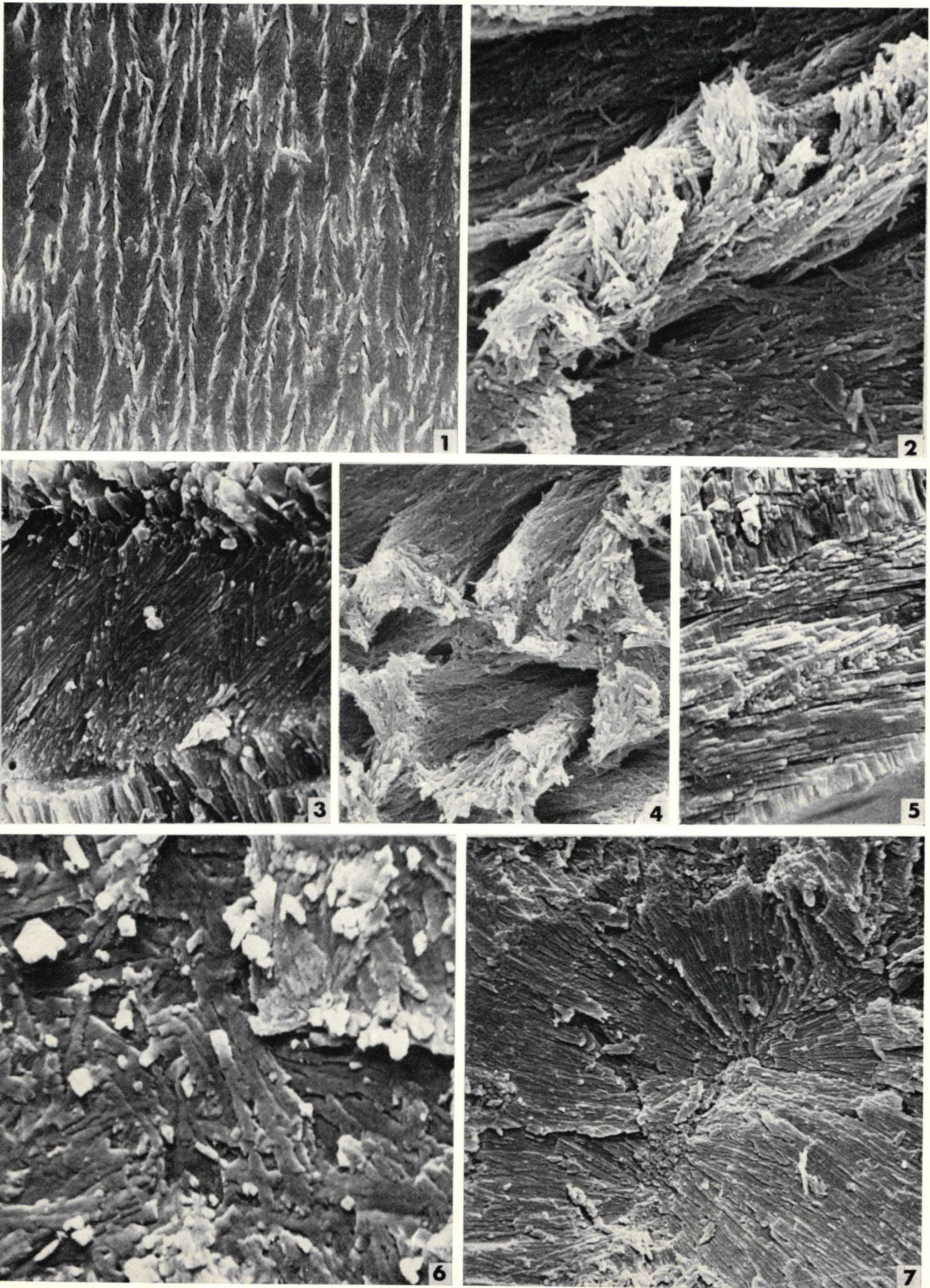
Tafel 1



Tafel 2



Tafel 3



Tafel 4