

FACIES	7	1-198	Taf. 1-22	109 Abb.	6 Tab.	ERLANGEN 1982
---------------	----------	--------------	------------------	-----------------	---------------	----------------------

Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken

Morphology and Formation of the Early Ontogenetic Shells of Conchiferan Mollusks

Klaus **Bandel**, Erlangen

SCHLÜSSELWÖRTER: MOLLUSKEN - ONTOGENIE - PHYLOGENIE - SYSTEMATIK - EVOLUTION - BIO-MINERALISATION

I N H A L T

Zusammenfassung - Summary

1	Einleitung - Introduction	6
2	<u>Morphologie und Bildung des frühontogenetischen Gehäuses bei Archaeogastropoden - Formation of the early ontogenetic shell of archaeogastropods</u>	8
2.1	Die Embryonalentwicklung am Beispiel von 4 mediterranen Trochaceen ..	8
2.1.1	Entwicklung bis zum fertigen Primärgehäuse	9
2.1.2	Entwicklung bis zum Beginn der Gehäusemineralisierung	11
2.1.3	Gehäusemineralisation und Beginn des benthischen Lebens	14
2.2	Überblick über die Gelege- und Primärgehäusemorphologie - Morphology of the archaeogastropod spawn and primary shell	15
2.2.1	Gelege	16
2.2.2	Primärgehäuse-Morphologie	19
2.3	Gegenüberstellung der Ergebnisse mit dem Garstang- Crofts'schen Entwicklungsmodell für Archaeogastropoden - Critical evaluation of the Garstang-Crofts' model of gastropod body torsion	27
2.4	Die sekundäre Gehäusesymmetrie bei Patelaceen - Secondary shell symmetry in patellacean gastropods	32

Anschrift: Dr. Klaus Bandel, Institut für Paläontologie, Universität, Loewenichstraße 28,
D - 8520 Erlangen

2.5	Sonderausbildungen der frühen Gehäuse bei Fissurellaceen - Characteristics of the early shell of fissurellaceans	36
2.5.1	Primärgehäuse	37
2.5.2	Sekundärgehäuse	39
2.5.3	Mündungsrand-Schlitz und Loch	40
2.5.4	Vergleich mit Scissurelliden	43
2.5.5	Bemerkungen zum Wert des Schlitzes für die Systematik	45
2.5.6	Schalensporen	46
3	<u>Ontogenese des Gehäuses von <i>Quenstedtoceras</i> und Vergleich mit der Embryonalbildung bei anderen Cephalopoden - Ontogeny of the shell of <i>Quenstedtoceras</i> and comparison with embryonic development of other cephalopods</u>	49
3.1	Form und Zusammensetzung der Ammonitella	49
3.2	Bildungsgeschichte der Ammonitella - Reconstruction of the ammonite ontogeny	56
3.3	Diskussion und Vergleich mit alternativen Modellen - Discussion and comparison with alternative models	62
3.3.1	Protoconch	62
3.3.2	Ammonitella	66
3.3.3	Erstes Septum	67
3.3.4	Caecum und Prosipho	68
3.3.5	Nacrosepten	69
3.3.6	Schlüpfstadium	72
3.4	Die Entwicklung der frühontogenetischen Gehäuse bei <i>Sepia</i> , <i>Spirula</i> und <i>Nautilus</i> - Development of the embryonic shell in <i>Sepia</i> , <i>Spirula</i> and <i>Nautilus</i>	74
3.5	Embryonalgehäuse von Cephalopoden im Vergleich zueinander - Comparison of embryonic shells of cephalopods	78
3.6	Herleitung der Cephalopoden von Vorläufern ohne Siphonalkanal - Shell-tissue relationship and models of evolution of cephalopods from non siphonate molluscs	82
3.6.1	Diskussion des Modells von YOCHELSON, FLOWER & WEBERS (1973)	83
3.6.2	Die Verbindung zwischen Weichkörper und Schale	85
3.6.3	Modell zu Entwicklung der Cephalopoden von Oberkambrischen Vorcephalopoden	88
4	<u>Neritacea</u>	90
4.1	Einleitung	91
4.2	Gelege	92
4.3	Embryonalentwicklung am Beispiel von <i>Neritina virginea</i>	93
4.4	Gehäusemorphologie	97
4.4.1	Primärgehäuse	97
4.4.2	Sekundärgehäuse	98
4.4.3	Tertiärgehäuse	98
4.4.4	Quartärgehäuse	100
4.5	<i>Phenacolepas</i> und das Problem der systematischen Einordnung napfförmiger Molluskengehäuse - Reconstruction of the fossil limpet-like molluscs exemplified by the neritacean limpet <i>Phenacolepas</i>	100
5	<u>Individualentwicklung und Entwicklungsgeschichte - Ontogeny and phylogeny</u>	109
5.1	Die Embryonalentwicklung einiger ausgewählter höherer Gastropoden - A selection of some higher gastropods	109

5.1.1	<i>Thais haemastoma</i>	111
5.1.2	<i>Littorina saxatilis</i>	113
5.1.3	<i>Viviparus viviparus</i>	116
5.1.4	<i>Buccinum undatum</i> und <i>Turbinella angulata</i>	117
5.1.5	<i>Radix balthica</i> , <i>Succinea putris</i> und <i>Physa fontinalis</i>	121
5.1.6	<i>Cepaea</i> , <i>Ena</i> , <i>Oxychilus</i> und <i>Monachoides</i>	123
5.1.7	<i>Arion hortensis</i>	125
5.2	Ontogenetische Entwicklungsschritte und Entwicklungsgeschichte der Mollusken - Ontogeny and phylogeny within molluscs	127
5.2.1	Tabellarische Darstellung	128
5.2.2	Eizelle und Eikapsel	130
5.2.3	Furchung und Dottergehalt der Eier	131
5.2.4	Urmund und Urdarm	132
5.2.5	Trochophoralarve	134
5.2.6	Schalenbildung ohne Schalendrüse	134
5.2.7	Diskussion der Modellvorstellungen zur Herleitung der ersten Mollusken	135
5.2.8	Bildung der Schalendrüse	137
5.2.9	Funktionsaufnahme der Schalendrüse	138
5.2.10	Schale und Umbau des Weichkörpers ,.....	139
5.2.11	Schalenbildung bei Muscheln und Scaphopoden	140
5.2.12	Operculum	141
5.2.13	Torsion	142
5.2.14	Direkte Entwicklung	143
5.2.15	Indirekte Entwicklung	143

Literatur

DANK

Bei der Beschaffung von Untersuchungsmaterial, der Ausarbeitung und der Auswertung der Daten waren viele Kollegen behilflich. Ich danke den Herren Dr. C. Bakker (Yerseke), Dr. S. von Boletzky (Banyuls-sur-Mer), J. Christiaens (Hasselt), Dr. G. Dietl (Ludwigsburg), Prof. Dr. K.O. Emery (Woods-Hole), Prof. Dr. H.K. Erben (Bonn), Dr. G. Flajs (Bonn), Prof. Dr. E. Flügel (Erlangen), Dr. J. Gage (Oban), Prof. Dr. W.F. Gutmann (Frankfurt), Prof. Dr. W. Haas (Bonn), D. Kadolsky (London), Dr. R. Kaufmann (Santa Marta/Giessen), Dr. H. Keupp (Erlangen), Dr. S. Kosuge (Tokio), Dr. J. H. McLean (Los Angeles), Dr. W. Rhäle (Tübingen), Prof. Dr. H. Ristedt (Bonn), Dr. E. Salameh (Amman),

Prof. Dr. J. Soyer (Banyuls-sur-Mer), Dr. G. Tichy (Salzburg), Dr. E. Wedler (Santa Marta/Bochum), E. Wils (Antwerpen), R. Zardini (Cortina d Ampezzo).

Besonderer Dank gebührt meiner Frau Gerda Bandel-Van Spaendonk für die Anfertigung der Zeichnungen und die Durcharbeitung des Manuskriptes und Frau Helga Semmelroth für das Schreiben des Manuskriptes.

Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen eines Heisenberg-Stipendiums am Institut für Paläontologie der Universität Erlangen durchgeführt.

Z U S A M M E N F A S S U N G

Die Arbeit behandelt die frühontogenetische Mollusken-Entwicklung der Schale und der diese bildenden Epithelien. Speziell werden Archaeogastropoden, Ammoniten und Neritaceen behandelt und mit einigen ausgewählten höheren Gastropoden verglichen. Archaeogastropoden, Neritaceen und höhere Gastropoden sind paläontologisch gut trennbare Gruppen, wenn die Bildung und Morphologie der frühontogenetischen Schalen verglichen werden. Eine Verbindung zwischen Archaeogastropoden und Ammoniten zeigt sich in der Art der Mineralisierung der organischen Primärschälchen. Cephalopoden sind generell eine ziemlich einheitliche Gruppe der Mollusken, deren Vorfahren den Vorfahren der Archaeogastropoden nahe verwandt waren. Neritaceen und höhere Schnecken verbindet die innere Befruchtung sowie der Besitz einer echten Larve, die den Archaeogastropoden wie auch den Cephalopoden fehlt. Die Ergebnisse werden in einem Schema des Entwicklungsablaufes in der Ontogenese dargestellt und zur Phylogenese des Molluskenstammes in Bezug gebracht. Hierzu werden auch einige Entwicklungsabläufe bei Käferschnecken, Muscheln und Scaphopoden miteinbezogen. Es erweist sich, daß einige in der Systematik bisher noch bewertete Eigenschaften und Merkmale nur sehr mit Vorsicht genutzt werden dürfen, während andere bisher wenig beachtete Kriterien mehr Aussagekraft besitzen als bisher vermutet. Die Bildung der Schalendrüse erweist sich als die zentrale Erfindung der Mollusken, die vermutlich während des oberen Kambriums die Conchifera entstehen ließ. Mit vielen Beispielen wird belegt, daß innerhalb aller behandelten Molluskengruppen eine Ausdeutung fossiler Schalenreste nur dann zu sinnvollen Ergebnissen führt, wenn die Bildungsweise der Schale bei rezenten Verwandten gut untersucht ist. Umgekehrt zeigt es sich, daß Modelle der Evolution der Mollusken, die nur auf Rezentbefunden basieren, in der Regel wenig Ähnlichkeit mit dem tatsächlichen Ablauf der Geschehnisse aufweisen.

S U M M A R Y

The development of the early ontogenetic shell and the epithelia forming it is traced in archaeogastropods, ammonites, and neritaceans and is compared with that of some selected higher gastropods. Results are integrated into a scheme of evolution of molluscs. Here developmental stages of ontogeny are related to the evolution of mollusc classes, especially those of the conchifers. To do so in a more general way polyplacophoran, bivalve and scaphopod ontogenies are described with few examples.

The archaeogastropods form their primary shell in a way that is different from all other gastropod orders (Chapter 2). Here a bilaterally symmetrical purely organic shell is mechanically deformed by force of the soft body from the inside and the outside. During the transition from the free swimming stage to the crawling young the shell is thus pressed into trochospiral shape and mineralized rapidly afterwards by growth of aragonitic needles in the organic shell. In contrast to current theories about gastropod body torsion the coiling of the shell of archaeogastropods is independent from twisting of the soft parts inside it. This is demonstrated by the cuplike patellacean archaeogastropods. Here a bilaterally symmetrical shell can be produced by a normally torted animal. Similar independence of shell and body torsion can also be observed in quite different and unrelated gastropod groups outside of the archaeogastropods. Torsion has nothing to do with the ability of the embryo to withdraw into its shell, but is the result of differential growth of epithelia, mainly those of the visceral mass. Due to it foot and mantle cavity are brought into the right position needed in benthic life.

The early ontogenetic shell of fissurellacean archaeogastropods shows several features of the same systematic value as those used in taxonomy but usually suggesting a different system. The formation of a slit occurs late during ontogeny and place of occurrence as well as absence and presence

should not be overemphasised in systematics of molluscs. Shell pores also occur in these gastropods and thus are not restricted to bivalves and polyplacophores. The primary shell of the archaeogastropod can be a tool to differentiate these from all other gastropods including the Neritacea. An account of different morphologies and sculptures of the primary shell is provided.

Secretion and mineralization of the early ontogenetic shell of two Mesozoic ammonites are described and reconstructed in detail (Chapter 3). The absence of growth lines indicates the formation of the whole embryonic conch in uninterrupted contact to the gland cells (periostracum cells). After detachment from the latter the whole outer shell became mineralized, while the inner conch walls remained of organic structure. These and the whole interior of the conch were covered by mineral layers afterwards. Tissue shell connection migrated from the inner surface of the inner lip to the surface of the first septum and from there to the internal side of the third chamber during formation of the siphuncular system. The construction of the first septum preceded that of the original siphuncular rod, while following septa were produced in connection to each segment of the siphuncle. Results are compared with some of the more modern interpretations of ammonite embryonic shell construction and function. A comparison with the development of the embryonic shell of recent *Sepia*, *Spirula*, and *Nautilus* and some fossil cephalopods provides two general trends in cephalopods: First, that the shape and mode of mineralization of the primary shell is connected to egg size and not to systematic placement, and second, that recent and fossil cephalopods alike lack a true larval stage and have extremely yolk rich eggs if compared with most other molluscs. Shape, size and structure of embryonic shells of fossil cephalopods allow the reconstruction of the course early ontogeny took. Shape size and structure of the scars formed by the attachment of the body to the shell makes it possible to differentiate endocochleates from ectocochleates. The

data presented indicate that original cephalopods and primary archaeogastropods had a common ancestor, living in the Upper Cambrian, with direct development, a feature still present in both groups. First cephalopods can be reconstructed a bit more in detail and with more functional reason than found in literature up to now (Chapter 3.6.3).

The Neritacea (Chapter 4) are an independent group of gastropods, neither archaeogastropod, nor of meso-neogastropod relation. This is shown in their anatomy in their embryonic development, and in their shell morphology. The latter is analyzed in detail and will allow in the future to differentiate fossil neritaceans from other molluscs. The shell detaches from the cells of the mantle during early ontogeny, before the visceral mass is covered by it. Early mineralization and growth lines as well as growth around the slightly torted body characterizes the embryonic shell. Its mode of coiling differ from that of the strongly convolute larval shell. These characters separate neritacean with free larvae from all other gastropods, but when the larval phase occurs within the egg capsule a separation from higher gastropods with similar development is problematic.

Within Neritacea as well as within other unrelated gastropod families and orders limpet-like species are found (Chapter 4.5) The change from the coiled early ontogenetic shell to the cup-like adult shell goes along with a rearrangement of tissue shell attachment and a loss of the operculum. The animal no longer withdraws into its shell, but rather pulls its shell down onto the substrate, when in danger. The result is an externally and internally similar shell which also may become extremely similar to shells of untorted molluscs, like recent and fossil monoplacophores. It is documented that neither morphology of the internal mould, nor muscle scars, or apex position provide sound systematic evidence. The later can be gathered only from the early ontogenetic shell, but here restric-

tions must be taken into account.

The course of the embryonic development of higher gastropods (Chapter 5.1) is quite variable because a true larval phase is developed. During this phase plankton is eaten or this normal food of the free larva is substituted by nutrients provided within the egg capsule. The mode of development of a free larva provides systematic information expressed by the size, shape and sculpture of the shell. Where larval food is present within the egg capsule, embryonic development is adapted to this, and systematic information is lost. A number of cases shows how liquid yolk, yolk grains, and nurse eggs are taken by embryos at different stages of development. Distance from marine way of life masks the indirect course of development strongly. The freshwater and land snails in addition, provide a good model for the formation of internal shells, that can be applied to the cephalopods as well. Here three types of tissue, originating in the shell gland and characterizing the mantle, are produced simultaneously. The muscle mantle can close

over the shell gland before shell formation, thus making the shell an internal one.

Differences present in the ontogeny of molluscs makes it possible to gather information regarding the course in which evolution proceeded (Chapter 5.2). Polyplacophores branched off prior to the invention of an embryonic shell gland. Bivalves, scaphopods, archaeogastropods, cephalopods and higher gastropods developed their specific way of early shell formation independently from untorted bilaterally symmetrical common ancestors, probably at the end of the Cambrian. The protostome or deuterostome development, the type of swimming larva and the mode and way of feeding are variable features and of little use for reconstructing the phylogeny. Direct development with a adult organs appearing without transitional organs is the original type, present in archaeogastropods and cephalopods. Larvae having to metamorphose transitional organs into adult ones and thus carrying out indirect development characterize all higher gastropods and have developed independently within the bivalves.

1 EINLEITUNG - INTRODUCTION

In der heutigen Fauna stellen die Mollusken einen sehr artreichen und vielgestaltigen Stamm der Invertebraten dar, der nur von den Insekten an Zahl übertroffen wird. Da die Mollusken bereits seit dem Beginn des Kambriums in den fossilen Faunen vertreten sind und mit ihrem harten Gehäuse ein ausgezeichnetes Fossilisationspotential besitzen, verschiebt sich dieses Verhältnis für den Geologen zugunsten der Mollusken. Dem Paläontologen bleibt meist nur die Schale zum Studium des Molluskentieres, während der restliche Körper nicht oder nur sehr unzulänglich überliefert ist. Bei den rezenten Großgruppen der Mollusken gibt es noch Arten, die sich auf altpaläozoische Vorfahren beziehen lassen. Als sogenannte lebende Fossilien werden die rezente Mono-

placophore *Neopilina*, die Archaeogastropode *Pleurotomaria* und die Cephalopode *Nautilus* angesehen. Diese Liste läßt sich stark erweitern, da eine ganze Anzahl im älteren Paläozoikum erstmalig auftretender Molluskengruppen mit vielen Arten bis in unsere Zeit reichen. Im oberen Kambrium gliedern sich die Frühmollusken, die vorher in ihrer Einstufung problematisch sind, in Gruppen und Klassen auf, deren Vertreter auch in der heutigen Fauna vorhanden sind. Zu jener Zeit entstanden die Conchifera, zu denen die Scaphopoden, Bivalvier, Gastropoden und Cephalopoden zu rechnen sind.

Der Schwerpunkt dieser Studie liegt auf den Gastropoden, besonders Archaeogastro-

poden und Neritaceen sowie auf den Ammoniten. Das Gehäuse rezenter und fossiler Gastropoden und Cephalopoden spiegelt die Lebensgeschichte seines Trägers wider. Seine Gestalt ist funktionell. Im Lebensablauf eines Individuums verändert sich die Funktion. Neben der Entwicklungsgeschichte eines Individuums reflektiert das Gehäuse in seiner Gestalt auch die Entwicklungsgeschichte der Art, der Gattung und der ganzen Gruppe von Mollusken, zu der es gehört. All diese Faktoren überlagern sich. Die Ausdeutung eines fossilen Molluskengehäuses auf seine Funktion und auf die Stammesgeschichte hin ist mit vielen Unsicherheitsfaktoren behaftet, die nicht zuletzt darauf beruhen, daß die Verhältnisse bei rezenten Mollusken unvollständig bekannt sind. Das Ziel dieser Studie ist es daher, die Gehäusemorphologie, vornehmlich der frühontogenetischen Stadien, mit dem Weichkörper in Verbindung zu setzen, unter dessen Einwirkung sie sich ausformte. Das geschieht im Hinblick auf Daten, die man aus fossilen Faunen gewinnen kann. Damit die an Gastropoden und an Ammoniten gewonnenen Daten sich in einen breiteren Rahmen einfügen lassen, der eine phylogenetische Auswertung für die Conchifera im ganzen zuläßt, wurden einige ausgewählte Beispiele von anderen Mollusken mit herangezogen.

Obwohl es auch innerhalb der Mollusken mehrere große Gruppen gibt, die nur fossil bekannt sind, bin ich überzeugt, daß nur die genaue Kenntnis der rezenten Mollusken eine Interpretation der fossilen Fauna in befriedigender Weise ermöglicht.

Untersuchungsmaterial und Methode: Beobachtungen zur Embryonalentwicklung rezenter Mollusken konnten in der Meeresstation Instituto Colombo Aleman (jetzt INVEMAR) in Santa Marta, Kolumbien, im Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer, Frankreich und in der Marinen Station der Universität von Khartoum in Port Sudan-Suakin, Sudan, durchgeführt werden. Weiterhin wurden in den Instituten für Paläontologie in Bonn und Erlangen Züchtungen durchgeführt. Aufsammlungen von rezenten Molluskengehäusen und Gelegen erfolgten in der Region von Woods Hole

(Massachusetts, USA), an der kolumbianischen Karibikküste sowie in Curacao, am Mittelmeer bei Rovinj (Istrien) und Banyuls-sur-Mer (Südfrankreich), am Atlantik bei Cornwall (England) und den Kanarischen Inseln, am Roten Meer bei Aqaba und Port Sudan. Schalenmaterial von Arten des tiefen Wassers konnten aus Proben der Woods Hole Oceanographic Institution ausgelesen und aus tieferem Wasser bei Banyuls-sur-Mer gedredet werden. Weitere Proben kommen von der kalifornischen Pazifikküste und von der Atlantikküste bei den Hebriden. Lebendes Plankton wurde in Santa Marta, Banyuls-sur-Mer und Yerseke (Osterschelde, Niederlande) mit dem Netz gefangen. Fossiles Material von Gastropoden und Cephalopoden stammt aus dem Oberkarbon Nordrhein-Westfalens, der oberen Trias der Dolomiten, dem unteren und mittleren Jura Frankens und Polens und aus der oberen Kreide Jordaniens

Die Aufzucht der lebenden Tiere erfolgte in Aquarien und Terrarien. Bei marinen Arten war es in der Regel notwendig, fließendes Seewasser bei der Aquarienhaltung zur Verfügung zu haben. Die Aufzucht höherer mariner Gastropoden wurde von BANDEL (1975a) geschildert. Bei Archaeogastropoden wurden frisch im Meere gesammelte Tiere ins Aquarium verbracht, wo sie mitunter innerhalb von Stunden mit der Eiablage begannen. Die einzelnen Gelege wurden anschließend in Glasbehältern aufbewahrt, deren Wasser nach einigen Stunden gegen frisches ausgetauscht wurde. Die Beobachtung der Embryonen der gezüchteten Mollusken erfolgte mit einem Polarisationsmikroskop. Die Untersuchung an *Neritina virginea* erfolgte an frisch aus Kolumbien nach Erlangen gebrachten Tieren, die im Aquarium ihren Laich produzierten. Bei diesem mußte zur Untersuchung der Embryonen jeweils die Eikapsel geöffnet werden. Dies war auch der Fall bei anderen höheren Prosobranchiern; bei Archaeogastropoden und Pulmonaten konnte die Entwicklung der Embryonen durch die Kapsel hindurch beobachtet werden.

Rezentes und fossiles Schalenmaterial wurde mit dem Rasterelektronenmikroskop untersucht. Die Gehäuse der verkieselten

Kreidemollusken aus Jordanien wurden aus dem Kalkstein mit Essigsäure herausgeätzt.

Terminologie: Bei der Auswahl beschreibender Begriffe für die Weich- und Hartteile der Mollusken wird einer möglichst einfachen Wortwahl Vorzug gegeben. Dies erfolgt in der Hoffnung, daß damit die oft recht komplizierten Bildungsvorgänge und räumlichen Verhältnisse in den Gehäusen deutlicher werden. Zudem tragen viele der akzeptierten Begriffe eine Deutung bereits in sich, was zur Verwirrung beitragen kann. Bei der Beschreibung der verschiedenen Gehäuseabschnitte wurden die Begriffe Embryonalgehäuse und Larvalgehäuse (BANDEL, 1975a) vermieden und durch neutralere Begriffe wie Primär-, Sekundär-, Tertiärgehäuse ersetzt. Hierbei ist das vom Embryo zuerst gebildete Gehäuse das Primärgehäuse, unabhängig davon, zu welcher Entwicklungsphase und an welchem Entwicklungsort das Gehäuse auftritt, wird das Primär- vom Sekundärgehäuse abgelöst usw. Die Begriffe oben und unten, links und rechts, innen und

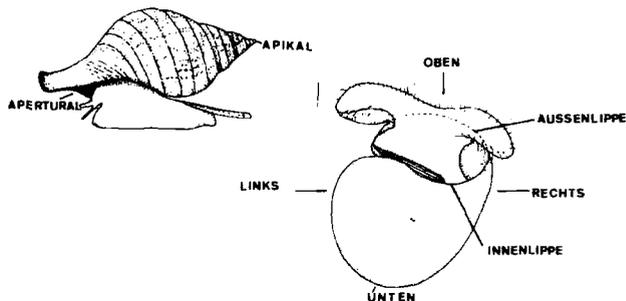


Abb. 1. Schematische Darstellung der wichtigsten Begriffe bei adulten (oben) und larvalen Schnecken.

Schematic sketch of the most important terms used for adult and embryonic-larval gastropods.

außen, apertural und apikal sind in Abb. 1 definiert. Als Ausgangsbasis dient die Lebensstellung der Schnecke oder Cephalopode. Bei der Veligerlarve weist die Mündung des Gehäuses nach oben, beim benthonischen Tier nach unten.

2 MORPHOLOGIE UND BILDUNG DES FRÜHONTOGENETISCHEN GEHÄUSES BEI ARCHAEOGASTROPODA - FORMATION OF THE EARLY ONTOGENETIC SHELL OF ARCHAEOGASTROPODS

2.1 DIE EMBRYONALENTWICKLUNG AM BEISPIEL VON 4 MEDITERRANEN TROCHACEEN

4 Mediterranean trochaceans were studied. Fertilization of the encapsuled eggs is external. Development within the egg covers and as free swimming embryos differs only in the rate of development, with more rapid succession in the latter. Earliest observed hatching occurs in the transition from the veliger-to trochophora phase when cells of a shell gland have appeared. By a combination of increase of internal pressure and rapid growth of the gland cells the original mantle expands rapidly while secreting a first shell cap. Further growth of the ring of gland cells across the visceral mass is somewhat slower but the whole primary shell

tissue is attached with the shell edge while the visceral mass is free. When the conch covers the visceral mass, two muscles form, a left attached near the median axis and a right one on the right side to the shell interior (velum-aperture orientated upwards). Mantle edge then detaches from conch margin and the soft body of a free swimming embryo can totally be retracted into its shell, velum with cilia folded onto it closing the aperture. Since muscle shell connection is not symmetrical the visceral mass lies at the right. It becomes stretched and coiled trochospirally due to differential growth of its epithelia. In this process of growth the anterior body with velum and growing foot is passively rotated by about 90°. Between foot and operculum on the right outside and muscle

attached visceral mass on the inside, the bilaterally symmetrical cup-like shell is mechanically deformed. During this process the left side becomes apical and the right side umbilical, lateral folds ("sutures") form and the inner lip is pressed inside and inclined. After shell deformation the left retractor muscle is resorbed. The right one becomes the only retractor and the precursor of the columellar muscle of the adult. In this transitional stage between swimming embryo and crawling young the shell becomes rapidly mineralized throughout. Shell growth continues only after a successful start of benthic life.

Als Untersuchungsobjekte zur Beobachtung des Ablaufes der Embryonalentwicklung bei Archaeogastropoden dienten 4 Arten der Trochaceen aus dem Mittelmeer bei Banyuls-sur-Mer.

Bei den Arten *Cantharidus exasperatus*, *Gibbula drepanensis* und *Gibbula adansoni* verläuft die Entwicklung der Embryonen im Schutze des Geleges bis zu dem Zeitpunkt, zu dem die schlüpfenden Tiere bereits kriechen können. Bei *Gibbula divaricata* dagegen vollzieht sich die Embryonalentwicklung vornehmlich im freien Meereswasser. Die Larve ist Bestandteil des Planktons. Bei allen 4 Arten erfolgt die Entwicklung der Schale jedoch im wesentlichen in gleichartigen Schritten. Unterschiede zwischen der Entwicklung im Gelege und im Plankton bestehen darin, daß die einzelnen Schritte eine ungleich lange Zeit beanspruchen. Bei *Gibbula divaricata* erfolgen alle Entwicklungsstufen nach der Herausbildung der Trochophora rascher hintereinander als bei den drei Arten, die im schützenden Gelege verbleiben. Die Weibchen von *Cantharidus exasperatus*, *Gibbula drepanensis* und *Gibbula adansoni* produzieren eine gelatinöse Eimasse, die aus runden Eikapseln besteht, in denen die kugeligen, dotterreichen gelblichen bis grünlichen Einzeleier eingebettet liegen (Abb. 10,11). *Gibbula divaricata* Weibchen scheiden grünliche Eier aus, die einzeln oder zu mehreren zusammen direkt ins Meereswasser entlassen werden. Diese

Eier sind von einer kugeligen, retikulat verfalteten Eihülle umgeben und werden mit der Wasserströmung verdriftet und von ihr verstreut (Abb. 8a).

2.1.1 ENTWICKLUNG BIS ZUM FERTIGEN PRIMÄR- GEHÄUSE

Die Befruchtung der Eier vollzieht sich außerhalb des Körpers des weiblichen Tieres. Die befruchteten Eier entwickeln sich rasch, wobei die ersten Zellteilungsschritte von ROBERT (1902) im Detail verfolgt wurden. Die Zellen am animalen Pol (oben) sind protoplasmareicher als die Zellen am vegetativen Pol und teilen sich daher rascher, sodaß die dotterreichen Zellen des vegetativen Pols schließlich von ihnen umwachsen werden. Schon nach etwa 10 Stunden ist eine einfache Trochophoralarve entwickelt, die einen rundlichen Körper und einen einfachen Wimperkranz (Prototroch) besitzt. Der Wimperkranz ist aus der Körpermitte verschoben und umgibt den vorderen Pol des nun etwas elliptischen Gebildes (Taf. 1/1). Der Körperinnenraum ist völlig mit undurchsichtigen, an Dotter reichen runden Zellen gefüllt. Randliche Dotterzellen beulen die Außenoberfläche der Trochophora aus und prägen sich in ihrer Form besonders im apikalen Bereich des Eingeweidetasches nach außen durch. Mit Hilfe des Cilienschlages des vorne gelegenen Wimperkranzes rotiert die Trochophora langsam in der Eihülle.

Gibbula divaricata verläßt nach etwa 15stündiger Entwicklung die Eihülle als Trochophora (Abb. 2a). Am vegetativen Pol hat sich die Zellschicht, die die dotterreichen Zellen des animalen Pols umwachsen hat, lückenlos geschlossen. Die unregelmäßige Oberfläche des Eingeweidetasches wird dadurch beseitigt, daß die Larve zu einem prall gefüllten Körper ausgespannt wird, in dem sich der Innendruck der Körperflüssigkeit erhöht. Hierbei wird auch die seitliche Grube, der Entstehungsort des Mantelgewebes, zu einer flachen, schwach eingewölbten Scheibe ausgespannt (Taf. 1/1)

Die Drüsenzellen des Mantelgewebes differenzieren sich weiterhin aus. Bei *Gibbula*

divaricata tritt eine erste Schalenkappe, welche die gesamte apikale Rundung des Eingeweidesackes überdeckt, bereits nach etwa 20-stündiger Entwicklung auf (Taf. 1/2), bei *Gibbula adansoni* nach 30 Stunden und bei *Gibbula drepanensis* und *Cantharidus exasperatus* nach 36 Stunden. Das Auseinanderrücken des schalenabscheidenden Zellpolsters erzeugt den ringförmigen Mantelrand schnell, hierbei wird ebenso rasch die Schale sezerniert. Dieser Zellvermehrungsvorgang wird durch eine weitere Erhöhung des Innendrucks im Eingeweidesack des Embryos beschleunigt, bei dem das Innenvolumen erweitert und die ektodermale Hülle des Eingeweidesackes gespannt wird. Das so entstandene, den apikalen Körper bedeckende Schälchen ist völlig symmetrisch, im Querschnitt gleichförmig gewölbt und in der Aufsicht rund.

Von nun an geht das Schalenwachstum langsamer vor sich und ist mit dem Wachstum des Drüsenwulstes gekoppelt, der sich über den apikalen Bereich des Embryos ausbreitet (Abb. 2b). Das Schälchen ist mit dem schalenabscheidenden Zellen des Mantelrandes rundum fest verbunden, es besteht keine Öffnung zwischen dem Außenrand des Mantels und der Innenoberfläche der Schale (Taf. 1/2). Das Mantelgewebe (bzw. die Oberfläche des Eingeweidesackes), welches hinter dem schalenbildenden Rand gelegen ist, kann sich zwar von der Schaleninnenoberfläche zurückziehen, doch muß hierzu über die ektodermalen, frisch produzierten Mantelzellen Flüssigkeit in den so entstehenden Hohlraum ausgeschleust und bei Rückkehr des Gewebes an die Schalenoberfläche wieder aufgenommen werden. Somit ist kein Druckunterschied zwischen dem Innenraum der Schalenkalotte und dem Körperinneren des Embryos zu verzeichnen.

Beim Erscheinen der ersten Schalenkalotte befindet sich die Trochophoralarve im Umbau zur Veligerlarve (Abb. 2b). Hierbei tritt neben dem ursprünglichen Wimperkranz (Prototroch) ein einfacher Kranz bewimpelter Zellen auf, der sich durch seitliche Auswölbung vergrößert und verstärkt und zum Velum wird. Der Velum-Kopf-Bereich setzt

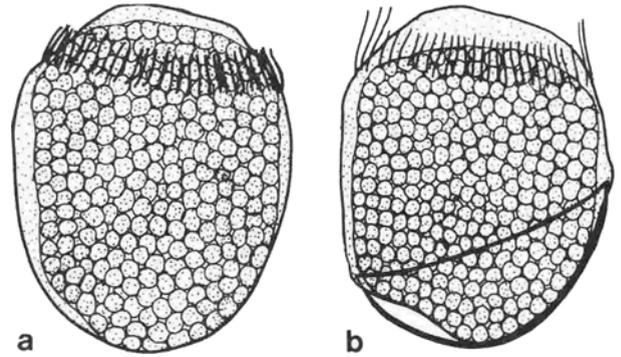


Abb. 2a. Trochophorastadium bei Archaeogastropoden. Der animale Pol (oben vorne) ist vom Wimperkranz (Prototroch) umgeben. Der vegetative Pol (unten hinten) ist von einer geschlossenen Zellschicht (Ektoderm) bedeckt. b. Die Umwandlung der Trochophora in die Veligerlarve erfolgt, indem der Wimperkranz an zwei Stellen zu Velum-Lappen umgeformt wird (oben links und rechts), und indem der über den Hinterkörper vorrückende Mantelsaum eine organische Schale (Primärgehäuse) ausscheidet.

a. Trochophore of archaeogastropods with anterior ring of cilia and rounded posterior pole covered by ectodermal cells. b. Transitional phase from trochophore to veliger with cilia concentrated in forming velum-lobes. The apical (posterior) portion of the body becomes covered by the growing primary shell.

sich durch eine ringförmige Einschnürung um den Vorderpol des Embryos herum zunehmend vom restlichen Körper (Eingeweidesack) ab. Die Schalendrüse ist seitlich gelegen. Daher wächst das Mantelgewebe bei seiner Ausbreitung über den Eingeweidesack auf der der Schalendrüse gegenüberliegenden Seite stärker. Das ist im folgenden die Außenseite des Gehäuses, die im Bereich der Apertur die Außenlippe darstellt. Die kürzere Seite bildet demnach die Innenseite des Gehäuses, die im Bereich der Öffnung die Innenlippe bildet. Die Drüsenzellen des ringförmigen Mantelwulstes scheiden die Schale in ihrer vollen Mächtigkeit aus. Das Gehäuse wird weiter hinten vorerst nicht mehr verdickt. Die Primärschale zeigt bereits eine artspezifische, charakteristische Skulptur.

Nachdem der gesamte apikale Bereich des Embryos vom Mantel überwachsen ist, besitzt das Gehäuse eine eiförmige Gestalt mit schräg abgeschnittenem Ende der gerundeten Apertur (Abb. 6). Die Innenseite des Ge-

häuses ist kurz, die Außenseite lang, beide sind gleichförmig gekrümmt. Das Mantelgewebe, welches nun den Eingeweidessack umgibt, kann sich bis auf den Bereich der Mantelrandzellen und auf einen breiten Fleck im apikalen Schalenbereich völlig von der Schaleninnenseite ablösen, ist jedoch gegen außen noch völlig abgeschlossen (Abb. 3a).

Ein erster Abschnitt der Gehäusebildung ist hiermit abgeschlossen, nach 24 Stunden bei *Gibbula divaricata* und 42 bis 44 Stunden bei *Cantharidus exasperatus*. Bei der frei im Wasser schwimmenden Larve ist die Primärschale von ihrem ersten Erscheinen bis zur endgültigen Größe innerhalb von 4 Stunden ausgeschieden. Bei den sich im Gelege entwickelnden Embryos dauert dieser Abschnitt etwa doppelt so lange. Mit der Fertigstellung des Primärgehäuses verändert sich auch die Anheftung der apikalen Körperregion mit der Schale. Es bilden sich zwei Muskelstränge aus, die sich rechts und links am extremen Rande der ursprünglichen Epithelverankerung mit der Schale verbinden. Diese Anheftung hatte sich bereits herausgebildet, als das Primärgehäuse zu etwa zwei Dritteln seiner Größe sezerniert war (Taf. 1/2). Muskelzellen treten aber erst ganz kurz vor der Fertigstellung des Gehäuses auf. Betrachtet man die Larve in ihrer Lebensstellung im Plankton, so weist die Mündung des Gehäuses nach oben. Sie wird durch die Aktivität der Zilien des Velums in diese Position gebracht. Der im Bereich der Mittelebene angeheftete Muskel ist der linke, und der rechte Muskel sitzt der rechten Schalseite an (Abb. 3b). Die Zellen des linken Muskels lassen sich in den Mantelrand hinein verfolgen, während die Zellen des rechten Muskels in das Velum hinein verlaufen.

2.1.2 ENTWICKLUNG BIS ZUM BEGINN DER GEHÄUSEMINERALISIERUNG

Nachdem die Muskeln funktionell geworden sind und gleichzeitig mit dem Abschluß ihrer Bildung lösen sich die Mantelrandzellen von der Schale. Damit wird die Anheftung des Eingeweidessackes an den Mantelrand auf-

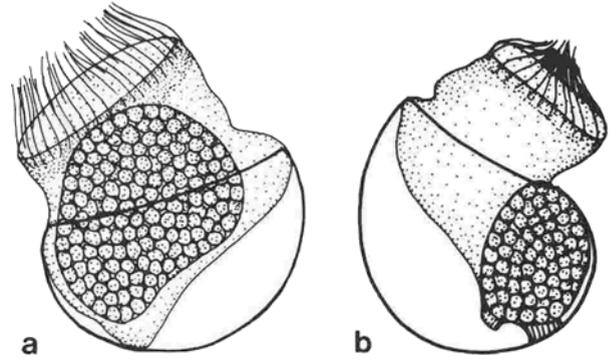


Abb. 3a. Veligerlarve einer Trochacee mit sich bildendem Primärgehäuse. Der Ort des späteren Muskelansatzes ist in der Gestalt einer Mantelgewebeanheftung bereits sichtbar (unten Mitte). Der Gehäuserand ist mit dem Mantelrand fest verbunden. b. Veligerlarve einer Trochacee nach der Ablösung des Mantelrandes vom Aperturrand des Gehäuses. Der Weichkörper ist mit der Schale durch zwei Muskeln verbunden (unten Mitte).

a. Veliger of trochacean with growing primary shell that is attached with the tissue all along the shell margin and a spot of the visceral mass where later a pair of muscles will form. b. Veliger after detachment of shell secreting mantle cells from shell margin. The body is connected to the shell by a pair of retractor muscles.

gelöst, und die Verbindung des Körpers zur Schale wird auf die Muskeln verlagert. Diese stellen im folgenden die einzige Verbindung des Gewebes zur Schale her. Nun wird auch der Innenraum der Schale, der Raum zwischen Schaleninnenoberfläche und Eingeweidessackoberfläche, für das Meerwasser frei zugänglich. Es stellen sich hier damit normale Druckbedingungen ein. Der Körperinnendruck des Eingeweidessackes ist nicht mehr der gleiche, der auch von innen auf die Schale ausgeübt wird, wie dies bei der Bildung der Primärschale der Fall war.

Da nun Muskeln vorhanden sind, kann sich der Weichkörper ganz in die Schale zurückziehen (Abb 3). Bei den planktonischen Larven von *Gibbula divaricata* ist dieses Stadium nach etwa 30 Stunden erreicht. Zu diesem Zeitpunkt ist noch kein Operculum vorhanden und der Fuß zeigt sich nur als schwache Wölbung auf der Außenseite des Nackens unter dem Velum (Abb. 4a). Bei den im Ei verbliebenen Embryonen ist dieses Entwicklungsstadium nach 50 bis 60 Stunden erreicht. Während sich aber die planktonischen Larven auf einen Reiz hin

rasch in die Schale zurückziehen, fehlt den im Ei sich entwickelnden Embryonen dieser Reflex. Hier fehlt demnach die Möglichkeit der Reizaufnahme, obwohl die Embryonen ansonsten unter dem Mikroskop vollständig den Larven von *Gibbula divaricata* gleichen. Erst nach Bildung des Fußes und des Operculums stellt sich bei den im Ei verbliebenen Embryonen ebenfalls der Reflex des plötzlichen Rückzugs in die Schale ein.

Die freischwimmende Larve von *Gibbula divaricata* ist direkt nach der Ablösung des Mantelrandes von der Primärschale reiz- aufnahmefähig und reagiert bei jeder Störung (etwa Erschütterung) durch völligen und ruckartigen Rückzug in die Schale (Abb. 4). Hierbei verkürzen sich die Muskeln schnell. Dabei wird der Mantelrand auf der Innenseite der Schale weit nach innen gezogen. Das Velum wird hinter die Gehäuseöffnung zurückgezogen und die auf seine Oberfläche zurückgeschlagenen Zilien verschließen die Öffnung. Hierdurch wird eine Kugelgestalt der Larve erreicht und das Tier sinkt rasch aus dem Bereich der Störung ab. Der rasche Rückzug des Weichkörpers in die schützende Schale wird dadurch erleichtert, daß beim schwimmenden Veliger nur etwa die Hälfte des Schaleninnenraumes durch den Weichkörper ausgefüllt ist, während der Rest von Meerwasser eingenommen wird (Taf. 1/3-6). Beim Rückzug in die Schale wird das Wasser nach außen abgedrängt und der restliche Weichkörper paßt vollständig in den vorhandenen Hohlraum. Beim Wiederausfalten des Velums und dem Vorrücken des Mantelrandes bis an den Schalenrand verläuft der ganze Vorgang sehr viel langsamer. Das Tier dehnt sich nur allmählich wieder aus und erreicht erst nach einiger Zeit wieder die Gestalt der voll aktiven Schwimmlarve.

Rundliche Dotterzellen füllen den Großteil des Trochophora-Körperinnenraumes. Sie füllen auch noch den größten Teil des Körperinnenraumes des frühen Veligers mit seiner ersten Schalenkalotte. Nach der Fertigstellung des Primärgehäuses ist aber schon ein Teil der Dotterreserve verbraucht. Der Rest bildet einen kugelförmigen Ball,

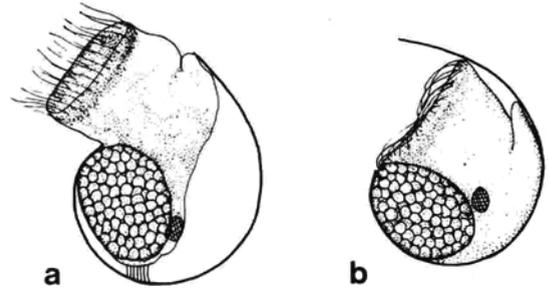


Abb. 4a. Voll ausgesteckte Larve von *Gibbula divaricata* mit dem Velum (oben links), dem Fußhöcker (oben an der Velumbasis), dem freien Mantelrand, dem dottergefüllten Eingeweidesack (unten links) und den beiden Muskelanheftungen an der Gehäuseinnenseite. b. Wenn der Weichkörper ins Gehäuse zurückgezogen wird, so wird auch der Mantelrand nach innen verlagert (oben recht) und die Zilien werden auf die Velumoberfläche niedergelegt.

a. Swimming veliger of *Gibbula divaricata* with growing foot visible as low hump on the upper velum base. b. When the body withdraws into the shell by action of the two retractor muscles the mantle edge is retracted as well as the yolk filled visceral mass and the velum. Cilia are folded onto the surface of the velum, thus closing the aperture.

der umgeben vom Mantelgewebe im apikalen Schalenlumen gelegen ist. Der Dotterball liegt nicht in der Mitte, sondern wird von den Muskeln, die auf seiner Vorderseite und auf seiner linken Seite entlangziehen, auf der rechten Schalenenseite gehalten (bei Aktivitätsposition der Larve mit Öffnung nach oben). Die Larven von *Gibbula divaricata* verbrauchen ihre Dotterreserven rascher als die Embryonen von *Cantharidus exasperatus*, *Gibbula drepanensis* und *G. adansoni*. Doch betrifft diese Feststellung nur die objektiv abgelaufene Zeit. Betrachtet man den Zeitpunkt der Fertigstellung der Schale als Bezugspunkt, so ist der Dotterverbrauch bei den Vertretern beider Entwicklungstypen etwa gleich groß. Durch die Lage des Dotterballes und die Ansatzstellen der Muskel bedingt ist also das rechte Schaleninnenlumen beim schwimmenden Veliger oder dem im Ei rotierenden Embryo vornehmlich vom Weichkörper gefüllt, während das linke frei bzw. mit Meerwasser gefüllt ist (Taf. 1/3-6).

Die folgende Phase wird durch die Herausbildung des Fußes und des auf seiner Außen-

oberfläche ausgeschiedenen Operculums charakterisiert (Abb. 5). Zugleich beginnt eine tropfenförmige Differenzierung des Dotterballes. Das spitze Ende liegt im hinteren Teil. Gleichzeitig erfolgt eine trochospirale Einrollung. Diese vollzieht sich innerhalb der symmetrisch-planispiralen Schale (Abb. 5) und ist das Produkt der Differenzierung der den Dotterklumpen umgebenden Zellagen der Eingeweidesack-Epithelien.

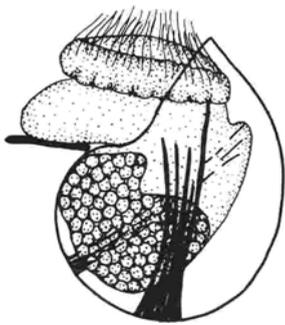


Abb. 5. Larve in der Phase der Eingeweidesackeinrollung (Mitte links), durch die der Weichkörper im Verhältnis zum Gehäuse gedreht erscheint. Während der trochospiralen Einrollung dreht sich der Fuß zur Seite (links) und hat bereits ein Operculum ausgeschieden.

Veliger during torsion of the visceral mass, due to which velum and foot are passively rotated. Muscles and shell are unaffected.

Darauf wird die Schale verformt und paßt sich damit nachträglich der Gestalt des Weichkörpers an. Bei diesem Vorgang bilden das Operculum und der Fuß auf der rechten Außenseite der Schale und die Retraktormuskeln an der Innenseite der Schale die Widerlager, an denen die Gehäuseinnenseite nach innen gezogen und gepreßt wird. Die verstärkten Muskeln sind so angelegt, daß sie im Zusammenspiel mit dem ganzen restlichen Körper besonders leicht die Verformung bewirken. Die Innenflanke des Gehäuses und damit auch die Innenlippe des Primärgehäuses wird dabei in das Gehäuseinnere hineingepreßt, die Flanken des Gehäuses werden links und rechts der Aperturbasis eingefaltet (Abb. 6). Das erfolgt nicht in ganz symmetrischer Weise. Der Eingeweidesack ist rechts im Gehäuseinneren gelegen

und auch das Widerlager der Muskelanheftung ist ebenfalls zur rechten Seite hin verschoben. Damit ist die Einknickung der Seitenfalte auf der rechten Seite etwas stärker als auf der linken Seite. Die "Sutur" des Primärgehäuses entsteht also durch Einfaltung der Flanken, die vormals glatt waren (Taf. 2/5-7). Die Innenlippe erscheint nun von links nach rechts geneigt; die linke Gehäusesseite wird im folgenden zur apikalen, die rechte zur umbilikalen Seite. Das Gehäuse wird in diesem Verformungsvorgang von seiner eiförmigen Gestalt in die eingerollte Gestalt gepreßt, mit eingezogenem, abgeflachtem Innenrand und stark gekrümmtem Außenrand (Abb. 6).

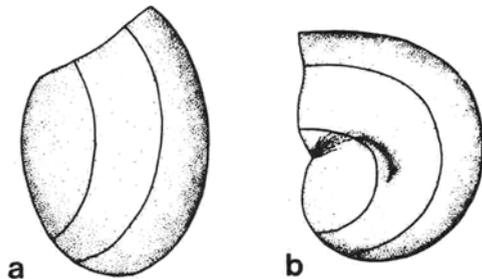


Abb. 6a. Gehäuse einer Archaeogastropode vor der Verformung der organischen Schale. b. Gehäuse nach der Verformung der Schale durch das Zusammenspiel von Fuß (außen) und mit Muskeln verstärktem Körper (innen).

a. Conch of an archaeogastropod embryo before deformation of the primary shell. b. Conch after deformation of the primary shell by interaction of visceral mass and muscle pair on the inside and foot with operculum on the outside.

Die trochoform-spiralige Einrollung des Eingeweidesackes bringt eine Drehung des ansitzenden Vorderkörpers um etwa 90 Grad mit sich. Der Fuß verlagert sich während seines Wachstums folglich auf die rechte Seite der Veligerlarve (Taf. 1/5,6). Durch die Verformung der Primärschale zwischen dem außen gelegenen Fuß und dem zwischen den Muskeln gehaltenen Eingeweidesack verlagert sich der Fuß noch weiter nach rechts und kommt somit in den Bereich der rechten Innenlippe. Die Drehung des Vorderkörpers gegenüber dem Gehäuse erfolgt also auf Grund zweier Vorgänge. Der erste besteht

in der trochospiralen Drehung des Hinterkörpers (Abb. 5), der zweite in der mechanischen Verformung des Gehäuses durch Zugdruck zwischen den verstärkten Muskelbändern und dem Muskelsystem des gesamten Fußes. Bei der ersten Drehung wandert der Fuß genau in jenen rechten, seitlichen Schalenbereich, unter dem die Muskeln angeheftet sind. Der Außendruck der durch den Fuß auf die Schale ausgeübt werden kann, wirkt also gerade in dem Bereich, in dem die Muskeln von innen ziehen können.

Während der Weichkörper sich im Verhältnis zur Schale um 90 Grad verdreht und durch die Verformung der Schale zudem der Fuß in die Position gebracht wird, in der er zum Kriechen benötigt wird, erfolgt auch ein anderer Umbau des Körpers für den Übergang vom schwimmenden zum kriechenden Tier ("Metamorphose"). Der Fuß wird hierbei so weit ausgebildet, daß er zum Kriechen genutzt werden kann. Gleichzeitig ist das Velum noch voll funktionsfähig. Die Larve hat also die Kriech-Schwimm-Phase erreicht (Veliconcha), was bei *Gibbula divaricata* nach etwa 36 Stunden erfolgt und bei den anderen Arten in etwa der doppelten Zeit erreicht ist. Die Schale ist bei allen Arten noch völlig unverkalkt.

Zu diesem Zeitpunkt der Embryonalentwicklung wird der linke Retraktormuskel zurückgebildet (Abb. 7; Taf. 2/2). Gleichzeitig verstärkt sich der rechte Retraktormuskel. Diese Rückbildung des linken Muskels hat keinerlei Auswirkung auf die Fähigkeit des Tieres, sich rasch in die Schale zurückzuziehen. Daher hat der linke Muskel die wesentliche Aufgabe, bei der Schalenverformung mitzuwirken. Im Anschluß daran wird er resorbiert.

2.1.3 GEHÄUSEMINERALISATION UND BEGINN DES BENTHISCHEN LEBENS

Nachdem sich der linke Muskel von der Schale gelöst hat und noch während die Muskelzellen resorbiert werden, wird die Schale mineralisiert (Taf. 2/3). Der erste Anflug von Aragonitkristalliten tritt im

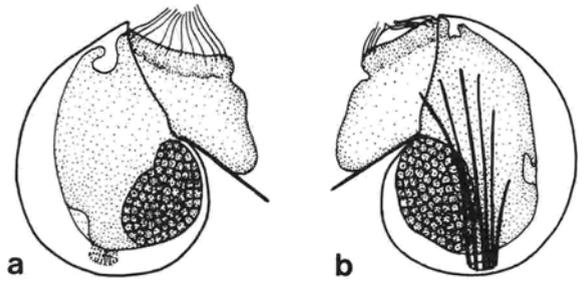


Abb. 7. Nach der Verformung der organischen Primärschale wird der linke Muskel resorbiert und der rechte Muskel wird zum alleinigen Retraktormuskel und damit auch zum Vorläufer des Spindel Muskels.

After shell deformation the left muscle is resorbed and the right muscle remains the only retractor and precursor of the columellar muscle of the adult.

hinteren Bereich der Schale auf, breitet sich aber schnell über das ganze Gehäuse aus. Aragonitnadeln von etwa 0,2 µm Durchmesser sprießen überall fast gleichzeitig in die organische Schale hinein, ersetzen und durchsetzen diese völlig. (Taf. 3/4,5). Die Mineralisation verläuft unabhängig davon, ob das Tier schwimmt, kriecht oder mit voll ausgestrecktem Velum und Fuß in der Eihülle rotiert, gleichartig. Bei *Gibbula divaricata* ist der Zeitpunkt der Verkalkung der Schale nach etwa 35 Stunden Entwicklung erreicht, während die Gehäuse der drei sich im Gelege entwickelnden Arten erst nach 70 bis 80 Stunden verkalken. Noch im Verlauf dieses Prozesses löst sich bei *Gibbula drepanensis* die Eikapselmembran auf und die geschlüpften Veliconcha kriechen noch einige Zeit in der Gelegegallerte umher, können diese aber auch rasch verlassen und wegschwimmen. Bei *Cantharidus exasperatus* bleibt die Eihülle weiterhin geschlossen.

Während der Mineralisation des Gehäuses steht die Oberfläche des Mantels nicht in fortwährendem Kontakt mit der Schalenoberfläche, sondern gleitet über diese hinweg oder liegt auf dieser nur vorübergehend auf, wenn sich das Tier ein wenig in sein Gehäuse zurückgezogen hat. Dem Mantelrand kommt bei der Schalenmineralisation keine Aufgabe zu. Das für die Mineralisation benötigte Material wird vom gesamten Mantel-

gewebe ausgeschieden, welches den Eingeweidesack überkleidet. Die Kristallisation erfolgt außerhalb und ohne direkte Einflußnahme des Mantels in der extrapallialen Flüssigkeit, die nach ihrer Exkretion durch den Mantel der Schale als viskose Flüssigkeitsschicht innen anliegt,

Der Kopfbereich des Embryos hat sich weiter differenziert. Es treten nun Augen in Form zweier schwarzer Pigmentflecken auf und es wachsen rasch Tentakel. Der Spalt zwischen dem Velum-Kopf-Bereich und dem Mantelrand vertieft sich. Hier entsteht die Mantelhöhle. In ihr wachsen Kiemen und der Enddarm mündet in ihr (Taf. 2/4). Die äußere Schicht dieser Höhle bedeckt in zunehmendem Maße die Innenoberfläche der Schale. Dieser Bereich des Mantels ist über Muskelfasern mit dem Eingeweidesack verbunden. Nach der Ausbildung dieses Atmungs- und Exkretionsorgans des benthischen Tieres wird das Velum resorbiert. Damit ist die "Metamorphose" beendet. Bei *Gibbula divaricata* ist dies schon am dritten Tag der Entwicklung geschehen; bei *Gibbula drepanensis* tritt der Verlust des Velums zu Beginn des fünften Entwicklungstages ein und bei *Cantharidus exasperatus* und *Gibbula adansonii* ist diese Lebensphase am 5. Lebenstag abgeschlossen, ungefähr gleichzeitig mit bzw. kurz vor oder kurz nach dem Schlüpfen aus der Eihülle. Das kriechende Jungtier besitzt nur geringe Dotterreserven; die Energiesubstanz, die für die Herausbildung eines benthischen Jungtieres nötig war, ist praktisch erschöpft. Dem Tier steht nun eine Radula zur Verfügung, mit deren Hilfe Nahrung aufgenommen werden kann. Mantelhöhle und Darm haben ihre Funktion aufgenommen und ein pumpendes Herz ist klar erkennbar.

Der Weiterbau des Gehäuses erfolgt nach der ersten Verwertung der von außen aufgenommenen Nahrung. Auf das Primärgehäuse folgt nun das ganz anders skulpturierte Sekundärgehäuse. Hierbei werden die Drüsenzellen des Mantelrandes durch vorgelagerte mit Muskelfasern verstärkte Muskelmantelzellen am Schalenrand kurzzeitig in stabiler Lage gehalten und so schmale Streifen

organischen Periostracums an der Außenlippe der Gehäuseöffnung angefügt. Diese organische Substanz bildet die feste Unterlage für den Aufwuchs der mineralischen Schale. Letztere wächst unabhängig vom Mantelrand im Schutze einer Schleimschicht auf, die sich aus der extrapallialen Flüssigkeit bildet, welche von den Zellen des Mantels ausgeschieden wird. Das Wachstum der mineralischen Lagen wird durch die Flüssigkeit in seiner Struktur bestimmt, unterliegt jedoch nicht der direkten Kontrolle einzelner Gewebeabschnitte des Mantels. Im mineralischen Gehäuseteil tritt Perlmutter zum ersten Mal als Schalenelement auf, wenn schon fast eine Windung des Sekundärgehäuses fertiggestellt ist,

2.2 ÜBERBLICK ÜBER DIE GELEGE UND PRIMÄR- GEHÄUSEMORPHOLOGIE - MORPHOLOGY OF ARCHAEOGASTROPOD SPAWN AND PRIMARY SHELL

Eggs of shallow water species measure between 0.1 and 0.2 mm, while deep water species often have a larger egg diameter. A spherical egg capsule usually surrounds each egg and often is enclosed in a gelatinous substance. Eggs are either dispersed into the seawater or are glued to the substrate. All eggs are fertilized externally within their covers. Several characteristic egg masses are figured and described. The sculpture of the primary shell can be grouped into 10 types (Chapter 2.2.2): smooth; pitted surface; fine net; fine spiral threads; transversal rods; spiral ribs; tubercules and tubercule-ridges; combination of spiral and transversal ribs; radial ribs; hexagonal pattern. All sculpture patterns have a high fossilization potential but are not correlated to higher systematic units with exception of the genus *Calliostoma*. This is in contrast to sculptural patterns of primary shells in higher prosobranchs with free larvae. Variability of archaeogastropod primary shell sculpture pattern is caused by their mode of formation. The primary

organic shell may have different thicknesses but remains permeable to mineral deposits and deformable. In addition the originally bilaterally symmetrical shell is deformed in variable degrees in different species and even within a single species, when the yolk content of the egg is variable to some degree. Finally the mineralization of the shell reacts to construction and density of the organic substance, its deformation, and the amount of material made available by the mantle and by the pattern of the mantle surface. Size and shape of the primary shell is dependant upon egg size, and the latter is correlated with water-depth. Deep-water individuals have a rounded yolk filled visceral mass when the shell is deformed. The result is smoothly rounded marginal folds. Shallow-water species (0-100 m depth) with poor yolk reserves form angular folds. This provides a tool for paleocological interpretation of fossil archaeogastropods.

2.2.1 GELEGE

Bei den Gelegen der Archaeogastropoden wird in der Regel ein kugeliges Ei von einer klar durchsichtigen, meist ebenfalls kugeligen Eihülle umgeben. Das Ganze ist meist noch von einer Gallerte umhüllt. Der Eidurchmesser liegt bei Arten des flachen Wassers bei Werten zwischen 0,1 - 0,2 mm \varnothing . Bei *Scissurella costata* ist das Ei etwa 0,10 mm breit. Bisher wurden maximal 0,25 mm dicke Eier bei *Clanaculus bertheloti* (THORSON 1967) gemessen. Die Protoconchbreiten von Trochaceen aus dem tiefen Wasser vor der amerikanischen Ostküste legen aber nahe, daß mindestens bis 0,4 mm große Eier vorkommen (Tab. 2). Der Durchmesser der Eihülle ("Corion" oder Eikapsel) beträgt etwa 0,2 - 0,35 mm (bei Flachwasserformen) und kann sich während der Embryonalentwicklung verändern, indem die Hülle aufquillt. Die Gallerthülle ist ebenfalls von unterschiedlicher Dicke und kann ebenfalls aufquellen oder sich auf- und ablösen.

Die Gelege der Archaeogastropoden lassen sich in zwei Grundtypen aufgliedern, die in der Regel mit der Art der Embryonal-

entwicklung verknüpft sind. Im ersten Typ scheiden die Weibchen einzelne oder in kleinen Gruppen miteinander verklebte Kapseln aus, die mit ausströmendem Wasser ausgestoßen werden und wegdriften. Aus diesen Einzelkapseln schlüpfen in der Regel noch vor Ablauf von 24 Stunden freischwimmende Trochophoralarven oder Veligerlarven und der anschließende Teil der Embryonalentwicklung erfolgt im Plankton.

Einzelne Kapseln mit zentralem Ei, kugelliger Hülle und gallertiger Außenanlage finden wir bei *Haliotis* (LEBOUR 1937, AMIO 1963), einigen Patellaceen (LEBOUR 1937; AMIO 1963, ANDERSON 1965), bei Arten der Gattungen *Gibbula*, *Monodonta* und *Tricolia* (LEBOUR 1937, UNDERWOOD 1972) oder *Tectus*, *Turbo* und *Lunella* (AMIO 1963). *Monodonta articulata* Eier sind 0,12 - 0,14 mm breit. Bei *Gibbula divaricata* erfolgt die Eiabgabe wie bei *Monodonta articulata* ins freie Wasser hinein. Hier ist die Eikapsel retikulat verfaltet (Abb. 8a). Schon kurz nach der Herausbildung einer grünlichen Trochophora öffnet sich die Hülle und die Larve schwimmt davon.

Dem Substrat verankerte Eikapseln werden von den unterschiedlichsten Arten sezerniert. Ein sehr einfacher Typ ist bei *Diodora italica* ausgebildet (Abb. 8b). Weibchen dieser Art scheiden von April bis Juni im Bereich von Banyuls-sur-Mer gallertige Eikapseln (\varnothing 0,7 mm) aus. Im zweiten Typ werden Kapseln mit Hilfe ihrer klebrigen Gallerthülle an Substrate angeheftet und zu Gelegen zusammengefaßt. In diesen verläuft ein Großteil der Embryonalentwicklung innerhalb des schützenden Geleges ab, und es schlüpfen bereits kriechende Jungtiere, die entweder nicht mehr schwimmen oder noch kurzzeitig mit Hilfe des Velums aufschwimmen können.

Das *Diodora italica* Weibchen klebt die etwa 0,7 mm großen Kapseln mit Hilfe des Fußes dem felsigen Untergrund an, wobei in der Regel eine Anordnung zu einfachen Reihen erfolgt. Das 0,15 mm große, gelblich weiße Ei wird von einer etwa 0,3 mm breiten nicht kugeligen Eihülle umgeben, die von

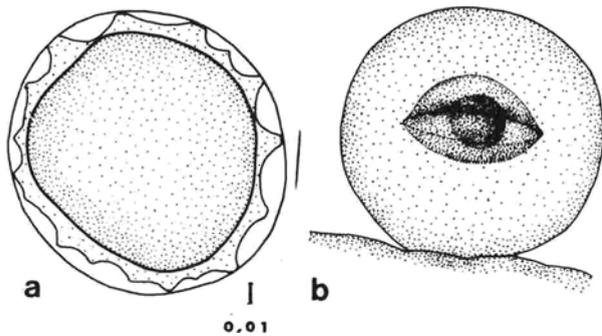


Abb. 8a. Eikapsel und Ei von *Gibbula divaricata* mit retikulat verfalteter Eikapselhülle, b. Seitenansicht einer Eikapsel aus dem Gelege von *Diodora italica*. Die Gallerthülle enthält die Eikapsel, in der das Ei liegt.

a. Capsule and egg of *Gibbula divaricata* with reticulate capsule cover, b. Egg and disc-like capsule of *Diodora italica* are enclosed in a spherical jelly mass.

einer stark konvexen und einer schwach konvexen Hälfte gebildet wird, deren Ränder sich in einer scharfen Naht treffen (Abb. 8b). Nach 7 - 8 Tagen Entwicklung schlüpfen kriechende Jungtiere, die noch ein kleines Velum besitzen und daher noch kurze Strecken frei im Wasser schwimmen können.

Bei *Scissurella costata* aus dem Mittelmeer sind die Kapseln zu Gelegen zusammengefaßt (Abb. 9). Die 100 bis 150 etwa 0,4 mm große Gallertkapseln umfassen kugelige Eihüllen von etwa 0,25 mm ϕ , mit einem etwas über 0,1 mm großen gelblichen Ei. Die Eimasse ist mit einer Seite einem Substrat, meist Algen, angeklebt und entläßt nach mehr als einer Woche Entwicklungszeit kleine, nicht mehr (oder nur für kurze Zeit) schwimmfähige kriechende Jungtiere.

Gelegepakete, die breit einer Unterlage aufgeklebt sind, beschrieb AMIO (1963, Abb. 19) von *Cantharidus japonicus*. Dieses Gelege sieht im wesentlichen wie das von *Cantharidus exasperatus* aus dem Mittelmeer aus (ROBERT 1902).

Die nierenförmigen Gelege von etwa 6 mm Breite und 12 mm Länge setzen sich aus etwa 500 Einzelkapseln zusammen, die in alternierenden Reihen zusammengefügt sind, welche ihrerseits zu engen Schlaufen zusammengelegt sind. Ein Weibchen sezerniert ungefähr 8 0,18 - 0,22 mm große Eier pro

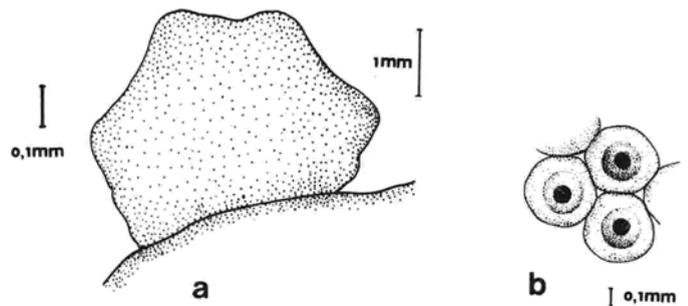


Abb. 9a. Das gallertige Gelege von *Scissurella costata* ist zu einer Kugel zusammengefügt, die an ein Substrat angeklebt wird, b. Jedes Ei von *Scissurella costata* ist von einer Eikapsel umgeben.

a. Jelly mass of *Scissurella costata* spawn, b. Each egg of this spawn is enclosed within a spherical capsule.

Minute. *Turbo radiatus* aus dem Roten Meer sowie *Gibbula adansoni* aus dem Mittelmeer besitzen ähnliche Gelege (BANDEL 1979b). Da mehrere Weibchen ihre Gelege aneinanderkleben entstehen oft große Eimassen, die besonders an Algen angeheftet werden. Ein Gelege von *G. adansoni* enthält etwa 2000 Eier von etwa 0,17 mm Durchmesser, eingehüllt in eine etwa 0,2 mm breite Kapsel.

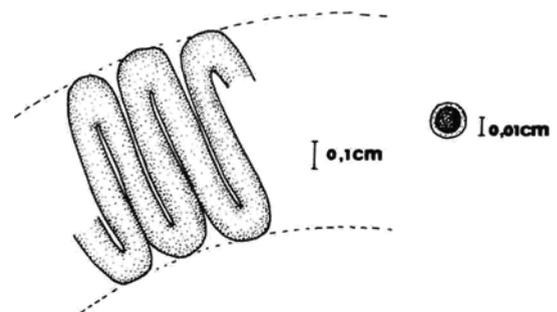


Abb. 10. Gelege und einzelne Eikapsel von *Gibbula adansoni*.

Spawn and egg capsule of *Gibbula adansoni*.

Die gallertige Gelegemasse von *Gibbula drepanensis* dagegen ist zu einem 0,5 bis 0,6 mm breiten und bis 5 cm langen Streifen geordnet, welchen in einer Links- oder Rechtsspirale von etwa 4 Windungen einem Fels- oder Pflanzensubstrat angeklebt wird. Die etwa 700 weißen Eier messen 0,15 bis 0,18 mm im ϕ und sind in etwa 0,2 mm großen Eihüllen gelegen.

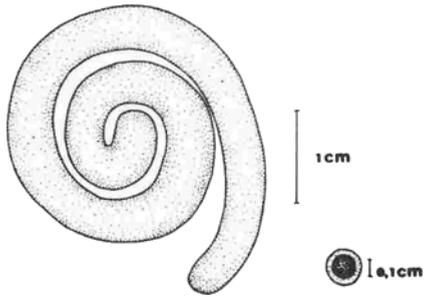


Abb. 11. Gelege und einzelne Eikapsel von *Gibbula drepanensis*.

Spawn and single egg capsule of *Gibbula drepanensis*.

Gallertige Gelege, die in den Spiralfurchen an der Unterseite der Schale von Männchen und Weibchen der Art *Clanaculus bertheloti* angeheftet sind, sind im wesentlichen so aufgebaut wie *Cantharidus*-Gelege (THORSON 1967). Nach dem Schlüpfen aus der Eihülle bleiben hier die kriechenden Jungtiere noch im Schutz der Gallerte, bis der Beginn des Sekundärgehäusebaus erkennbar ist. Dies ist ein Fall von sehr einfacher Brutpflege, in dem die Eier sich an der Unterseite des elterlichen Gehäuses entwickeln. Die Tiere verlassen das Gelege als Miniaturebenbilder der Eltern. Dies ist auch bei *Diodora granifera* der Fall. Hier verbleiben die Eier jedoch in dem Raum zwischen Fuß und Mantel des Weibchens, nachdem sie von den mit dem hereinströmenden Wasser transportierten Spermien des sich in der Nähe befindlichen Männchens befruchtet wurden. Die gelatinösen Kapseln mit 0,19 mm großen Eiern entwickeln sich im Schutze dieses Brutraumes, bis nach etwa 11 Tagen kriechende Jungtiere diesen Raum verlassen (BOGGS 1978). Brutkammern besonderer Art sind auch bei arktischen Patellaceen entwickelt (THORSON 1935, LINDBERG 1979). Hier verlassen ebenfalls fertige Miniaturnapfschnecken den Schutz des mütterlichen Gehäuses.

Einfach gerundete Gallertebänder, in denen locker verstreut etwa 0,3 mm große kugelige Eihüllen mit etwas über 0,2 mm großen gelblich-bräunlichen Eiern liegen, werden von *Tricolia speciosa*-Weibchen aus dem Mittelmeer vornehmlich auf Seegrasblättern abgelegt (Abb. 12).

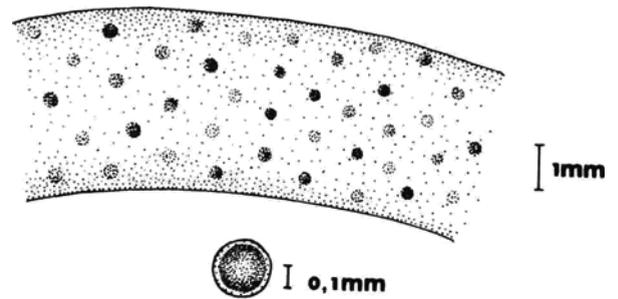


Abb. 12. Teil des Geleges von *Tricolia speciosa*. Im Gallerteband liegen die Eikapseln, die je ein Ei enthalten.

Portion of spawn of *Tricolia speciosa* with egg capsule holding one egg.

Die Gelege von *Calliostoma* beschrieben ROBERT (1902) und LEBOUR (1936).

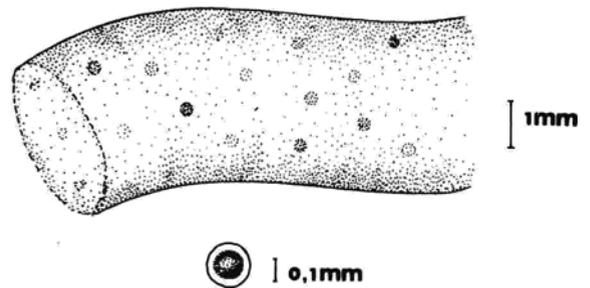


Abb. 13. Das Gallerteband des Geleges von *Calliostoma zizyphinum* enthält runde Eikapseln, in denen je ein Ei enthalten ist. Spawn ribbon of *Calliostoma zizyphinum* contains capsules with one egg each.

In der Region von Banylus-sur-Mer lebt *C. zizyphinum* im Bereich tiefer Hartgründe (Coralligen). Die Weibchen verspannen hier ihr etwa 4 mm breites und 2 mm hohes Gallerteband zwischen herausragenden Skelettstrukturen (Abb. 13). Jedes Weibchen sezerniert etwa 10 bis 35 Eier in jeder Minute und produziert so ein bis zu 1 m langes Gelege, welches etwa 1500 Eier enthält. Die bräunlichen bis gelblich-weißen Eier sind etwa 0,18 mm groß und befinden sich in einer etwa 0,2 mm großen, kugligen Eihülle, die ihrerseits von einer dicken Gallerte umgeben wird.

Calliostoma laugierii-Weibchen aus dem Mittelmeer scheiden im Mai und Juni 1 - 1,2 mm breite Gallertstränge frei ins Meer-

wasser ab, die aus in einer Reihe aneinandergeklebten Eikapseln bestehen (Abb. 14). Das etwa 0,2 mm große, kugelige, gelblich-bräunliche Ei ist von einer 0,7 - 0,8 mm großen, kugeligen Eikapsel eingeschlossen, welche ihrerseits in eine zwischen 1 und 1,5 mm Durchmesser aufweisende gallerartige Hüllmasse eingebettet ist. Die Entwicklung des Embryos verläuft innerhalb der Eihülle bis nach 7 - 8 Tagen ein kriechfähiges Jungtier schlüpft, welches mit Hilfe des meist noch vorhandenen Velums noch für kurze Strecken aufschwimmen kann.

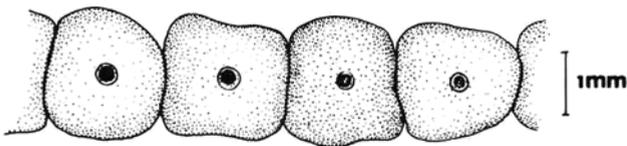


Abb. 14. Aneinandergeklebte Eikapseln von *Calliostoma laugieri*, wie sie vom Weibchen ins Wasser ausgeschieden werden und verdriften.

Drifting chain of *Calliostoma laugieri* spawn.

Ein *Calliostoma granulatum* Weibchen produziert in einem Laichgang etwa 1500 gelblich-weiße 0,18 mm große Eier. Sie liegen in etwa 0,2 mm großen, durchsichtigen Hüllen, die ihrerseits von einem etwa 2 mm dicken Gallertball umkleidet sind. Mehrere Gallertbälle (2 - 10) miteinander verklebt, werden frei ins Wasser abgegeben und verdriften. Nach über einer Woche Entwicklungszeit schlüpfen kriechende Jungtiere, die noch kurzzeitig mit Hilfe des Velums aufschwimmen können.

2.2.2 PRIMÄRGEHÄUSE-MORPHOLOGIE

Skulpturtypen

a) Glatte Schale: Nur sehr wenige Primärgehäuse von Archaeogastropoden erscheinen auch dann noch glatt, wenn man sie bei hohen Vergrößerungen (bis 5000) betrachtet. Die Fissurellaceen *Nesta candida* (Taf. 10/3) und *Puncturella* cf. *billsae* (Abb. 15) sowie die Trochaceen *Solariella lamellosa* (Taf. 3/8,10), *Margarites* cf. *cancellata*

(Taf. 7/8,11) und *Solariella actinophora* (Taf. 7/2,5) gehören hierher. Die Protoconche der drei Trochaceen sind wohlgerundet und die seitlichen Einfaltungen des Gehäuses sind einer Suture in ihrer Gestalt täuschend ähnlich. Die Größe der Gehäuse und die Breite der Protoconche weisen darauf hin, daß sich die Embryonen aus dotterreichen Eiern entwickeln und kriechend aus der Eikapsel schlüpfen. Das gleiche gilt auch für *Puncturella* cf. *billsae*, doch weist sich hier die seitliche Einfaltung deutlich aus, indem von ihr Runzeln abzweigen (Abb. 15). *Nesta candida* dagegen weist neben und unter der Einfaltung einen zugespitzt erscheinenden Innenteil des Gehäuses auf, und besitzt zudem noch einen schmalen Protoconch (Tab. 5).

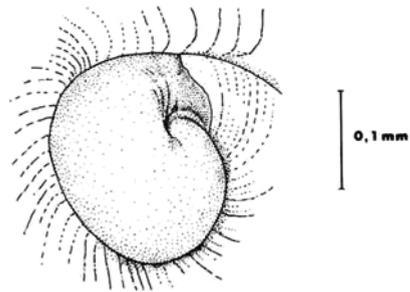


Abb. 15. Primärgehäuse von *Puncturella* cf. *billsae*, einer Fissurellacee, die in etwa 700 m Wassertiefe lebt. Die seitliche Verfaltung weist sich deutlich als solche aus, indem Runzeln und Falten von ihr ausgehen. Umgezeichnet nach rasterelektronenmikroskopischer Aufnahme.

Primary shell of *Puncturella* cf. *billsae* with lateral folds regularly rounded and wrinkles originating from them. This fissurellacean lives in about 700 m water-depth.

b) Grubenmuster: Die Fissurellacee *Puncturella profundus* weist ein Primärgehäuse auf, welches bei geringer Vergrößerung eine glatt erscheinende Oberfläche zeigt (Abb. 23b). Erst bei hoher Vergrößerung erkennt man auf ihr in regelmäßiger Anordnung etwa 1 µm breite Gruben (Taf. 11/9,12). *Fissurella angusta* (Taf. 11/7,10; Abb. 16) und *Collisella* sp. (Abb. 16) aus dem Litoral der Karibik besitzen in eine glatte Oberfläche eingetiefte, breite Gruben, die einen gro-

Ben Teil der Oberfläche des Primärgehäuses einnehmen und damit ein Netzwerk entstehen lassen. Während die gesamte Oberfläche des Primärgehäuses bei *Collisella* sp. gleichförmig mit Gruben bedeckt ist, sind diese bei *Fissurella angusta* am Innenteil des Gehäuses unter und neben der Verfaltung zu Reihen angeordnet (Abb. 21), während sie auf dem restlichen Gehäuse wie bei *Collisella* sp. ausgebildet sind (Abb. 16a).

Ein ähnliches Grubenmuster weist *Euchelus* cf. *guttarosea* auf (Taf. 6/3,6,9). Die zwischen den 3 - 4 μm breiten Gruben befindlichen Stege sind auf ihrer Oberfläche glatt. Das ist anders bei *Margarites costalis* (Taf. 6/1,4,7), einer Schnecke des tiefen und kalten Wassers, die sehr dotterreiche Eier besitzt. Hier ist bei gleicher Grubenweite die Gestalt der Stege zugespitzt und unregelmäßig ausgebildet (Abb. 16b).

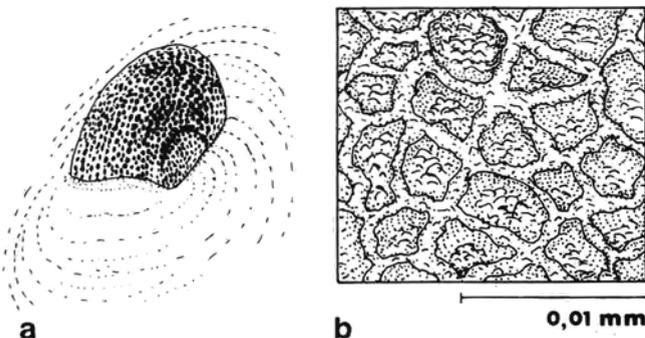


Abb. 16a. Primärgehäuse von *Collisella* sp. aus dem Litoral der Karibischen See. Umgezeichnet nach rasterelektronenmikroskopischer Aufnahme. b. Ausschnitt des Netzmusters, welches das Primärgehäuse von *Margarites costalis* bedeckt.

a. Primary shell of *Collisella* sp. from the shore of the Caribbean Sea. b. Portion of the sculpture of the primary shell of *Margarites costalis* with a net-like pattern.

Auch bei Archaeogastropoden, deren Primärgehäuse eine Grubensculptur aufweist, besitzen sowohl Arten mit dotterarmen Eiern wie *Collisella* sp. und *Fissurella angusta* (Taf. 4,5), die beide wahrscheinlich eine planktonische Phase durchlaufen, als auch Arten mit großen, dotterreichen Eiern, die kriechend ihr Gelege verlassen, wie *Margarites costalis*, einem sehr ähnlichen Skulpturtyp.

c) Feines Netzwerk: Viele Primärgehäuse von Archaeogastropoden werden von einem sehr feinen Netzwerk bedeckt. Dieses setzt sich aus rundlichen bis sechseckigen, etwa 1 μm breiten Maschen zusammen, die von mindestens 0,2 μm breiten Netzstegen umgeben werden. Dieser Skulpturtyp tritt selten allein auf und ist meist mit feinen und groben Rippen, Querstegen, Tuberkeln und Wülsten verknüpft. Die minimale Breite der Netzstege ist durch die sie mineralisierenden Aragonitkristallite vorgegeben. Die Kristallite ragen in den Netzleisten über die allgemeine Schalenoberfläche hervor, sind aber immer von einer dünnen organischen Schicht eingehüllt. Sie sind mindestens 0,2 μm breit und stellen nach außen hin verlängerte Aragonitkristalle dar, die weiter im Inneren der Schale die durchgehende Prismenschicht zusammensetzen (Taf. 3/4,5; BANDEL 1979b). Bei *Monodonta* cf. *dama* aus dem Roten Meer bedeckt ein feines Netz das ganze Primärgehäuse als einzige Skulptur ähnlich Taf. 5/8.

d) Feine Spiralleisten: *Cantharidus exasperatus* (BANDEL 1975c: Taf. 1, Fig. 1-3,7, Abb. 23c), *Gibbula drepanensis* (BANDEL 1975c, Taf. 1, Fig. 4,5,6,8; hier: Taf. 6/10,11,12), *Gibbula divaricata*, *Gibbula adansoni*, *Tegula* cf. *fasciata* (Taf. 5/10) und *Trochus* cf. *sandwichensis* (Taf. 7/3,6) besitzen neben dem feinen Netzwerk auch Spiralleisten, in denen mehrere nebeneinander gelegene Aragonitnadeln den durchgehenden oder unterbrochenen Streifenrücken bilden. Das Skulpturelement der Spiralleisten ist bei den ersten 4 dieser Arten mit Sicherheit bereits im noch unmineralisierten, rein organischen Gehäuse vorhanden (Kapitel 2.1). Erst bei der Verkalkung des Gehäuses werden die organischen Rippen von Kristalliten durchsetzt und so fixiert.

Das Muster von Spiralleisten und feinem Netzwerk ist oft innerhalb einer Art variabel ausgebildet, wie bei *Tricolia affinis* (Taf. 3/6,9,12). Dies ist ein recht allgemeines Merkmal dieses Skulpturtyps, in dem die Anzahl der Spiralleisten zwischen eins und vier schwanken und das Netzwerk zwischen den Streifen mehr oder weniger deutlich hervorgehoben sein kann. Bei

Tricola des Roten Meeres ist das Primärgehäuse mancher Individuen fast völlig glatt (Taf. 4/5) und bei *Tricola speciosa* und *Tricola* sp. (Taf. 4/2,11) vom Mittelmeer und *Tricola pullus* von Cornwall finden sich Spiralstege oft nur im apikalen Gehäuseteil. Bei all diesen Arten treten aber auch Individuen auf, deren gesamtes Primärgehäuse mit einer Spiralleisten-Netzskulptur bedeckt sind. Spiralleisten und feines Netzwerk bedecken auch die Primärgehäuseoberflächen der Arten *Gibbula magus*, *Gibbula oineraria*, *Gibbula tumida*, *Cantharidus clelandi*, *Cantharidus montagui* und *Skenea serpuloides* BABIO & THIRIOT-QUIEVREUX 1975).

e) Querstege: Netzleisten werden manchmal so verdickt, daß den Anwachszonen des Primärgehäuses folgend Querstege entstehen. Dies ist bei *Haliotis* in besonders deutlicher Weise sichtbar (Taf. 4/1,4,7,10). Hier sind die Querstege auf der inneren Seite des Gehäuses, im Bereich der neben und unter der Einfaltung gelegen ist, deutlich verbogen (Taf. 4/10). Ähnliche Skulpturelemente sind auch bei Patellaceen häufig (AMIO 1963).

Querstege sind der Skulptur des feinen Netzwerks eng verwandt und können in diese übergehen, wie die Bilder von *Diodora italica* zeigen (Taf. 2/5-7). Querstege können aber sehr kräftig ausgeprägt sein und sind dann vom feinen Netzwerk stärker abgesetzt (*Trochus dentatus* aus dem Roten Meer; Taf. 3/1,2,4,5; Taf. 5/2,6). Die kräftigen Skulpturelemente weisen einen unregelmäßigen Zickzackverlauf auf. Ihre kristalline Zusammensetzung ist deutlich zu erkennen, wenn man die organische Bedeckung mit Wasserstoffsperoxyd entfernt (Taf. 3/Fig. 4 - 5). An unbehandelten Gehäusen zeigt sich aber, daß die mineralischen Komponenten der Wülste in der Regel mit organischem Material bedeckt sind (Taf. 5/6). Querstege bedecken die Primärgehäuse der Napfschnecken *Cocculina reticulata* (Taf. 8/4,5,9), *Cocculina* cf. *spinigera* (Taf. 8/3,6), sowie den Trochaceen *Sequenzia monocingulata*, *S. megalocncha* (BANDEL 1979b: Taf. 2,4,7), und *Solariella dentifera*

und der Pleurotomariacee *Scissurella crispata* (Taf. 11/4).

f) Spiralrippen: Die Skulptur der Spiralrippen unterscheidet sich in der Dimension der Rippen sowie auch in der geringeren Variabilität der Anzahl der Rippen von der der Spiralstreifen. Einen Übergangstyp zwischen beiden Skulpturen stellen *Galeoastraea* cf. *persica* aus dem Roten Meer (Taf. 5/2,5,8), sowie auch *Emarginula tuberculosa* aus dem Mittelmeer, oder *Worthenia münsteri* und *W. coralliophila* (Taf. 12/2) aus der Trias der Dolomiten dar.

Eine enge Spiralstreifung bzw. feine Spiralberippung von 1 - 3 µm Breite tritt bei *Solariella tubula* auf (Taf. 5/1,4,7). Der enge Zusammenhang zwischen der den Untergrund bildenden Netzstruktur und den Rippen zeigt sich darin, daß die Begrenzung der Rippen durch Netzgruben gebildet wird (Taf. 5/7). Zwischen den kräftigen Spiralrippen sind bei diesem Typ der Skulptur feine, kurze Stege vorhanden, die in ihrer Richtung den Spiralrippen parallel ausgerichtet aber auch von dieser Richtung etwas abweichen können (Taf. 7/4). Ganz ähnliche Gehäuseskulpturen sind bei den Arten *Cyclostrema tortuganum*, *Arene tricarinata*, *A. cruentata* aus der Karibik, *Arene variabilis* aus Florida (Taf. 7/1,4) und *Isandia holdworthiana* (Abb. 17) vom Roten Meer entwickelt.

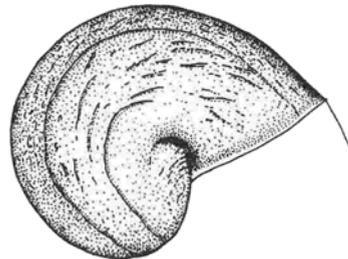


Abb. 17. Primärgehäuse von *Isandia holdworthiana* vom Roten Meer. Neben Spiralrippen treten kurze Spiralstreifen auf. Primary shell of *Isandia holdworthiana* from the Red Sea. Spiral ribs and short spirally arranged ridges are present.

Eine kräftige, regelmäßige Spiralberippung trifft man bei *Microgaza vetula* (Taf. 6/2,5,8), *Micragaza* sp. (Taf. 7/12) aus dem tiefen Wasser vor der amerikanischen Ostküste und bei *Kokenella* sp. (Taf. 12/1), einer Pleurotomariacee aus der oberen Trias der Dolomiten. Hier gehen regelmäßige Spiralstreifen einher mit der Verstärkung einzelner Elemente des feinen Netzmusters, welches den Untergrund bedeckt. Damit entstehen neben den 10 - 20 µm breiten Rippen ebenso breite, in ihrer Gestalt unregelmäßig begrenzte, oben glatte, tuberkelartige Wülste. Diese entsprechen bereits dem folgenden Skulpturtyp.

g) Tuberkel und Tuberkelwülste: Wenn sich aus der feinen Netzskulptur nur einzelne Stege in unregelmäßiger Weise durch verstärkte Einlagerung von Aragonitprismen verdicken, entsteht eine granulöse Oberfläche, wie zum Beispiel im Falle von *Microgaza vetula* (Abb. 18) in Verbindung mit Spiralrippen vorhanden ist (Taf. 6/8). In reiner Form bedeckt die Tuberkelgranulation das Primärgehäuse von *Solariella lubrica* (Taf. 5/9,11,12) und *Margarites* sp. aus dem tiefen Wasser vor der amerikanischen Ostküste, aber wohl auch das Primärgehäuse von *Emarginula münsteri* aus der oberen Trias der Dolomiten (Taf. 12/6).

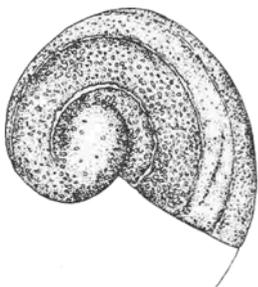


Abb. 18. Primärgehäuse von *Microgaza vetula* mit einer Mischskulptur aus Spiralrippen und Tuberkeln.

Primary shell of *Microgaza vetula* with a mixture of spiral ribs and tubercles as sculpture.

Die Übergänge von Tuberkel-Wulststruktur zur Struktur der Querstege ist fließend, da eine Ausrichtung der Wulsttuberkel be-

reits Querstege erzeugt. Aber auch zum einfachen feinen Netz sind die Übergänge fließend, und dies oft sogar innerhalb einer Art. Eine Tuberkel-Spiralrippen-Mischskulptur findet man zudem bei *Clanculus corallinus* (Taf. 3/7) aus dem Mittelmeer, bei *Solariella aegleis* (Taf. 7/10) und bei *Solariella* sp. aus dem tiefen Wasser vor der amerikanischen Ostküste.

h) Netzwerk von Spiral- und Querrippen: Ein Netzwerk welches von Spiralrippen und den Anwachszonen folgenden Rippen gebildet wird, findet man bei so unterschiedlichen Vertretern der Archaeogastropoden wie *Turbo* cf. *petholatus* (Taf. 3/3,6; Abb. 19b) *Scissurella costata* (Taf. 11/1-3) und *Fissurella nodosa* (Taf. 12/11). Während bei diesen Formen der Abstand der Radialrippen zueinander etwa gleich ist, sind die Spiralrippen auf den Schmalseiten dichter als auf den Flanken. Daher ist das Muster auf den Flanken das einer Strickleiter, auf den Schmalseiten dagegen sind quadratische Kästchen ausgebildet. Auf der Innenseite ist das Muster mehr oder weniger stark verzerrt. Die Verzerrung ist bei *Turbo* cf. *petholatus* sehr ausgeprägt (Abb. 19b), bei *Scissurella* (Abb. 19a) weniger deutlich. Bei *Fissurella* cf. *nimbosa* (Taf. 12/3) besteht das Netzwerk aus eng stehenden Spiralrippen, die in gleichförmigem Abstand zueinander verlaufen und Querelementen, die nicht zu Radialrippen vereinigt sind. Dadurch wird der Eindruck eines Netzes mit parallelen Maschenreihen hervorgerufen.

i) Radialrippen: *Scissurella costata* aus dem Mittelmeer besitzt Individuen, bei denen das Netzwerk von Spiral- und Radialrippen sehr gleichförmig und fein ausgebildet ist. Es treten aber auch Individuen auf, deren Radialrippen stärker hervortreten als die Spiralrippen. Die gleichen Verhältnisse sind bei *Scissurella* sp. aus dem Bereich hinter dem Riffkamm des Roten Meeres bei Port Sudan zu beobachten (Taf. 10/7). Bei *Scissurella cingulata* aus der Karibik (Taf. 10/9) und *Sinezoa* sp. von Lanzarote, Kanarische Inseln (Taf. 10/10; Taf. 11/5) stellen die Radialrippen das dominante Skulpturelement dar. Sie sind

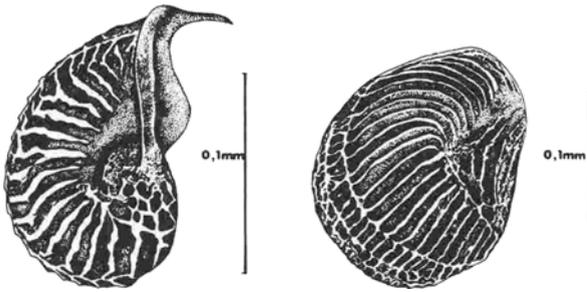


Abb. 19a. Primärgehäuse von *Scissurella* sp. (Port Sudan, Rotes Meer). Die Skulptur besteht aus Maschenwerk von Spiral- und Querrippen. b. Primärgehäuse von *Turbo* cf. *petholatus* (Port Sudan, Rotes Meer). Die Verzerrung der Maschenskulptur im Bereich der seitlichen Einfaltung ist hier besonders deutlich.

a. Primary shell of *Scissurella* sp. with a sculpture of spiral ridges crossed by transversal ribs. b. Primary shell of *Turbo* cf. *petholatus* with deformed sculptural pattern near the lateral shell folds.

stark mineralisiert und nach der Verformung des organischen Primärgehäuses sekundär durchgeprägt. Daher ist im Bereich des verzerrten Primärgehäuses die Rippenskulptur ebenfalls gleichförmig ausgebildet.

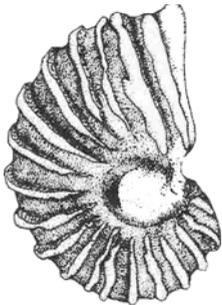


Abb. 20. Primärgehäuse von *Sinezona* sp. (Lanzarote). Die Radialberippung ist das dominante Skulpturelement.

Primary shell of *Sinezona* sp. with strong radial ribs.

j) Sechseck-Muster: Soweit bisher bekannt ist, weisen alle Arten der Gattung *Calliostoma* ein typisches Muster von regelmäßigen, meist zu Sechsecken verknüpften Stegen auf glattem Untergrund auf (JEFFREYS 1865, ROBERT 1902, LEBOUR 1936, BABIO & THIRIOT-QUIEVREUX 1975, JUNG 1975). Dieses Netzwerk wird dem Primärgehäuse aufgeprägt, wenn dieses bereits verformt ist. Dies ist

dadurch belegt, daß das organische Primärgehäuse seitlich eingefaltet wurde, dabei an der Innenseite unter der Falte ein Spitzchen ausbildete, von welchem Runzeln ausgehen, die die Einfaltung überschreiten (Taf. 9/9,11), und daß das Netzwerk der Skulptur keine Verformung an der Gehäuseinnenflanke zeigt, sondern überall gleichartig ausgebildet ist (Abb 23a).

Bei *Calliostoma granulatum* (Taf. 9/1,9) und *C. laugierii* (Taf. 9/6-8) beträgt die Maschenweite des Netzes bis zu 23 μm und bei *C. laugierii* 12 - 15 μm . Die Netzstreifen sind immer massiv verkalkt (Taf. 9/12), sie sind bei *C. granulatum* 4 - 5 μm und bei *C. laugierii* etwa 10 μm breit. Da das Gehäuse von *C. granulatum* etwas breiter ist als jenes von *C. laugierii* und die Wülste schmaler sind, erscheint das Maschenwerk hier enger. Den Abschluß des Primärgehäuses bildet in der Regel eine Aperturverdickung, die aber auch ausfallen kann (Taf. 9/6).

Calliostoma cf. *fascians* von der amerikanischen Ostküste (Taf. 9/4,12) weist ein noch feineres Netz auf, sodaß hier auf die Flankenbreite 12 - 14 Maschen auftreten können (8 bei *C. granulatum*, 6 bei *C. laugierii*). *Calliostoma* cf. *jujubinum* von der Karibik (Taf. 9/5) weist Maschen auf, die jenen von *C. laugierii* ähneln, jedoch schmalere Stege aufweisen. *Calliostoma zisyphinum* - Primärgehäuse (Abb. 23a) dagegen ähneln mehr denen von *C. granulatum*. Das Netzwerk kann sich, wie im Falle von *C. cf. jujubinum* bis auf den Rand des Aperturringes fortsetzen. Da dieser nach Ablösung des Mantelrandes und der Verformung des organischen Primärgehäuses angefügt wurde, ist erwiesen, daß die Verkalkung des Gehäuses ziemlich spät erfolgt. Bei *Calliostoma* liegt wohl ein ähnlicher Fall vor wie bei *Scissurella/Sinezona*, wo die Skulpturelemente der Radialrippen ebenfalls sekundär dem verformten Gehäuse aufgeprägt werden.

Diskussion der Skulptur des Primärgehäuses

Aus der Beschreibung der Typen der Skulptur geht deutlich hervor, daß diesem Merkmal des Primärgehäuses, von wenigen Ausnahmen

abgesehen, wenig Wert bei der systematischen Unterteilung der Archaeogastropoden zukommt. Mit der Ausnahme des bei *Calliostoma* entwickelten Typs kommen alle anderen Skulpturtypen in den unterschiedlichsten systematischen Einheiten der Archaeogastropoden vor. Obwohl die Muster der Skulptur recht gut fossilisierbar sind (Taf. 12/1,2,6), können sie nicht zur systematischen Unterteilung der Archaeogastropoden benutzt werden. Selbst so charakteristische Formen wie Netzmaschen, Strickleiterberippung oder Spiralrippen sind gleichermaßen bei Pleurotomariaceen, Fissurellaceen und Trochaceen anzutreffen. Der Primärgehäuseskulptur kann also nicht der gleiche systematische Wert zugemessen werden wie der Gestalt des Adultgehäuses oder der Morphologie und Anzahl der Radulazähne im Radulaband. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den Verhältnissen, wie sie bei höheren Prosobranchiern vorhanden sind. Bei Meso- und Neogastropoden spiegelt die Skulptur des Embryonalgehäuses als Veliger schlüpfender Arten durchaus die systematische Stellung ihres Trägers wider (BANDEL 1975a).

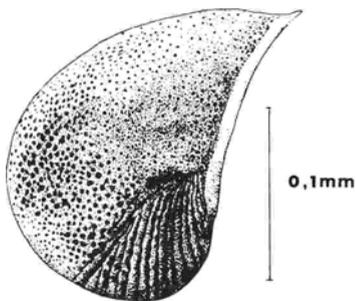


Abb. 21. Primärgehäuse von *Fissurella angusta* aus dem Litoral der Karibik mit Grubenmuster, welches im Bereich unter der Einfaltung durch die Verformung des organischen Gehäuses vom restlichen Gehäuse abgesetzt wurde. Eine Aperturrandverdickung wurde nach Verformung des organischen Gehäuses und vor der Verkalkung des Gehäuses angefügt.

Primary shell of *Fissurella angusta* from the shore of the Caribbean Sea with an apertural ridge and sculptural differences of the shell caused by secondary deformation.

Die große Flexibilität der Primärgehäuseskulptur ist wahrscheinlich das Ergebnis

eines recht einfachen Vorganges: Dieser besteht darin, daß die primäre, organische Schale durch Aragonitnadeln der gleichen Dimension mineralisiert wird. Drei Stufen der Gehäuseausbildung spielen hierbei eine Rolle:

Zum ersten wird ein rein organisches Gehäuse ausgeschieden. Dieses besteht aus einer netzartigen Verflechtung von organischen Fibrillen und Schichten, die eine Maschenweite von etwa 1 μm besitzt. Das Gehäuse wird allein von den Drüsenzellen des Mantelrandes ausgeschieden und bleibt mit ihnen ununterbrochen verbunden. Das organische Primärgehäuse kann unterschiedlich dick sein, von Längs- und Querskulpturen bedeckt sein und bleibt verformbar.

Zum zweiten wird das rein organische, planispiralsymmetrische Gehäuse in unterschiedlich intensiver Weise verbogen. Hierbei verstärkt sich die Außenkrümmung und die Innenseite der Schale wird gleichzeitig nach innen gezogen, dabei lokal gestaucht und gezerzt. Dadurch wird der unter der Apertur gelegene Gehäusebereich besonders stark deformiert. Im Anschluß an die Deformierung kann manchmal noch ein organischer Wulst im Bereich der Apertur ange-setzt werden.

Zum dritten wird das organische Gehäuse durch Aragonitprismen von etwa 0,2 μm Durchmesser verkalkt. Bei der Mineralisierung ersetzen und durchsetzen die Kristallite parallel zueinander und senkrecht zur Gehäuseoberfläche das organische Material indem sie dessen Netzstruktur als Matrix nutzen. Im einfachsten Fall werden dabei Netzleisten von Kristalliten stärker durchdrungen als das Material der dazwischenliegenden Netzmaschen. Die Kristallite dringen damit weiter auf die Oberfläche vor, wo Netzleisten vorgegeben sind. Rippen in der organischen Schale werden wie die Netzleisten völlig von Kristalliten eingenommen. Die Verformung der Skulptur und Textur des organischen Gehäuses wird meist durch die Mineralisierung einfach abgezeichnet. Die Intensität der Mineralisierung der äußersten Gehäuseschicht bestimmt in der

Regel das endgültige Gehäusemuster. Daher zeigen die meisten Mustertypen Übergänge. Bei einigen Arten von *Scissurella* und bei *Sinezona* wird allerdings ein bestimmter Skulpturtyp, nämlich die Radialrippen, noch über die vom organischen Gehäuse vorgegebene Gestalt hinaus verändert. Hier prägt sich ein Muster durch, welches zwar dem Skulpturtyp noch weitgehend folgt, aber die Verformung des Gehäuses nicht beachtet. Das Gehäuse ist nach der Mineralisierung starr.

Die drei Prozesse, die die Skulptur des Gehäuses formen, liegen offensichtlich eng beieinander, so daß innerhalb der größeren Archaeogastropoden-Gruppierungen alle Skulpturtypen durch nur leichte Abänderungen im Bauplan der organischen Schale durch unterschiedlich starke Verformung und Verlauf der Verkalkung abgeändert werden konnten. Hierin unterscheiden sich die Archaeogastropoden wesentlich von den höheren Prosobranchiern.

Von den vorher geschilderten Skulpturtypen ist die Sechseckskulptur von *Calliostoma* stark unterschieden. Morphologische Übergänge zu den anderen Skulpturtypen der Archaeogastropoden sind im Grubenmuster besonders von *Collisella* sp. vorhanden. Hinsichtlich der Kristallstruktur der Netzstege unterscheidet sich *Calliostoma* von anderen Archaeogastropoden. Bei den normalen Skulpturelementen sind die Kristallite immer nadelig, einander parallel, und der Durchmesser der Einzelnadeln ist nicht größer als $0,2 \mu\text{m}$. Bei *Calliostoma* dagegen ist die Ausrichtung der Kristallite nicht parallel zueinander, und die Kristallite können auch größere Durchmesser zeigen. Vergleichbar mit dem Hexagonmuster bei *Calliostoma* sind Skulpturbildungen bei ganz anderen Mollusken, wie etwa der Pteropode *Peraclis* (Opisthobranchier) (Abb. 22) oder der Bohrmuschel *Gastrochaena*. Bei der freischwimmenden Flügelschnecke wie auch der in Korallen bohrenden Muschel wird das Netzwerk aber auf der Außenseite des Gehäuses abgesetzt, indem sich der Mantel über die Außenseite legt. Bei *Calliostoma* sind die Kristallrippen jedoch von innen

her in die organische Schale hineingesproßt, durchsetzen diese jedoch ohne Rücksicht auf vorgegebene Muster des organischen Primärgehäuses oder seine Verformung. Das letztere, zwar schon in Ansätzen bei den Radialrippen von *Scissurella* und *Sinezona* der Fall, ist auch bei *Collisella* sp. zu beobachten.

Es ist durchaus möglich, daß die Bildung von Sechsecknetzmustern bei *Calliostoma* demselben Grundschema folgt, wie die so ähnlichen Bildungen bei *Peraclis* und *Gastrochaena*. Hierbei muß die formgebende Leistung vom Mantelgewebe erbracht werden, welches das Netzwerk auf der Schalenoberfläche (innen bei *Calliostoma*, außen bei *Peraclis* und *Gastrochaena*) vorformt.

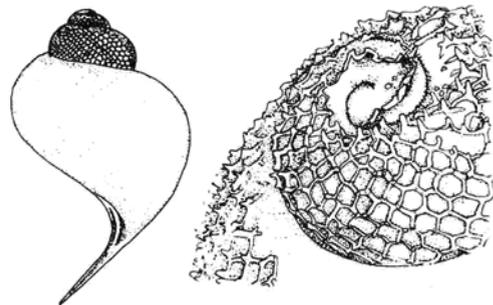


Abb. 22. Das Gehäuse der Pteropode *Peraclis* zeigt ein retikulantes Muster (a), welches sekundär von außen aufgesetzt wurde (b).
Shell of the pteropod *Peraclis* with a reticulate sculpture, that has been secondarily deposited on its outer surface.
a. general view; b. close-up.

Größe und Gestalt des Primärgehäuses: Die Gestalt des Primärgehäuses entspricht einer sekundär in die Trochospirale gezwungenen, primär symmetrischen Schale. Bei einigen Patellaceen kann die Trochospirale wieder aufgehoben werden (Kapitel 2.4), dann bleibt aber doch die Verformung des wenig aufgewundenen Gehäuses in ein stärker gekrümmtes Gehäuse erhalten (Taf. 8/4,6,10,11) Hierbei ist es nicht wesentlich, ob die Entwicklung sich im Inneren einer Eikapsel vollzieht, oder ob eine freischwimmende Larve eingeschaltet ist (BANDEL 1979b). An der Gehäusegestalt ist das nicht zu erkennen, sehr im Gegensatz zu den Verhältnissen

	Protoconch Breite (mm)	Primärgehäuse Breite	Skulptur
<i>Calliostoma jujubinum</i>	0,19	0,34-0,35	Sechseckmuster
<i>Calliostoma cf. fascinans</i>	0,25	0,49	Sechseckmuster
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0,20	0,41	Sechseckmuster
<i>Calliostoma laugierii</i>	0,21	0,37-0,43	Sechseckmuster
<i>Calliostoma granulatum</i>	0,26	0,45	Sechseckmuster
<i>Tegula cf. fasciata</i>	0,12-0,13	0,25	Spiralstreifen u. Netz
<i>Monodonta cf. dama</i>	0,11	0,21	Netz
<i>Gibbula umbilicaris</i>	0,12	0,23	Spiralstreifen u. Querstege
<i>Cantharidus exasperatus</i>	0,14-0,16	0,23-0,29	Spiralstreifen u. Netz
<i>Trochus sandwichensis</i>	0,12	0,19-0,20	Spiralstreifen u. Netz
<i>Stomatella varia</i>	0,16-0,17	0,23	Querstege
<i>Clanculus corallinus</i>	0,12-0,16	0,24-0,28	Spiralrippen u. Netz
<i>Clanculus pharaonis</i>	0,12	0,19-0,22	Spiralrippen u. Netz
<i>Trochus dentatus</i>	0,12	0,26	Querstege
<i>Turbo cf. petholatus</i>	0,16	0,20	Kästchenmuster
<i>Galeostraea cf. persica</i>	0,12	0,21	Spiralrippen u. Netz
<i>Arene variabilis</i>	0,14	0,24-0,25	Spiralrippen
<i>Arena tricarinata</i>	0,15	0,25	Spiralrippen
<i>Arene cruentata</i>	0,11-0,12	0,25	Spiralrippen
<i>Cyclostrema tortuganum</i>	0,11-0,12	0,22-0,24	Spiralrippen u. Netz
<i>Isandia holdsworthiana</i>	0,08	0,19	Spiralstreifen u. Netz
<i>Astraea cf. phoebia</i>	0,12	0,33	?
<i>Tricolia affinis</i>	0,09	0,16-0,17	Spiralstreifen u. Netz
<i>Tricolia pulla</i>	0,12	0,17-0,22	Netz und glatt

Tab. 1. Trochaceen aus dem flachen Wasser. Ein kräftiger Aperturring ist fast immer entwickelt und die seitliche Einfaltung des Primärgehäuses erzeugt überall eine zugespitzt erscheinende Innenseite.

Trochaceans from shallow water. An apertural ridge is developed in most cases and all have a lateral fold that appears pointed.

bei den höheren Gastropoden (BANDEL 1975a, b, c).

Die Meinung von FRETTER & GRAHAM (1962), daß Archaeogastropoden während ihrer Embryonalentwicklung in der Regel eine planktonische Phase durchlaufen, trifft nicht zu. Damit ist auch FIORONI's (1966) Annahme, daß *Gibbula*-Arten und Verwandte (hier sind wohl Trochaceen des litoralen Bereichs des Mittelmeeres gemeint) alle rasch als Veligerlarven schlüpfen, nicht aufrecht zu erhalten, wie aus Kapitel 2.1 hervorgeht, in dem 3 solcher "*Gibbula*" Arten mit kriechend schlüpfenden Jungen vorgestellt werden. Auch meinte FIORONI, daß hinsichtlich Gelegebau, Schlüpfzustand und Entwicklungsweise der Trochaceen große Unterschiede zu primitiveren Archaeogastropoden (z.B. Patellaceen) bestünden. Auch dies kann nicht bestätigt werden. Es ist vielmehr so, daß innerhalb der Archaeogastropoden diese Verhältnisse ziemlich gleichförmig sind, und es besteht Anlaß anzunehmen, daß gerade die Patellaceen hier mit einigen ihrer Vertreter sich etwas vom normalen Entwick-

lungsweg entfernt haben (siehe Kapitel 2.2.1 und 2.4).

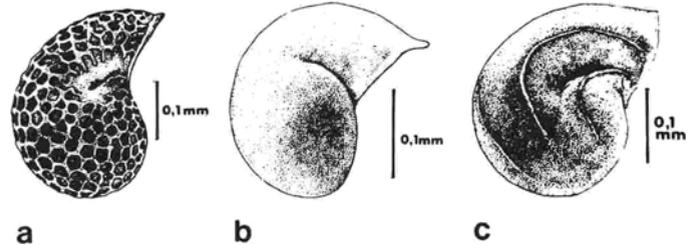


Abb. 23a. Primärgehäuse von *Calliostoma zizyphinum* aus dem Litoral des Mittelmeeres (bis 30 m Tiefe) von Banyuls-sur-Mer. Die Skulptur besteht aus einem Hexagonnetzwerk von Rippen auf glattem Untergrund und ist durch die Einfaltung nicht verformt. Unter der Einfaltung ist ein Spitzchen ausgebildet. b. Primärgehäuse von *Puncturella profunda* aus 300 bis 700 m Tiefe vor der Ostküste Floridas. Die Skulptur besteht aus einem feinen Grubenmuster auf glattem Untergrund. Unter der seitlichen Einfaltung ist das Gehäuse wohlgerundet. c. Primärgehäuse von *Cantharidus exasperatus exasperatus* aus dem Litoral von Banyuls-sur-Mer (0 - 2 m Tiefe) mit Spiralstreifen aus feinem Netzmuster. Unter der Einfaltung ist ein Spitzchen ausgebildet. Die Skulptur ist durch die Einfaltung verformt.

a. Primary shell of *Calliostoma zizyphinum* from shallow water with undeformed hexagonal pattern and pointed lateral fold. b. Primary shell of *Puncturella profunda* from 300 to 700 m depth with a pattern of grooves on smooth background. The lateral folds are well rounded. c. Primary shell of *Cantharidus exasperatus exasperatus* from shallow water with spiral ribs which are deformed by the lateral folds. The fold forms a pointed inner flank.

In der Art der Verformung des organischen Primärgehäuses läßt sich nur ein Unterschied erkennen: Formen bei denen die Einfaltung sehr regelmäßig gerundet ist und andere, bei denen die Einfaltung nicht gerundet ist. Wie Tabelle 2 zeigt, tritt eine wohlgerundete Gestalt der unter der Verformung gelegenen Innenflanke des Gehäuses vornehmlich bei solchen Trochaceen auf, die in tiefen Meeresbereichen leben. Zugespitzte Formen treten dagegen bei den flachwasserbewohnenden Trochaceen besonders reichlich auf (Tab. 1). Dabei ist es gleichgültig, ob sich bei letzteren die Embryonen vollständig in der Eikapsel entwickeln oder ob sie einen Teil ihrer Entwicklung freischwimmend vollziehen. Da die Verformung des Gehäuses

sich auf dem Eingeweidessack als Widerlager vollzieht, ist als Urheber der gerundeten oder zugespitzten Gestalt des inneren Gehäuseteils der Gehalt an Dotter im Eingeweidessack ausschlaggebend. Es besteht demnach die ganz allgemeine Regel, daß Tiefwassergastropoden dotterreiche Eier besitzen und Flachwassergastropoden weniger Dotter aufweisen. Damit erfolgt die Verformung des Primärgehäuses bei Tiefwasserformen auf einem prall gefüllten Eingeweidessack, bei Flachwasserformen auf weniger voluminösem Eingeweidessack. Daher ist auch anzunehmen, daß die Embryonalentwicklung der Tiefwasserformen auf Grund des Dotterreichtums etwas langsamer verläuft als die der Flachwasserarten und daß zudem die Jungtiere mit einer größeren Dotterreserve versehen schlüpfen. Da aber die Gehäusegestalt hinsichtlich der Rundung des Innenteils nicht von der systematischen Zugehörigkeit abhängt, sondern vom Lebensort, ist dieses Merkmal auch nicht systematisch verwertbar. Für palökologische Ausdeutungen einer Archaeogastropodenfauna kann sich dieses Merkmal aber als sehr wertvoll erweisen.

	Protoconch Breite (mm)	Breite (mm)	Primärgehäuse Skulptur	Tiefe (m)
Margarites costalis	0,33	0,58-0,62	Gruben	200
Margarites sp.US-Küste	0,11	0,21	Tuberkel	250
Margarites cf.cancellata	0,17	0,36	glatt	200-300
Solariella actinophora	0,35-0,40	0,57-0,64	glatt	800-2100
Solariella lamellosa	0,16-0,17	0,36	glatt	700-800
Solariella lubrica	0,12	0,28	Tuberkel	260
Solariella tubula	0,14-0,16	0,25-0,30	Spiralrippen	250
Solariella sp.US-Küste	0,33	0,48	Spiralrippen	800-2100
Solariella cf.actinophora	0,14-0,15	0,30	Spiralrippen	100-250
Solariella dentifera	0,18	0,31-0,38	Querstege	800
Solariella aegleis	0,16	0,34	Spiralrippen	100-250
Solariella cf.lacunella	0,15	0,34	Spiralrippen	150-200
Sequenzia monocingulata	0,16-0,17	0,30-0,36	Querstege	120-900
Sequenzia megalococoncha	0,19-0,20	0,34-0,35	Querstege	?
Microgaza vetula	0,35	0,59-0,67	Spiralrippen	550
Microgaza sp.US-Ost-Küste	0,18-0,20	0,29-0,36	Spiralrippen	800
Euchelus cf.guttarosea	0,21	0,33	Gruben	500
Ganesa granigyra	0,10	0,19	Tuberkel	200

Tab. 2. Trochaceen aus dem tiefen Wasser. Allen gemeinsam ist die regelmäßig gekrümmte, seitliche Einfaltung und der dünne Aperturring am Primärgehäuse.

Trochaceans from deep water. All show a well rounded regular lateral fold and a thin apertural ridge.

	Protoconch Breite Form mm		Primärgehäuse Breite mm	Skulptur
Pterotrochus hirasei	0,23	rund	0,3	Querstege
Pleurotomaria sp.,Japan	0,45	rund	0,7	Querstege
Worthenia münsteri	0,10	rund	0,18	feine Netz-u. Spiralrippe
Worthenia coralliophila	0,08	spitz	0,15	Querstege u. Spiralrippe
Kokenella sp.,Dolomiten	0,07	rund	0,13	Spiralrippen
Haliotis tuberculata	0,18	spitz	0,28-0,30	Querstege
Haliotis lamellosa	0,15	spitz	0,23	Querstege
Scissurella umbilicata	0,10	spitz	0,21-0,23	Querstege
Scissurella crispata	0,11	spitz	0,28	Querstege
Scissurella costata	0,09	spitz	0,16-0,18	Kästchenmuster
Scissurella cingulata	0,08	spitz	0,16-0,18	Radialrippen
	0,11			
Scissurella sp.,Port Sudan	0,07	spitz	0,13-0,14	Kästchenmuster
Sinezona sp.,Lanzarote	0,08	spitz	0,16-0,18	Radialrippen
Sinezona rimuloides	0,09	spitz	0,17	Radialrippen

Tab. 3. Pleurotomariaceen.

Pleuromariaceans, dimensions of the protoconchs and sculpture of the primary shells.

2.3 GEGENÜBERSTELLUNG DER ERGEBNISSE MIT DEM GARSTANG-CROFT'SCHEN ENTWICKLUNGSMODELL FÜR ARCHAEOGASTROPODEN - CRITICAL EVALUATION OF THE GARSTANG-CROFTS' MODEL OF GASTROPOD BODY TORSION

Torsion of the gastropod body is usually interpreted in the way suggested by GARSTANG (1928) and elaborated by CROFT (1937, 1955) using embryogenesis of some archaeogastropods. The generally expressed opinion in literature is that torsion came about because a free swimming bilaterally symmetrical plankton feeding larva could not retract its head into its mantle cavity. In order to do so it had to tort its body by 180°. Left and right retractor muscles supposedly appear at different times due to stretching of twisted muscle fibres while shell growth continued. This is erroneous and the course of events follows very different lines. a) The termination of shell secretion and the detachment of gland cells from the margin of the primary conch in a free swimming larva coincides with the moment at which the bilaterally symmetrical body can be totally retracted into the shelter of its shell. b) The veliger of archaeogastropods has no mantle cavity (pallial cavity) and

thus cannot retract into it. c) The visceral mass is connected to the shell by two muscles which are both functional from their time of appearance onward. d) Torsion of the visceral mass is caused by differential growth of epithelial cells and not related to muscle activities. e) The trochospiral coiling of the gastropod is not an adaptation for the swimming larva but rather for the crawling benthic animal as an aid to stabilize the shell over the head-foot. f) The muscle pair is utilized as a retractor and together with other minor muscles it accomplishes the deformation of the shell. g) After deformation of the bilaterally symmetrical shell into trochospiral shape the left muscle is resorbed and the right used as columellar muscle. h) The shell is mineralized after deformation. Deformation completes torsion so that the foot comes into the correct position needed for crawling. i) The primary shell is completed when the mantle detaches from its edge. Further shell growth is resumed only after establishment in the benthos. j) Archaeogastropod veligers do not feed during free swimming phases, only after becoming benthic. Embryonic food is provided by egg yolk only and a true larval phase ending with metamorphosis is not developed.

Bei der Deutung des Übergangs von hypothetischen, bilateralsymmetrischen Urgastropoden zu Gastropoden, spielt der Vorgang der Einrollung oder Verdrehung des Eingeweidetasches gegenüber dem Fuß-Kopf-Bereich (Torsion) eine zentrale Rolle. Hierbei soll die hypothetische Urschnecke ihre Mantelhöhle, und damit auch die in dieser liegenden Kiemen, hinten getragen haben. Durch die 180-Grad-Drehung des Weichkörpers um seine Achse soll die Mantelhöhle aber nach vorne über den Kopf-Fuß-Bereich gebracht worden sein. Durch diesen Vorgang soll aus der Urschnecke die Schnecke geworden sein.

Es ist besonders ein Deutungsversuch dieses hypothetischen Vorganges, der großen

Einfluß gehabt hat und wort- und schriftgewaltige Vertreter gefunden hat, so daß er heute weitgehend die Lehrbuchvorstellung dominiert. Es handelt sich um die Torsionstheorie GARSTANG's (1928). FRETTER (1969) drückt das frei übersetzt etwa so aus: "Unser Konzept vom Übergang von einem hypothetischen Vorgastropoden zu einem echten Gastropoden mit seiner vorne gelegenen Mantelhöhle basiert auf GARSTANG's Theorie, nach der die Torsion in der Larve vor sich ging und in die Erwachsenen fortgetragen wurde". GARSTANG's Theorie wurde im folgenden von CROFTS (1937, 1955) im Detail und am Beispiel einer Reihe von Archaeogastropoden ausgearbeitet und modifiziert. GARSTANG ging davon aus, daß die Drehung des Weichkörpers innerhalb der Schale als eine Anpassung der freischwimmenden Schneckenlarve zu deuten ist. Die Larve einer hypothetischen Urgastropode soll demnach ein symmetrisches Gehäuse besessen haben, in welchem ein ebenso symmetrischer Weichkörper mit einem Retraktormuskelpaar verankert war. Wollte sich diese Larve in den Schutz ihres Gehäuses begeben, so konnte sie das nur tun, indem sie sich in die Mantelhöhle zurückzog. Da sich der Hohlraum der Mantelhöhle aber neben der Innenlippe des Gehäuses befunden haben soll, konnte die Larve nur ihren Fuß beschützen, während der Kopf ungeschützt draußen bleiben mußte. Durch einen einzigen Mutationsschritt (Makromutation) sei nun das Retraktormuskelpaar derart umgestaltet worden, daß nur noch ein Muskel den Fuß-Mantel-Bereich bedient, der zweite den Kopf-Velum-Bereich. Zudem soll im gleichen Zuge der eine Muskel mit seinem Ansatz an die Schale nach vorne rücken und der andere nach hinten. In dem Augenblick, wo die Muskeln ihre Aufgaben übernehmen könnten, und sich zusammenzögen, würde der Vorderteil der Larve gegen den Hinterteil um 180 Grad verdreht. Damit wäre die Mantelhöhle nach außen gerückt. Die den Schutz der Schale aufsuchende Larve könnte ihren Kopf in die Mantelhöhle zurückziehen, der in GARSTANG's Vorstellung weniger verletzte Fuß müßte jedoch auch weiterhin draußen vor dem Gehäuse verbleiben. Die hypothetische Drehung des Weichkörpers in der Schale, die alleine dem Schutz des Kopfes

der Larve dienen sollte, würde dann, GARSTANG's Vorstellung zufolge, nicht mehr rückgängig gemacht, und die Schnecke müßte in der weiteren Entwicklung ihres Körpers mit den Auswirkungen dieser Drehung fertig werden.

THOMPSON (1957) hob hervor, daß GARSTANG's Theorie von zwei Voraussetzungen ausgeht. Erstens, daß beim Rückzug des Velums in die Schale es die Mantelhöhle ist, die den Kopf aufnimmt, und zweitens, daß der Kopf einer Gastropodenlarve verletzlicher ist, als ihr Fuß. Beide Voraussetzungen, so zeigte THOMPSON, sind nicht richtig. Zum ersten zieht sich der Mantelrand ebenso weit in die Schale zurück, wie der Kopf, wenn der Retraktormuskel wirksam wird, und damit bleibt das Velum auch im Inneren des Gehäuses vor und außerhalb der Mantelhöhle gelegen. Zum zweiten existiert kein Unterschied in der Verletzbarkeit zwischen Fuß und Velum. Verletzungen an beiden haben für die winzige Larve die gleichen, fatalen Folgen. Ausgehend von Opisthobranchier- und Mesogastropodenlarven kommt THOMPSON daher zu dem Schluß, daß GARSTANG's Theorie damit die Basis entzogen sei.

Obwohl man sich den Überlegungen THOMPSON's getrost anschließen kann, sollen hier dennoch einige Argumente aufgeführt werden, die für die Nichtanwendbarkeit des GARSTANG'schen Modelles für die Gastropodenphylogenese sprechen. Dies erscheint insofern notwendig, als zum Beleg für die Anwendbarkeit von GARSTANG's Theorie in der Literatur immer wieder die Arbeiten von CROFTS (1929, 1937, 1955) herangezogen werden, die sich alle auf Archaeogastropoden beziehen. CROFTS beschäftigte sich vornehmlich mit der Ontogenese von *Haliotis*, erweiterte aber ihre Untersuchungen auf *Patella*, *Patina* und *Calliostoma*. Ihre Ergebnisse wurden von FRETTER & GRAHAM (1962) sehr im Detail nacherzählt und nachvollzogen. CROFTS kam bei ihren Untersuchungen zu dem Schluß, daß die GARSTANG'sche Idee im großen und ganzen richtig sei und nur etwas modifiziert werden müsse.

Aus den Angaben CROFTS wird klar, daß

die einzelnen Schritte der Entwicklung von *Haliotis* in ihrem zeitlichen Ablauf ganz ähnlich vor sich gehen, wie dies bei *Gibbula divaricata* beobachtet werden konnte. Zudem ist das Primärgehäuse von *Haliotis* (Taf. 4/7) dem von *Gibbula* sehr ähnlich (Taf. 6/10-12). CROFTS beobachtete auch, daß die Embryonalentwicklung von *Calliostoma* im wesentlichen der von *Haliotis* gleicht, und daß nur eine zeitliche Verschiebung der einzelnen Entwicklungsschritte zu verzeichnen ist. Eigene Untersuchungen an *Calliostoma* haben gezeigt, daß bei Vertretern dieser Gattung die Embryonalentwicklung im wesentlichen so abläuft, wie sie im Falle von *Cantharidus exasperatus* hier geschildert ist.

Haliotis tuberculata verläßt den Schutz der Eihülle nach etwa 13 Stunden als Trochophora. Die Ausglättung des Gewebes der Schalendrüse beobachtete CROFTS bei 14 Stunden alten Embryonen. Sie beschrieb auch, daß die erste uhrglasförmige, dann napfförmige, nicht mineralisierte Schale mit dem Mantelrand fest verbunden ist. Nicht gesondert vermerkt wurde von CROFTS, wie auch FRETTER & GRAHAM (1962) und FRETTER (1965, 1972), daß es vor der Differenzierung des Mantelrandes (nach 24 Stunden Entwicklung) zur Ablösung des Gehäuseandes von den Mantelrandzellen kommt. Die Schale von *Haliotis* ist in diesem Stadium symmetrisch und nautiloid in ihrer Gestalt. CROFTS beobachtete allerdings bereits in diesem Stadium der Entwicklung die Existenz einer Mantelhöhle, die aus einem Spalt zwischen Mantelrandwulst und Fuß bestehen soll. In Wirklichkeit handelt es sich hierbei jedoch nur um eine Einengung des Vorderteils des Weichkörpers an der Basis des Velums. Der Fuß ist zu diesem Zeitpunkt nur eine kleine Ausbeulung in diesem Bereich. Zwischen Mantelwulst und Fußanlage bildet sich ein Spalt nur dann, wenn der Körper sich in die Schale zurückzieht. Das ist aber CROFTS zufolge dem Embryo in diesem Entwicklungsstadium noch gar nicht möglich. Eine Mantelhöhle, die diesen Namen verdient, entsteht im Archaeogastropodenembryo erst am Ende der Embryonalentwicklung, wenn das bereits kriechende Tier sein

Dotterreserven weitgehend aufgebraucht hat und selbst Nahrung aufnimmt. Das betrifft auch *Haliotis*, wie aus der Beschreibung dieses späteren Entwicklungsstadiums bei CROFTS (1955) und FRETTER & GRAHAM (1962, Fig. 228) ersichtlich wird.

Die Verankerung des Eingeweidesackes an der Schale erfolgt bei *Haliotis* wie bei den beschriebenen Trochaceen an zwei Stellen, einer in der linken Mitte und einer anderen an der rechten Seite. Allerdings beobachtete CROFTS, daß nur an der linken dieser Anheftungen sich auch Muskelzellen ausdifferenzieren, während an der rechten Anheftung zunächst nichts passiert. Diese Beobachtung übernahmen FRETTER & GRAHAM widerspruchslos. CROFTS (1955) bemerkte auch bei *Calliostoma*, *Patella* und *Patina* eine gleichartige Anheftung des Eingeweidesackes mit der Primärschale, wie sie bei *Haliotis* entwickelt sein soll.

CROFTS zufolge drückt der linke Retraktormuskel den Eingeweidesack an die rechte Seite. Durch diese Verlagerung entsteht ein ziemlich großer, freier Raum zwischen Weichkörper und Schaleninnenseite. Diesem Raum messen FRETTER & GRAHAM die Möglichkeit zu, eine Gasblase aufzunehmen. Durch diese soll die Veligerlarve beim Schweben im Plankton unterstützt werden. Die wahre Funktion des Raumes wird klar, wenn man beobachtet, daß die Gastropodenlarve den Schutz, den ihre Schale gewähren kann, auch nutzt, und sich in sie zurückzieht. Damit ist auch GARSTANG's Vorstellung nicht mehr verwertbar, da keine Drehung des Weichkörpers nötig ist, um das vorhandene Exoskelett nutzen zu können.

CROFTS hat ihre Beobachtungen bei *Haliotis*-Larven wahrscheinlich an fixiertem Material durchgeführt. Hätte sie lebende Veligerlarven mit gerade fertiggestellter Schale unter dem Mikroskop beobachtet, so wäre ihr aufgefallen, daß diese Schale auch gleich ihrer Aufgabe überstellt wird. Der Weichkörper kann sich nämlich vollständig in sie zurückziehen. Damit wären die meisten der folgenden Überlegungen und Analysen hinfällig geworden.

CROFTS geht in ihrer weiteren Analyse der Embryonalentwicklung von *Haliotis* davon aus, daß nur der linke Retraktormuskel nach etwa 22 Stunden Entwicklungszeit ausgebildet ist. Der rechte Muskel soll erst sehr viel später, beim bereits kriechfähigen Tier, in Erscheinung treten. Die Zeitanlage für die Aufnahme der ersten Muskelfunktion ist im Einklang mit den Beobachtungen, die bei *Gibbula divaricata* gemacht werden konnten (24 Stunden). CROFTS zufolge erstreckt sich der eine Muskel über die linke Oberfläche des Eingeweidesackes nach vorne und teilt sich hier in zwei Stränge auf. Die Muskelzellen des einen Stranges sollen dabei mit Mantel und Velum geradlinig verbunden sein, der andere Strang dagegen ist aufgefächert und soll um den vorderen Weichkörper herumlaufen und mit Fuß und Velum verbunden sein (Abb. 24). Dieser Verlauf der Muskelstränge soll nun nach der Aufnahme seiner Aufgabe innerhalb weniger Stunden den Vorderkörper mit Velum und Fuß um 90 Grad gegen den Eingeweidesack verdrehen (Abb. 24). CROFTS meinte, daß nach 90 Grad Drehung des Körpervorderteils nun zwar endlich das Velum in den Schutz der Schale (in die hypothetische Mantelhöhle) zurückgezogen werden kann, daß aber noch ein Teil des Weichkörpers, insbesondere des Fußes, außerhalb der Schale verbleiben muß. In diesem Stadium der Embryonalentwicklung ist aber bereits ein Operculum vorhanden. Schon theoretische Überlegungen über den Zweck eines solchen Gebildes, welches ja zudem bei *Haliotis* im erwachsenen Tier verloren geht, führen zu dem Schluß, daß das Operculum als Öffnungsverschluß dient. Da es auf der Rückseite des Fußes gelegen ist, kann es seine Aufgabe nur erfüllen, wenn das ganze Tier in die Schale zurückgezogen ist. Die theoretischen Erwägungen erweisen sich am lebenden Material als zutreffend. Kein Teil des Weichkörpers beim Veliger einer Archaeogastropode im Stadium der Eingeweidesackeinrollung bleibt vor der Gehäusemündung zurück, wenn sich das Tier in das Gehäuse zurückzieht.

Die Drehung des Vorderkörpers wird nicht durch ein oder zwei Muskeln hervorgerufen,

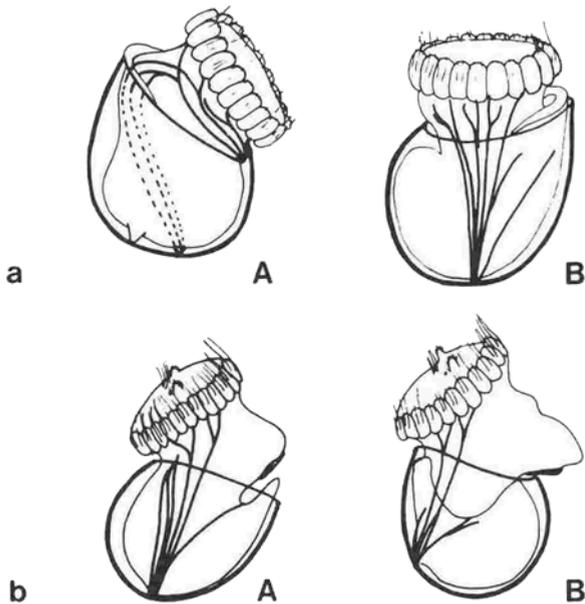


Abb. 24a. Umgezeichnet nach FRETTER & GRAHAM (1962, Fig. 227, B,C). A. Die Veligerlarve von *Haliotis tuberculata*, vor der 90° Torsion, mit komplexem Muskelverlauf. B. Die gleiche Larve, nach Abschluß der 90° Torsion mit gestrecktem Muskel. b. Umgezeichnet nach YOUNGE (1960, Fig. a): -links: *Patella vulgata*-Veligerlarve vor der Torsion; -rechts: *Patella vulgata*-Veligerlarve 6 Stunden später, nach vollzogener 90° Torsion.

a. Redrawn from FRETTER & GRAHAM (1962, Fig. 227, B,C). A. Veliger of *Haliotis tuberculata* before torsion with assumed complex course of muscle fibres and assumed non functionality of second muscle. B. The same larve after 90° torsion due to hypothetical muscle stretching. b. Redrawn from YOUNGE (1960, Fig. a); A. *Patella vulgata* veliger as it is supposed to look before torsion, B. *Patella vulgata* veliger 6 hours later with torsion completed. Here the second muscle is neglected completely.

sondern ist vielmehr das Resultat der trochospiralen Einrollung des vorher kugeligen Eingeweidetasches. Die Verformung entsteht durch unterschiedliches Wachstum seiner Hüllgewebe. ROBERT (1902) beobachtete an *Cantharidus*- und *Calliostoma*-Embryonen die Einrollung des Eingeweidetasches und die damit verbundene Drehung des Vorderteils des Weichkörpers in Relation zur Schale, die ja diese Drehung in der Achse des Weichkörpers nicht mitmacht. ROBERT zufolge ist die Drehung besonders gut an der allmählichen Wanderung des heranwachsenden Fußes zur Seite hin zu bemerken. ROBERT stellte also bereits fest, daß der Vorderkörper nicht gegen den Hinterkörper verdreht wird, sondern daß vielmehr die spiraloge Einroll-

lung des Weichkörpers nur seine Lage gegenüber der Schale verändert.

Nach der ersten Phase der Drehung des Kopf-Fuß-Bereiches soll nun der linke Retraktormuskel von *Haliotis* nach vorne und auf die rechte Seite wandern (CROFTS, 1937, 1955; FRETTER, 1969). In diese Interpretation paßt auch, daß der an der Columella befestigte Retraktormuskel der erwachsenen *Calliostoma* sich nicht vom rechten Muskel der Larve ableiten soll, sondern vom linken. Es ist aber in der Realität genau umgekehrt. Der linke Muskel ist nämlich derjenige, der vor der Mineralisierung der Schale resorbiert wird (bei Trochaceen). Bei Patellaceen können beide larvalen Retraktormuskeln erhalten bleiben (ANDERSON, 1965). Im Vertrauen auf die Untersuchungen CROFTS widersprachen FRETTER & GRAHAM (1962) den Analysen und Deutungen von NAEF (1913, 1926), SMITH (1935) und PELSENEER (1911), die die richtige Meinung vertraten, daß der Retraktormuskel oder Spindelmuskel der erwachsenen Archaeogastropoden sich vom Velumretraktor herleitet.

Die Veränderungen, die sich im zeitlichen Zusammenhang mit der spiraloge Einrollung der Dotterreserve auch auf die Morphologie der Schale auswirkte, wurde von CROFTS, FRETTER, FRETTER & GRAHAM und anderen nicht bemerkt. CROFTS (1955) meinte vielmehr, daß nach der ersten Torsionsphase die Schale spiralog weitergebaut wird. ROBERT (1902) erwähnte eine Verstärkung in der Einrollung der Schale, die während der Torsionsphase auftritt, wobei allerdings unklar bleibt, ob Schalenwachstum oder Schalenverformung gemeint sind. Ebenso wenig wie diese Schalenverformung, die bei *Haliotis* sehr deutlich an der Morphologie des Primärgehäuses ablesbar ist (Taf. 4/4,7,10), wurde die anschließende Schalenmineralisation bemerkt.

Der zweite Teil der von GARSTANG geforderten 180 Grad Drehung des Körpers erfolgt. CROFTS (1955) zufolge, in der Zeit, in der der Veliger zum benthonischen Leben übergeht und somit sowohl kriechen als auch schwimmen kann. Das kriechfähige Tier hat aber nach den Vorstellungen von FRETTER &

GRAHAM (1962) auch weiterhin ernste Schwierigkeiten. Es muß ja noch die restlichen 90 Grad der Torsion vollziehen, die die GARSTANG'sche Theorie fordert. Das Tier soll sich weder vollständig in die schützende Schale zurückziehen, noch ausdauernd und stabil kriechen können. Das seitlich gelegene Schälchen und der schwere Eingeweidesack sollen das Tierchen einseitig links so belasten, daß es immer wieder einhalten muß und erschöpft zur Seite sinken soll. FRETTER & GRAHAM stellen fest, daß *Haliothis* am 6. Tage zur völlig benthonischen Lebensweise übergegangen ist. Am 6. Tage soll auch der zweite Teil der 180 Grad Torsion begonnen werden, von dem, ihrer Vorstellung nach, erst 90 Grad erfolgt sind. Es wird daher eine larvale Phase postuliert, die vom 6. bis zu 12. Tage der Entwicklung reichen soll. Durch die Interpretation nicht beobachteter aber geforderter Vorgänge in der Ontogenese lebender Tiere kommen FRETTER & MANLEY (1977) bei *Tricolia pullus* zu der Ansicht, daß sich an das Primärgehäuse noch ein Larvalgehäuse anschließen soll. Dieses soll von einer Larve abgeschieden worden sein und soll eine weitere Gehäusewindung umfassen. Der zweite Torsionsschritt, der die 180 Grad Körperdrehung in der Schale vollziehen soll, ist also vom freischwimmenden Stadium in das Kriechstadium gerutscht, ohne daß dieser Widerspruch aufgefallen ist. Damit wird aber GARSTANG's Idee einer Mutation, die der freischwimmenden Larve Nutzen bringen soll und die dann vom erwachsenen Tier beibehalten wird, absurd.

Zusammenfassung:

- a) Das Ende der Sekretion der Primärschale und die Ablösung des Mantelsaums vom Gehäuserand bei planktonischen Larven fällt mit dem Zeitpunkt zusammen, zudem sich der Weichkörper vollständig in das schützende Gehäuse zurückziehen kann.
- b) Die Veligerlarve der Archaeogastropoden besitzt keine Mantelhöhle, und kann daher auch keinen Körperteil in eine solche Höhle zurückziehen.
- c) Der Eingeweidesack ist nach der Fertigstellung des Primärgehäuses durch zwei Muskeln mit der Schale verbunden.

- d) Bei der Verdrehung des Weichkörpers im Gehäuse spielen die Muskeln keine Rolle. Die Torsion erfolgt durch verschieden schnelles Zellwachstum in den Zellschichten, die den Eingeweidesack umhüllen.
- e) Die trochospirale Einrollung ist kein adaptiver Vorteil für die schwimmende Larve, sondern vielmehr für das kriechende, benthische Tier, da dadurch die Lage der Schale über dem Fuße stabilisiert wird.
- f) Das Retraktormuskelpaar dient dem Rückzug des Weichkörpers in die Schale hinein, sowie im Zusammenspiel mit anderen, weniger sichtbaren Muskeln als Widerlager zur Schalenverformung durch Fußdruck von außen auf die Schale.
- g) Der rechte Retraktormuskel (bei Orientierung nach der Lebensstellung der Schale mit der Mündung nach oben vorne) bleibt bei trochoformen Archaeogastropoden erhalten und wird zum Spindelmuskel. Der linke Muskel wird resorbiert, kann jedoch bei einigen Arten mit napfförmiger Schale erhalten bleiben.
- h) Die Schale wird erst nach ihrer Verformung asymmetrisch und mineralisiert. Die Verformung vollzieht die Drehung des Fußes von der rechten Seite weiter nach innen.
- i) Das Primärgehäuse wird nach seiner Fertigstellung nicht oder nur noch sehr geringfügig vergrößert. Erst nach der Aufnahme eines voll benthischen Lebens wird das folgende Gehäuse angefügt.
- j) Es gibt bei Archaeogastropoden keine Nahrungsaufnahme während der planktonischen Phase der Larven. Bis zum völligen Übergang zum benthischen Leben ist die Ernährung durch Eidotter gewährleistet.

2.4 DIE SEKUNDÄRE GEHÄUSES YMMETRIE BEI PATELLACEEN - SECONDARY SHELL SYMMETRY IN PATELLACEAN GASTROPODS

In the Patellacea and related archaeogastropod limpets the original pathway of archaeogastropod shell formation and deformation is modified towards bilateral symmetry, while the soft body undergoes normal torsion. The formation of a cup

like the adult secondary shell has been carried into early development of the embryonic (primary) shell. The trochospiral twist of the shell may be lost completely while a secondary increase in coiling by deformation of the organic primary shell is retained. Both larval retractor muscles may stay active after shell deformation is accomplished and can stay in use until becoming the main retractor of the adults. Different species show all grades of primary muscle arrangement - from that of normal archaeogastropods with left muscle in central position and right muscle at the right side to symmetrical arrangement with left muscle at the left and right muscle at the right side. In the latter case the soft body remains in the center of the shell and is torted here by differential cell growth. Shell mineralization usually occurs right after shell deformation but may be retarded in species that develop within the shelter of the mantle cavity of the mother. Patellacean archaeogastropods provide a good example for the abolishment of trochospiral coiling, when this feature of the shell is no longer of use in adult life. Several other recent and fossil gastropods (molluscs) with non-coiled adult shell can be analysed accordingly. Caution must be used when a symmetrical soft body is reconstructed from a symmetrical shell, as commonly seen in literature.

In dieser Gruppe sind Archaeogastropoden mit einer einfachen, napfförmigen Schale und einem zentralen (*Patella*) oder etwas nach vorne (*Acmaea*, *Lepeta*) (Taf. 8/7) oder nach hinten (*Cocculina*) (Taf. 8/8,9) verschobenen Apex zusammengefaßt (Patellacea und Cocculinacea). Das Primärgehäuse sitzt oft unvermittelt dem konischen Sekundärgehäuse auf. Es ist keine vermittelnde juvenilschale, wie etwa die Sekundärschale der Fissurellen, entwickelt (siehe Kapitel 2.5). Aber bezüglich der Morphologie des Primärgehäuses finden wir bei patelliden Archaeogastropoden Abweichungen von der allgemeinen Grundform, wie sie bei Fissurelliden und anderen Archaeogastropoden ausgebildet ist. Die Gestalt des Sekundär-

gehäuses (Adultgehäuse) ist etwas variabel. Bei *Acmaea virginea* besitzt es einen zipfelförmig nach vorne gekrümmten Apex. Bei *Cocculina* ist der Apex weniger weit ausgezogen und nach hinten gekrümmt (Taf. 8/9). Bei *Acmaea* sp., *Lepetella tubicola* und *Lepeta caeca* liegt der Apex subzentral, doch sind die Flanken des Sekundärgehäuses, die zum Apex aufsteigen, gerade.

Die Größe der Eier innerhalb der Eihülle und der diese noch umgebenden Gallerthülle liegt zwischen 0,11 und 0,13 mm (AMIO 1963) Auch bei solchen Arten, deren Junge sich im Schutze der Bruthöhle der Mutter entwickeln sind die Eier nicht größer. LINDBERG (1979) ermittelte für die Art *Problaemaea moskalev* Eidurchmesser von 0,11 - 0,12 mm.

Die Entwicklung der Embryonen gleicht im wesentlichen der anderer Archaeogastropoden doch lassen sich einige kleinere Abweichungen aufzeigen. Bei *Patina (=Heloion) pellucida* (Abb. 25) beschrieb THORSON (1946, Fig. 89) eine schwimmende Larve, von der er annahm, daß sie kurz vor der Aufnahme des benthischen Lebens steht. Das Gehäuse ist bereits deutlich verformt, der Eingeweidesack eingerollt und nur ein rechter Larvalretractor vorhanden. Dies zeigt, daß das Gehäuse bereits mineralisiert ist oder gerade mineralisiert wird. Die Bilder THORSONS (Abb. 25) zeigen übrigens sehr deutlich, daß das Tier sich vollständig in seine Schale zurückziehen kann, und daß noch keine Mantelhöhle vorhanden ist. Es liegt eine Entwicklungsstufe vor, wie sie in gleicher Weise bei den im Detail beschriebenen Trochaceen von Banyuls zu verzeichnen ist (Kapitel 2.1). Wenn die von THORSON (1946) beschriebene Veligerlarve tatsächlich von *Patina pellucida* stammt (der Übergang zum kriechenden Tier wurde nicht beobachtet), dann ist damit eine typische Patellide ausgebildet, deren Embryonen im Übergang vom schwimmenden zum kriechenden Leben nur noch einen Retraktormuskel besitzen. Es ist dies der rechte Muskel, wie bei den meisten Archaeogastropoden im gleichen Entwicklungsstadium.

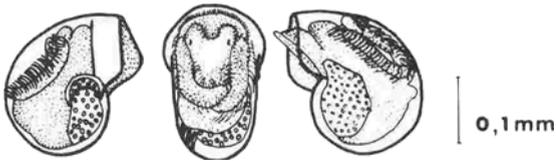


Abb. 25. Ansichten der Veligerlarve von *Patina (=Helcion) pellucida* nach THORSON (1946, Fig. 89). Nur der rechte Retraktormuskel ist entwickelt und die Larve gleicht der anderer Archaeogastropoden, die sich im gleichen Stadium der Entwicklung befinden.

Veliger of *Patina pellucida* redrawn from THORSON (1946, fig. 89) with only right retractor muscle present, resembling embryos of average archaeogastropods of the same stage of development.

Bei anderen Patellaceen kann die Entwicklung anders verlaufen, wie Taf. 8/2 zeigt. Hier sind bei der Verkalkung des Primärgehäuses von *Acmaea* sp. zwei Muskel an der Schale angeheftet gewesen. Diese haben sich in Form zweier Polster auf der Innenoberfläche der Schale abgeprägt. THORSON (1946, Fig. 88) hatte bei *Acmaea testudinalis* aus der Nordsee festgestellt, daß das Gehäuse des Embryos dieser Art nicht trochospiral, sondern offen planspiral ausgebildet ist, und daß neben der symmetrischen Gehäuseform auch der Weichkörper des Tieres recht symmetrisch wirkte. Die Dottermasse des Embryos ist also hier nicht zur rechten Seite verschoben, sondern verbleibt während der Embryonalentwicklung in mittlerer Lage. THORSON stellte zudem fest, daß das Gehäuse des zum kriechenden Leben übergehenden Tieres nur eine schwache, dorsale Einkrümmung aufweist und seitliche Depressionen zeigt. Sehr ähnliche Verhältnisse mit fast oder ganz symmetrischen Anordnungen des Weichkörpers in einem schräg eiförmigen, planspiralen Gehäuse bildete AMIO (1963, Fig. 13, 15, 17d) für die Arten *Collisella heroldi*, *Notoacmaea fuscoviridis* und *Notoacmaea concinna* ab. Es sind 5 Tage alte Larven dargestellt, die in ihrer Entwicklung kurz vor dem Übergang zum Bodenleben stehen. Das Vorhandensein eines Muskelpaares beobachtete ANDERSON (1965) an Larven von *Notoacmaea petterdi* und *Chiazacmaea flammae*. Die beiden Muskeln bleiben

bei diesen Arten von der ersten Anheftung des Eingeweidetasches an das Gehäuse bis zum Übergang der Larve zum Bodenleben erhalten.

	Wasser- tiefe (m)	Skulptur	Gehäuse- form	Größe (mm)	Winkel
<i>Cocculina</i> cf. <i>spinigera</i>	100-200	Querstege	fast sym.	0,29	10°
<i>Cocculina</i> cf. <i>beanii</i>	130	Querstege	fast sym.	0,19	0°
<i>Cocculina</i> <i>reticulata</i>	250-800	Querstege	fast sym.	0,25	15°
<i>Lepetella</i> cf. <i>tubicola</i>	200	?	symmetr.	0,13	0°
<i>Lepeta</i> <i>caeca</i>	50- 60	glatt	fast sym.	0,22	0°
<i>Acmaea</i> sp., Santa Marta	0- 5	?	fast sym.	0,18	25°
<i>Acmaea</i> <i>virginea</i>	1- 30	?	?	?	0°
<i>Collisella</i> sp., Santa Marta	0- 5	Netz-Gruben	symmetr.	0,12	0°
<i>Cellana</i> <i>eucosmia</i>	0- 5	?	symmetr.	0,18	30°

Tab. 4. Cocculinaceen und Patellaceen mit Angaben über Fundtiefe, Skulptur und Form des Primärgehäuses und dem Winkel der zwischen Einrollachse des Primärgehäuses und Längsachse des Adultgehäuses besteht.

Cocculinaceans and Patellaceans: Living depths, sculpture and shape of the primary shell, as well as angle between coiling axis of primary shell and longaxis of secondary shell.

Die Symmetrie oder "Fastsymmetrie" der Muskelanheftung und des Eingeweidetasches spiegelt sich auch in der Endform des Primärgehäuses wider. Bei *Acmaea* sp. aus der Karibik (Taf. 8/2) zeigt die Verfaltung der Gehäusewand neben den Muskeleindrücken an, daß das Primärschälchen vor seiner Verkalkung verformt wurde. Es kam bei dieser Verformung aber nur zu einer schwachen Verschiebung aus der weniger gekrümmten zur stärker gekrümmten Außenseite. Zudem wurde die Innenlippe ein wenig aus ihrer Richtung senkrecht zur Gehäuseachse verschoben. Bei *Cellana eucosmia* ist auch eine solche Verschiebung aus der Planspirale nicht mehr vorhanden und die Innenlippe bleibt gerade (Taf. 8/1). Auf der Außenseite des Primärgehäuses von *Collisella* sp. von Santa Marta zeigt sich diese Verformung der Schale vor ihrer Mineralisierung ebenfalls deutlich an. Bei *Cocculina* (Taf. 8/4, 6) sind eine oder mehrere Falten entwickelt, die von der Innenlippe ausgehend auf das Primärgehäuse verlaufen. Sie vereinigen sich jedoch nicht nach hinten zu einer suturartigen Falte (Abb. 26), wie bei den nicht-patelloiden Archaeogastropoden und auch bei *Collisella* sp. zu beobachten ist, sondern

sie folgen in ihrem Verlauf den Anwachszonen der Primärschale. Damit ist nur der vordere Teil des Primärgehäuses sekundär etwas stärker eingekrümmt worden, während der hintere Teil fast unverändert bleibt. Das gekrümmte, eiförmige Primärgehäuse bleibt bei *Cocculina* weitgehend symmetrisch und wird nur noch geringfügig verformt bevor es mineralisiert (Abb. 26). Es besteht aber zumeist ein deutlicher Unterschied in der Ausrichtung der Längsachse der Primärschale und der Sekundärschale. Bei *Acmaea* sp. bilden beide Achsen miteinander einen Winkel von 30 Grad, bei *Cocculina reticulata* sind es 15 Grad und bei *Cocculina* cf. *spinigera* etwa 10 Grad. Im Falle von *Lepeta caeca* und *Collisella* sp. fallen beide Ebenen zusammen (Taf. 8/7). Doch bei *Lepeta caeca* ist noch ein weiterer Faktor in der Embryonalentwicklung hinzugekommen. Hier verläuft die Entwicklung ohne freie Larve (THORSON, 1946), doch ist der genaue Ablauf der Embryonalentwicklung noch nicht bekannt. Sie verläuft wohl auf ähnliche Weise, wie bei *Problacmaea moskalevi* und *Problacmaea sybaritica*. Für diese Arten hat LINDBERG (1979) aufgezeigt, daß die Embryonen nach dem Übergang von der Schwimm- in die Kriechphase im Schutze der Bruthöhle der Mutter verbleibt. Dieser Raum wird erst verlassen, wenn ein kleines, napfförmiges Gehäuse von 0,3 bis 0,4 mm Durchmesser gebildet ist.

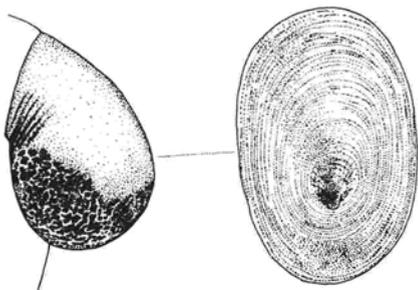


Abb. 26. *Cocculina reticulata* aus dem 200 - 800 m tiefen Wasser vor der SO-Küste der USA. Das Primärgehäuse sitzt dem konischen Adultgehäuse unvermittelt auf (rechts). Das organische Primärgehäuse wurde vor seiner Verkalkung innen eingeknickt und dadurch außen stärker gekrümmt, was sich in einer Verfaltung unter der Innenlippe widerspiegelt (links).

Cocculina reticulata from 200 - 800 m depth in which the primary shell shows an abrupt transition into the secondary shell. Primary shell deformation is only planispiral, not trochospiral.

Neben der Verlagerung des Zeitpunktes des freien unabhängigen Lebens tritt hier außerdem noch eine Verlagerung des Zeitpunktes der Schalenmineralisation hinzu. Bei *Acmaea rubella* (THORSON, 1936, Fig. 74), *Problacmaea moskalevi* (LINDBERG, 1979, Fig. 9) und *Lepeta caeca* erfolgte die Mineralisierung erst, nachdem bereits ein kleines, konisches Schälchen auf die Primärschale folgte, das heißt also zum Zeitpunkt der Bildung der frühen Sekundärschale. Das wird durch das tief retikulate Muster der Partie der Sekundärschale angezeigt, die direkt auf die Primärschale folgt (Taf. 8/10,11). Das symmetrische Primärgehäuse wird aus seiner schrägen Eiform dadurch noch stärker abgewandelt und erreicht bei diesen Arten breit napfförmige Gestalt. Bei *Problacmaea sybaritica* tritt sogar eine für die späte Verkalkung einer dünnen organischen Schale typische zentrale Grube des Apex auf (Abb. 27c), wie sie auch bei höheren Gastropoden (BANDEL 1975a) bei *Sepia* (BANDEL & BOLETZKY 1979) bekannt ist (Kapitel 3.4.1).

Die Skulpturen der Primärgehäuse von Patellaceen und Cocculinaceen zeigen eine ähnliche Variationsbreite wie bei Archaeogastropoden (Kapitel 2.2.2). Sehr häufig sind Netzwerk- und Querwulstmuster, wie sie AMIO (1963) für Arten der Gattung *Collisella* und *Notoacmaea* dargestellt hat. Wahrscheinlich ist auch die feine Granulation, die THORSON (1946) für *Acmaea testudinalis* und LEBOUR (1937) für *Patella vulga* notierten das gleiche. Interessant ist die Gruben-Netz-Skulptur von *Collisella* sp. aus der Karibik (Taf. 22/1), die zur Netzskulptur von *Callioestoma* überleitet. Dies ist wieder ein Hinweis für den Umstand, daß die Skulptur des Primärgehäuses bei Archaeogastropoden keinen großen systematischen Wert besitzt, der über die Gattung hinausreicht. Das läßt sich auch für *Problacmaea sybaritica* zeigen, die ein feines Grubenmuster auf glatter Oberfläche besitzt (LINDBERG 1979) wie bei einzelnen Arten der Fissurellaceen (Taf. 11/10,12).

Die Embryonen der Patellaceen nehmen, ebenso wie die anderer Archaeogastropoden,

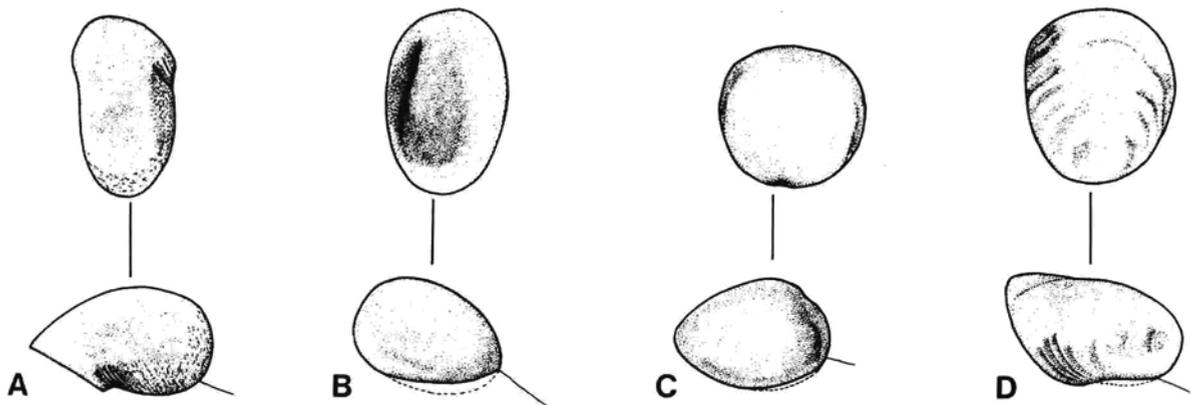


Abb. 27. Aufsicht und Seitenansicht des Primärgehäuses von vier Cocculinaceen/Patellaceen-Arten mit zunehmender Tendenz zur Bilateralsymmetrie, A. *Cocculina* cf. *spinigera*; B. *Lepeta caeaa*; C. *Problaemaea moskalevi* (umgezeichnet nach Lindberg 1979, Fig. 5,7); D. *Problaemaea sybaritica* (umgezeichnet nach Lindberg 1979, Fig. 12,13).

View of the primary shell from above and from the side showing Cocculinacea/Patellacea with increasing tendency to bilateral symmetry.

während ihrer Entwicklung als Veligerlarven keine Nahrung auf. ANDERSON (1965) wies dies am Beispiel dreier Patellaceenarten nach. Eine Nahrungsaufnahme des schwimmenden Veligers müßte schon daran scheitern, daß das Velum keine Doppelreihe von Zilien mit einer dazwischengelagerten Nahrungsrinne besitzt, sondern nur einen einfachen Zilienrand. Nach Abschluß der Entwicklungsphase, in der ein Velum ausgebildet ist, müssen sich aber nicht alle Patellaceenarten gleich selbst ihre Nahrung suchen, wie die über diesen Zeitraum in der Bruthöhle der Mutter verbleibenden *Problaemaea*-Arten zeigen (LINDBERG 1979). Hier erfolgt, nach Beendigung der eigentlichen Embryonalphase, eine Ernährung der Jungtiere durch Dotterabscheidungen der Mutter, so daß die Jungtiere bis zu ihrem endgültigen Zeitpunkt des Schlüpfens zu kleinen Napfschnecken auswachsen können.

Bei Patellaceen verlagert sich in verschiedenen Entwicklungslinien die bilaterale Symmetrie des Sekundärgehäuses (=Adultgehäuse) in die Primärschale vor. Auch der linke, larvale Retraktormuskel kann nach Abschluß der Verformung des Primärgehäuses nun beibehalten werden und gleich in den zweiten Retraktormuskel des napfförmigen Sekundärgehäuses überführt werden. Zudem rückt dieser linke Muskel bei verschiedenen Patellaceenarten zunehmend nach außen, so daß schließlich beide Muskeln symmetrisch

links und rechts im Gehäuseapex angeheftet sind. Damit verbleibt auch der Eingeweidesack in der Mitte des Gehäuselumens und seine Einrollung erfolgt in einer Ebene. Außerdem kann bei Arten, die sich in der mütterlichen Brutkammer entwickeln, noch der Zeitpunkt der Gehäuseverkalkung soweit verlagert werden, daß das organische Gehäuse erst beim napfförmigen Jungtier mineralisiert.

Da es Patellaceenarten gibt, welche für Archaeogastropoden normale Primärgehäuseausbildung und -verformung besitzen, kann man die Symmetrie der Gehäuse anderer Arten dieser Napfschnecken als sekundär ansehen. Auch innerhalb anderer Gruppen der Gastropoden mit planispiralen oder napfförmigen Adultgehäuse sind ähnliche Entwicklungen bei rezenten und fossilen Formen zu erwarten. Bei den Caeciden, Heteropoden und Capuliden (Mesogastropoden), der Pteropoden (Opisthobranchier) und der Ancyliiden (Pulmonaten) ist eine solche Tendenz ebenfalls nachzuweisen.

2.5 SONDERAUSBILDUNGEN DER FRÜHEN GEHÄUSE BEI FISSURELLACEEN - CHARACTERISTICS OF THE EARLY SHELL OF FISSURELLACEANS

The fissurellaceans are a well defined group of archaeogastropods with cup-like

adult conch composed of aragonitic shell with crossed lamellar structure, a characteristic radula morphology, and a slit or related structure of the shell. Within the fissurellids systematics are based only on radula or adult shell features. The morphology and shape of the primary shell is varied. Between limpet-like adult shell and embryonic primary shell a trochospirally coiled secondary shell is developed which is sculpted in 6 different ways, each of them different from the sculpture of the primary on one side and that of the tertiary shell on the other side. During its secretion a slit forms which shows a variable history in the following ontogeny. All these features of primary and secondary shell follow different patterns, each of which would result in a systematic grouping of genera and species within the fissurellaceans that is different from each of those found in the literature. The cup-like shell of the adult in contrast to patellaceans is always reached during late juvenile life after a normal trochospiral embryonic and early juvenile archaeogastropod shell development.

It is shown that scissurellids are not closely related to fissurellids and that the so-called "*Scissurella*-stage" in fissurellid ontogeny mentioned in the literature is a mistake in observation. Also plankton-feeding larva assumed to exist among both groups of gastropods are not existent. Development is direct as in other archaeogastropods. The high importance placed on the presence or absence of a slit in gastropod systematics is shown to be of questionable value. Slit formation is a feature of the late ontogeny and very variable within fissurellaceans and scissurellids and has occurred within quite different rather than related groups of gastropods at different times. Some fissurellids possess pores in their shells similar to those present among Polyplacophora and some bivalves. Thus, in contrast to SCARLATO & STAROBOGATOV (1978) shell pores are of no value to higher systematics in molluscs.

Das Hauptmerkmal der Fissurellen besteht in der Morphologie des adulten Gehäuses. Dieses ist napfförmig und rund bis oval wie bei den Patellen. Im Gegensatz zu letzteren weist das Gehäuse der Fissurellen in der Regel am Vorderrand einen Schlitz auf oder es zeigt ein apikales Schalenloch (Taf. 12/7,8,10). Auch kann das Gehäuse weitgehend reduziert sein, so daß sich der Weichkörper bei einigen Arten nicht mehr unter die Schale zurückziehen kann.

THIELE (1929-31) unterschied zwei Unterfamilien innerhalb der Familie Fissurellidae. Bei dieser Unterteilung legte er besonderen Wert auf die Gestalt der Radula vor allem auf die Längen-Breiten-Relation des Mittelzahnes. In anderen Gliederungen wurden die Merkmale des Adultgehäuses (hier Tertiärgehäuse genannt) stärker in Betracht gezogen. Vor allem die Lage und Form des Schlitzes und seines Verschlusses (Schlitzband), wie auch die Form und Umrahmung des apikalen Foramens dienen als Kennzeichen für die Unterscheidung von Unterfamilien, Gattungen und Untergattungen. Arten werden vornehmlich durch Skulptur und Morphologie der ausgewachsenen Schale getrennt. Die unterschiedliche Gewichtung der Merkmale ergibt fast so viele Gliederungen des Systems der Fissurelliden, wie sich Bearbeiter gefunden haben.

Es gibt aber noch zwei weitere Merkmale des Fissurellidengehäuses, welche bisher nicht in die Betrachtung einbezogen wurden: die Gestalt des Primärgehäuses und die Skulptur und Morphologie des Sekundärgehäuses. Letzteres stellt die Schale eines noch nicht konischen, symmetrischen, aber bereits vollständig benthonischen Jungtieres dar, welches sich in den meisten Charakteristika vom Tertiärgehäuse (Schale des symmetrischen, konischen Adulttieres) unterscheidet. Im folgenden soll auf die Merkmale der Primär- und Sekundärschale eingegangen werden.

2.5.1 PRIMÄRGEHÄUSE

Die Fissurellaceen besitzen Primärgehäuse, die sich nach Morphologie und Bil-

dung nicht von denen anderer Archaeogastropoden abtrennen lassen. Im Falle von *Diodora italica* aus dem Mittelmeer entläßt das Gelege (Abb. 8b) mit seinen etwa 0,15 mm großen Eiern die Jungen nach 7 - 8tägiger Entwicklung. Die Schlüpflinge können bereits kriechen, manchmal, wenn das Velum noch nicht resorbiert ist, auch noch für kurze Zeit aufschwimmen. Das Primärgehäuse (\emptyset 0,25 - 0,26 mm) zeigt unterhalb der seitlichen Einfaltungen die typisch zipfelförmige Zuspitzung des Innenbereichs des Gehäuses (Taf. 2/5-7). Diese Gestalt ist für solche Archaeogastropoden charakteristisch, die im Flachwasser leben. Der nach der Verformung und vor der Verkalkung des Gehäuses sekretierte Aperturring greift auf der rechten Seite etwas weiter auf die Oberfläche des Gehäuses vor als auf der linken Seite und bezeichnet so die apikale (linke) und die umbilikale (rechte) Seite der Schale. Nachdem die Jungtiere das Gelege verlassen haben und nach Abschluß der Kriech-Schwimm-Phase erfolgt weiteres Gehäusewachstum erst nachdem aktiv Nahrung aufgenommen wurde. *Diodora apertura* der englischen Südküste entwickelt sich gleichartig wie *D. italica* (LEBOUR, 1937).

Auch die Entwicklung von *Diodora granifera* von Hawaii verläuft ganz ähnlich (BOGGS 1978) wie die von *D. italica*. Die Weibchen behalten hier jedoch die Eikapsel in einem Brutraum zurück. Auch nachdem sich am 6. Entwicklungstag die Eikapseln auflösen, verbleiben die Schlüpflinge noch bis zum 11. Tag im Schutz der mütterlichen Brutkammer und verlassen diese mit dem Ansatz eines Sekundärgehäuses.

Fissurella barbadensis hingegen schlüpft aus 0,16 mm großen Eiern, welche in gallerartigen Eifäden liegen (WARD 1966), nach 24-stündiger Entwicklung als Veligerlarve (LEWIS 1960). Die Eier von *Hemitoma octo radiata* messen 0,12 mm im Durchmesser; LEWIS (1960) beobachtete nach nur 12stündiger Entwicklung das Schlüpfen einer mit einer Schale versehenen Larve. So wie bei diesen karibischen Fissurellaceen produzieren auch *Diodora listeri* (Taf. 10/2), *Fissurella angusta* (Taf. 11/7), *Fissurella nodosa*

(Taf. 12/11) und *Fissurella nimbose* (Taf. 12/3) der karibischen Küste Kolumbiens mit der Wasserströmung davondriftende Eikapseln, aus denen wahrscheinlich innerhalb des ersten Entwicklungstages freischwimmende Larven schlüpfen.

	Protoconch Größe Form mm	Primärgehäuse Größe Skulptur mm	Lebensort- Tiefe (m)
<i>Puncturella</i> cf. <i>billsae</i>	0,17 rund	0,24 glatt	700
<i>Nesta candida</i>	0,10 spitz	0,20 glatt	0 - 10
<i>Puncturella</i> <i>profundi</i>	0,17 rund	0,23 Gruben	300-700
<i>Fissurella</i> <i>angusta</i>	0,09- 0,11 spitz	0,17- 0,18 Gruben	0 - 2
<i>Emarginula</i> cf. <i>rosea</i>	0,12 spitz	0,21 Netz-Tub.	50 - 60
<i>Emarginula</i> <i>münsteri</i>	0,08 spitz	0,14- 0,18 Netz-Tub.	fossil
<i>Emarginula</i> <i>papillosa</i>	0,12 spitz	0,25 Netz-Tub.	0,50
<i>Emarginula</i> <i>pumila</i>	0,08- 0,10 spitz	0,15- 0,17 Netz-Tub.	0,10
<i>Emarginula</i> <i>phrixodes</i>	0,10 spitz	0,20 Netz-Tub.	5 - 20
<i>Emarginula</i> <i>sicula</i>	0,12- spitz	0,21 Netz-Tub.	5 - 20
<i>Emarginula</i> <i>huzardi</i>	0,12 spitz	0,23 Netz-Tub.	0 - 50
<i>Diodora italica</i>	0,14 spitz	0,25- 0,26 Spiralstr. Netz-Querst.	0 - 10
<i>Diodora</i> sp. Gran Canaria	0,11 spitz	0,22 Netz-Querst.	0 - 10
<i>Rimula pycnonema</i>	0,10 spitz	0,15 Netz-Querst.	5 - 20
<i>Puncturella</i> cf. <i>plecta</i>	0,15 rund	0,25 Querstege	400-800
<i>Rimula frenulata</i>	0,12 spitz	0,22 Netz + Quer- stege	50
<i>Diodora listeri</i>	0,08- 0,11 spitz	0,18 Netz + Quer- stege	0 - 20
<i>Emarginula</i> <i>fissurata</i>	0,13 spitz	0,23 Netz + Quer- stege	0 - 50
<i>Puncturella</i> <i>granulata</i>	0,15 spitz	0,22- 0,25 Tub.-Spiral- streifen	30
<i>Fissurella nodosa</i>	0,15 spitz	0,18 Maschen	0 - 2
<i>Fissurella</i> <i>granifera</i>	0,10- 0,13 spitz	0,25 Maschen	2
<i>Fissurella</i> <i>nimbose</i>	0,08- 0,11 spitz	0,15 Maschen	0 - 2

Tab. 5. Daten zu den Primärgehäusen von Fissurellaceen und Angaben über die Tiefe des Lebensortes der Arten.

Fissurellaceans with data regarding the primary shell and the depth of living environment.

Die Skulpturelemente des Primärgehäuses von Fissurellaceen sind in Tabelle 5 aufgeführt. Alle aufgezeigten Skulpturtypen findet man auch bei anderen Gruppen von Archaeogastropoden. Gliederte man die Fissurellaceen nach dem Merkmal der Primärgehäuseskulptur, so ergäbe sich eine ganz andersartige Einteilung als jene, die mit den Merkmalen der Adultgehäuse und der Radula aufgestellt wurde.

Die Form der seitlichen Einfaltung des Primärgehäuses ist nicht systematisch verwertbar, sondern reflektiert, wie bei anderen Archaeogastropoden, lediglich einen

ökologischen Unterschied. Arten, die sich im tiefen Wasser entwickeln, besitzen dotterreiche Eier (fast 0,2 mm Durchmesser) und wohlgerundete Einfaltungen. Arten des flachen Wassers besitzen kleinere (0,12 - 0,16 mm) Eier mit geringerem Dottergehalt und zugespitzt erscheinende Innenseiten und nicht gerundete Einfaltungen am Primärgehäuse.

2.5.2 SEKUNDÄRGEHÄUSE

Auf das Primärgehäuse, welches vom embryonalen Tier ausgeschieden wird, folgt ein spiralgig aufgerollter Gehäuseteil, welcher vom kriechenden, nun selber Nahrung aufnehmenden jugendlichen Tier ausgeschieden wird. Dieses Sekundärgehäuse ist durch seine Form und Skulptur deutlich zu unterscheiden vom Tertiärgehäuse, welches das endgültige konische Gehäuse, auch des adulten Tieres, darstellt. Das Sekundärgehäuse ist durch eine rasch im Durchmesser zunehmende Öffnung gekennzeichnet und umfaßt daher nur eine Viertel- bis eine Drittelwindung. Während es auf der apikalen Gehäuseseite durch einen deutlichen Wechsel im Baustil und in der Skulptur vom Primärgehäuse getrennt wird, ist auf der aperturalen Seite der Übergang zum konischen, nicht mehr spiralgig aufgerollten Tertiärgehäuse allmählich. Nicht nur die Morphologie des Sekundärgehäuses als trochospirales Gebilde mit rasch zunehmendem Windungsquerschnitt unterscheidet sich von der des konischen, nicht mehr aufgewundenen Tertiärgehäuses, sondern auch die Skulptur beider Gehäuse ist deutlich unterschieden.

Sechs Skulpturtypen des Sekundärgehäuses lassen sich unterscheiden (Taf. 6). Der erste Typ ist durch Wuchslinien auf glattem Untergrund gekennzeichnet, wie er bei *Puncturella acuminata* und *P. granulata* anzutreffen ist. Winzige, spiralgig angeordnete Tuberkelreihen auf glattem Grund bilden den zweiten Skulpturtyp, wie man ihn bei *Puncturella profunda* (Taf. 12/9) findet. Das Sekundärgehäuse von *Emarginula sicula* (Abb. 28) zeigt kräftige Tuberkelreihen auf glattem Untergrund. In diesem dritten Skulpturtyp weisen die Reihen bis

an den Mündungsrand heran etwa den gleichen Abstand zueinander auf. Dies wird bei dem rasch zunehmenden Windungsdurchmesser dadurch erreicht, daß sich die Reihen aufspalten und somit in ihrer Anzahl zunehmen. Der vierte Typ ist bei *Emarginula phrixodes* verwirklicht, wo schmale, spiralgige Streifen ausgebildet sind (Taf. 10/5; Abb. 29). Bei *Nesta candida* liegt der gleiche Skulpturtyp vor, doch sind die Streifen breiter (Taf. 10/3). Es ist aber immer noch glatter Untergrund zwischen ihnen gelegen. Bei *Emarginula tuberosa* (Abb. 30) verbinden sich im fünften Skulpturtyp kräftige Spiralstreifen mit radialen Streifen zu einem retikulaten Muster. Eine ähnliche Skulptur liegt bei *Emarginula huzardi* vor, doch sind die Rippen hier weniger kräftig entwickelt. Der sechste Skulpturtyp kommt bei *Emarginula fissurata* (Taf. 10/4) vor. Hier sind kräftige spirale Rippen entwickelt, die durch Furchen voneinander getrennt werden.

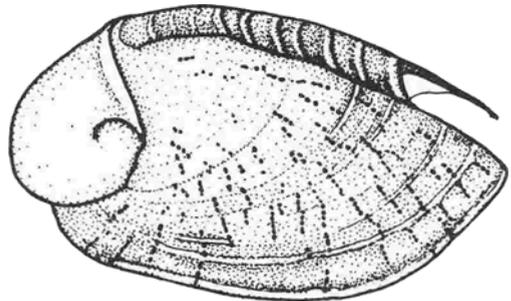


Abb. 28. Das Sekundärgehäuse von *Emarginula sicula* aus der Karibik besitzt eine Skulptur, die aus kräftigen Tuberkelstreifen auf glattem Untergrund besteht. Der Schlitz setzt früh ein.

The secondary shell of *Emarginula sicula* shows a sculpture of tubercule-rows and a slit that starts early.

Die Skulptur des Sekundärgehäuses weist weder eine Beziehung zur Skulptur des Primärgehäuses auf, noch ist in ihr die Skulptur des Tertiärgehäuses vorgezeichnet. Sie stellt ein ganz eigenes Merkmal einer jeden Art dar. Mit der Skulptur des Sekundärgehäuses könnte eine andere Gruppierung der Fissurellaceen durchgeführt werden als mit den Merkmalen der Primär- und Tertiärschale.

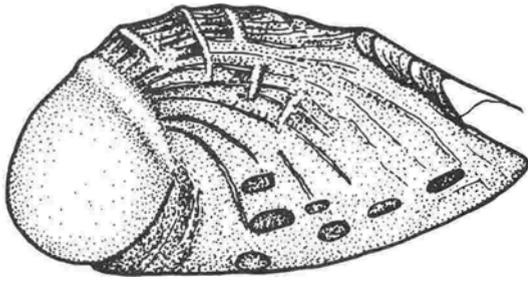


Abb. 29. Das Sekundärgehäuse von *Emarginula phrixodes* aus der Karibik zeigt eine Skulptur, die von schmalen Rippen gebildet wird, die einer glatten Unterlage aufliegen. Der Schlitz beginnt etwas nach der Mitte des Gehäuses. Das Einsetzen der Adultskulptur ist allmählich.

The secondary shell of *Emarginula phrixodes* shows a sculpture consisting of narrow ribs and a slit that starts in the central shell portion.

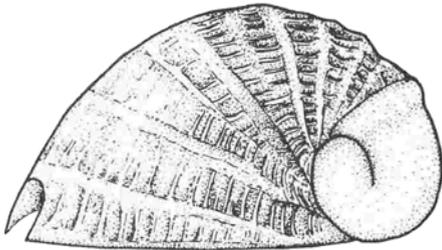


Abb. 30. Das Sekundärgehäuse von *Emarginula tuberculosa* zeigt eine feine Spiralstreifung, die von kräftigen, der Anwachsstreifung folgenden Rippen gekreuzt wird. Das Tier lebt in etwa 500 m Wassertiefe vor der Küste Georgias.

The secondary shell of *Emarginula tuberculosa* shows fine spiral ribs crossed by strong concentric ribs and a slit that starts late.

2.5.3 MÜNDUNGSRAND-SCHLITZ UND LOCH

Schlitz im Sekundärgehäuse: Die schüsselförmigen Gehäuse erwachsener Fissurelliden besitzen eine apikale Öffnung oder einen Schlitz am Vorderende. Loch oder Schlitz sind im Primärgehäuse noch nicht vorhanden und entstehen während des Vorbaus des Sekundärgehäuses als Einbuchtung am äußeren Mündungsrand. Aus dem Vorrücken dieser Einbuchtung und dem Verschluss in ihrem apikalen Bereich entsteht das Schlitzband wie bei *Emarginula* und *Nesta* oder es entsteht daraus die apikale Öffnung der Schale wie bei *Fissurella*, *Diodora* und *Puncturella*.

	Skulpturtypus Sekundärgehäuse	Skulpturtypus Adultgehäuse
<i>Puncturella acuminata</i> <i>Puncturella granulata</i>	nur Anwachsstreifung " "	Tuberkel, konz. Rippen, Poren
<i>Puncturella profundus</i>	Gruben-Reihen	Tuberkelreihen
<i>Emarginula sicula</i>	20	Kästchenmuster, regelmäßig
<i>Emarginula papillosa</i>	20-30	Kästchenmuster, Poren,
<i>Diodora italica</i>	40-50	Kästchenmuster, Knoten
<i>Rimula pycnonema</i> <i>Fissurella numbosa</i>	20 30	Kästchenmuster, grob Kästchenmuster regelmäßig
<i>Emarginula phrixodes</i>	25	Kästchenmuster, regelmäßig
<i>Nesta candida</i>	20-25	Kästchenmuster, Knoten
<i>Fissurella nodosa</i> <i>Fissurella nubecula</i>	35 25*	Kästchenmuster, grob Kästchenmuster, Knoten
<i>Puncturella cf. billsae</i>	25	konz. Rippen
<i>Emarginula tuberculosa</i>	40-50	Kästchenmuster, grob, Knoten
<i>Emarginula huzardi</i>	20-25	Kästchenmuster, grob, Knoten
<i>Fissurella angusta</i> <i>Rimula frenulata</i>	50 30	konz. Rippen Kästchenmuster, Knoten
<i>Emarginula fissurata</i> <i>Emarginula pumila</i> <i>Emarginula cf. rosea</i>	20 26 35	Kästchenmuster, grob konz. Streifen, Poren Kästchenmuster, Poren
<i>Diodora listeri</i>	30	Kästchenmuster, Knoten
<i>Diodora sp. Gran Canaria</i>	20	Kästchenmuster, Knoten

Tab. 6. Gegenüberstellung Skulptur des Sekundärgehäuses und Tertiärgehäuses.

Comparison of sculpture of secondary and tertiary shells of Fissurellaceae.

Übergänge zwischen beiden Formen trifft man bei *Rimula*. Bei solchen Arten, die ein offenes Schlitzband besitzen, ist der darunter liegende Mantel ebenfalls gleichartig geschlitzt. Die Öffnung liegt über dem Anus und wird zur Abführung des ausströmenden Wassers und auch der Fäkalabscheidungen genutzt. Das Wasser kommt aus dem Raum der Mantelhöhle und wird über die Kiemen geführt. Mit dem Vorrücken des vorderen Gehäuserandes bei der Vergrößerung der Schale rückt auch der Schlitz vor. Er wird gleichzeitig an seinem Hinterende verkürzt und bleibt so in seiner relativen Größe im Verhältnis zur jeweiligen Gehäusegröße gleich.

Die Mündungseinbuchtung entsteht während der Bildung des Sekundärgehäuses. Der Zeitpunkt ihrer ersten Erscheinung ist jedoch keineswegs gleichartig, sondern von Art zu Art unterschieden. Es können drei Gruppen unterschieden werden, eine erste mit Buchtbildung im frühesten Gehäuseabschnitt, eine zweite im mittleren Teil und eine dritte im späten, noch gerade vor dem Übergang zum

konischen Tertiärgehäuse abgechiedenen Teil:

Frühes Einsetzen des Schlitzes bei: *Rimula frenulata*, *Emarginula sicula*, *Emarginula huzardi*, *Puncturella granulata*, *Nesta candida*. Mittleres Einsetzen des Schlitzes bei: *Puncturella profundus*, *Emarginula fissurata*, *Emarginula papillosa*, *Emarginula phrixodes*, *Fissurella nubecula*, *Fissurella nimboza*, *Diodora italica*, *Diodora lister*. Spätes Einsetzen des Schlitzes bei: *Rimula pycnonema*, *Emarginula cf. rosea*, *Emarginula pumila*, *Fissurella nodosa*, *Fissurella angusta*, *Puncturella tuberosa*.

Die Zusammenstellung zeigt, daß auch hier wieder eine andere Gruppierung der Arten der Fissurelliden zustande gekommen ist, als die, die sich aus den Merkmalen der Primärschale oder der Skulptur der Sekundärschale ergaben. Innerhalb der Individuen einer Art ist der Beginn der Ausbildung der Bucht im Mündungsrand in der Ontogenie genau fixiert, zwischen verschiedenen Arten ist er aber sehr variabel.

Tertiärgehäuse: Nicht alle Mündungsrandbuchten, die während der Ontogenese einer Art entstehen, haben danach auch die gleiche Fortentwicklung. In den Gattungen *Emarginula* und *Nesta* (Abb. 31b) bleibt die Bucht nach ihrer ersten Bildung bestehen und wächst in ihrer Größe und Breite mit der normalen Schalenvergrößerung mit. Die den Schlitz hinten verschließenden Wuchsinkremente bilden ein Schlitzband, welches in der Art seiner Skulptur in der Regel der Skulptur des Tertiärgehäuses gleicht.

Der Schlitz von *Rimula frenulata* schließt sich während der Abscheidung des letzten Teils der Tertiärschale (Abb. 32b). Es ist aber eine Sutura erkennbar, die zwischen den beiden Schalenrändern erhalten bleibt und anzeigt, daß der Mantel hier während des Vorbaus dieses Gehäuseabschnittes nicht verschmolzen ist. Während die Wuchsinkremente des Schlitzbandes bei *R. frenulata* anfangs regelmäßig und im Einklang mit der Anwachsstreifung des Schalenrandes des Tertiärgehäuses abgechieden werden,

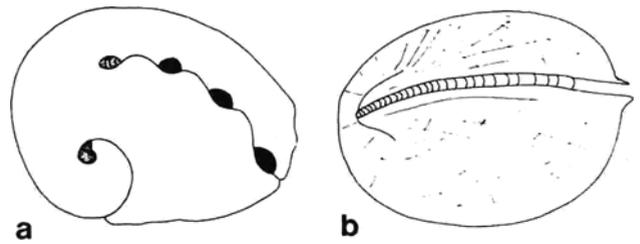


Abb. 31a. Das juvenile Sekundärgehäuse von *Haliotis tuberculata* zeigt das Einsetzen des Schlitzbandes, nachdem bereits eine Windung Sekundärgehäuse gebildet wurde. Die Wände des Schlitzes weichen periodisch auseinander und gehen danach wieder zusammen, so daß Löcher entstehen. Das 1. der vier Löcher ist bereits wieder geschlossen. b. Das Gehäuse von *Emarginula papillosa* zeigt einen einfachen Schlitz, der bei der Gehäusevergrößerung hinten durch ein skulpturiertes Schlitzband geschlossen wird.

a. A juvenile conch of *Haliotis tuberculata* shows the slit which makes its appearance after two whorls without slit had formed. Margins of the slit are crenulate, so that holes form, of which the first is secondarily closed. b. The conch of *Emarginula papillosa* shows a simple slit which is closed in apical position by regular growth increments.

erfolgt später eine Drängung der Inkremente. Die Öffnung bleibt im folgenden im wesentlichen unverändert. Dies zeigt, daß das Tier während des späten Verschlusses des Schlitzes praktisch ausgewachsen war und daher später nicht mehr die Notwendigkeit bestand das Loch für die Abwasserführung zu erweitern.

Bei *Rimula pycnonema* endet das Schlitzband etwas weiter vom Schalenrand des erwachsenen Tieres entfernt als bei *R. frenulata*, während alle anderen Merkmale gleich sind. Doch ist hier das Loch für spätere Wuchsstadien nicht groß genug und es muß erweitert werden. Es erfolgt daher eine sekundäre Erweiterung dieser Apertur durch Auflösung der Schale in ihren zentralen Randbereichen (Abb. 33b).

Puncturella granulata baut ein ähnlich hoch gelegenes, in einem Loch mündendes Schlitzband wie *Rimula pycnonema*. Hier wird jedoch von Anfang an das Schlitzband so konstruiert, daß weder eine Anwachsstreifen-drängung noch eine sekundäre Öffnungsvergrößerung nötig wird. Der Rand der Öffnung ist durch Seitenwände zusätzlich hochgezo-

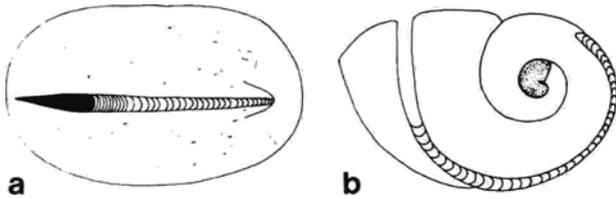


Abb. 32a. Bei *Scissurella costata* setzt der einfache Schlitz ein, nachdem das Sekundärgehäuse bereits eine Windung hat. Mit dem Vorwuchs des Gehäuses wird auch der Schlitz hinten verkürzt und hierbei entsteht ein regelmäßiges Schlitzband. b. *Rimula frenulata* - Jugendstadien besitzen einen, mit dem Gehäuse vorwachsenden Schlitz. Dieser wird beim Erreichen des Adultstadiums geschlossen, wobei ein Loch entsteht. Das Schlitzband wird anfangs von regelmäßigen Wuchsinkrementen gebildet, die mit Annäherung an das Loch gedrängt werden.

a. In the conch of *Scissurella costata* the slit forms after one whorl of secondary shell without slit had formed. With further growth the slit is closed by regular increments. b. *Rimula frenulata* at first has a very regular slit which is closed during later ontogenesis. The growth increments in the selenizone are regular at first, crowded later.

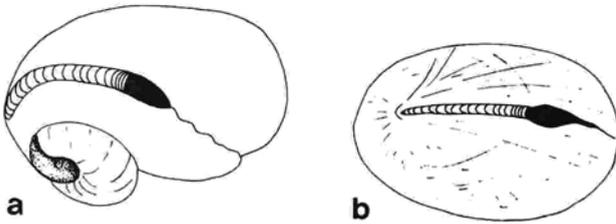


Abb. 33a. *Sinaxona* sp. ist eine trochoforme Scissurellide, deren Schlitz erst einsetzt, nachdem eine Windung des Sekundärgehäuses abgeschlossen ist. Vor dem Erreichen der ausgewachsenen Gehäusegestalt wird der Schlitz wieder geschlossen und das entstandene Loch kann später durch Anätzung der Ränder erweitert werden. Fundort: Lanzarote, Kanarische Inseln. b. *Rimula pycnonema* ist eine napfförmige Fissurellacee, deren Gehäuse einen Schlitz aufweist, der einige Zeit vor dem Erreichen der endgültigen Gehäusegröße geschlossen wird. Das dadurch entstandene Loch wird nachträglich durch Anätzen der seitlichen Ränder erweitert und nimmt eine spindelförmige Gestalt an. Fundort: Karibik bei Santa Marta.

a. The scissurellid *Sinaxona* sp. shows a slit that starts late and ends during late ontogeny. The hole can be widened secondarily by etching its margins. b. The fissurellid *Rimula pycnonema* shows a slit which is closed later and the hole is enlarged by etching its margins.

gen, wodurch die Ableitung der nach oben abströmenden Flüssigkeit erleichtert wird.

Bei *Puncturella*, *Diodora*, *Fissurella* und *Lucapina* rücken bei weiterem Vorwuchs des Schalenrandes die Wände der aperturalen Einbuchtungen wieder enger aneinander und der Schalenrand wächst im nachhinein ohne Einbuchtung fort (Abb. 34). Mit diesem Vorgang verbunden, schließt sich auch der Mantelrand wieder am Schalenrand und nur im Bereich der dahinter verbliebenen Öffnung ist er ebenfalls durchbrochen. Bei *Puncturella* liegt diese Schalen- und Mantelöffnung im vorderen Teil der Schale, bei *Diodora*, *Fissurella* und *Lucapina* in der Spitze des konischen Gehäuses. Diese Öffnung wird bei der Vergrößerung des Tieres durch zusätzliches Wachstum ebenfalls vergrößert, um die Aufgabe der Abwasserfortführung nicht zu verlieren. Dabei wird Schale resorbiert und das Loch in die bereits sekretierte Schale eingätzt. So kommt es also, daß mit der Schalenvergrößerung ein Verlust der Primär- und Sekundärschale einhergeht.

Im Falle von *Puncturella profundus* (Taf. 12/9), *Diodora italica* (Abb. 34b), *Diodora listeri* (Taf. 12/7) und *Fissurella nimbose* (Taf. 10/6) beginnt die Bildung der Bucht im mittleren Teil der Sekundärschale. Sie wächst zu einem Band aus, welches mit eckigen Kanten im frühen Teil des Tertiärgehäuses abrupt endet. Die Verschlussinkremente der apikalen Partien dieses Schlitzes sind von Anfang an gedrängt. Bei *Diodora listeri* und *D. italica* wird beim Weiterwachsen der Tertiärschale vom Zeitpunkt der Bildung der ersten kräftigen konzentrischen Rippen ausgehend, die so angelegte, apikale Schalenöffnung zu klein. Sie wird im folgenden durch Anätzung vergrößert, sodaß sie sich nach allen Seiten hin gleichartig erweitert. So wird allmählich das ganze primäre Schlitzband, schließlich das gesamte Primär- und Sekundärgehäuse weggeätzt und es entsteht die typische hantelförmige (schlüssellochförmige) apikale Schalenöffnung. Bei *Puncturella profundus* endet die Vergrößerung der apikalen Öffnung noch bevor die Primärschale völlig weggeätzt ist (Taf. 12/9).

Bei *P. acuminata* dagegen wird die gesamte Spitze des konischen Gehäuses allmählich aufgelöst.

Bei *Fissurella angusta* (Taf. 12/10), *F. nubecula* und *F. nodosa* (Taf. 12/8) wird von Anfang an die im Verlauf der Bildung des Sekundärgehäuses entstandene Mündungsrandbucht wieder geschlossen, sodaß ein ovales oder rundes Loch entsteht (Abb. 34a). Mit der Vergrößerung des Tieres und dem Ausbau der Tertiärschale wird das Loch vergrößert, indem seine Ränder zunehmend aufgelöst werden, sodaß auch hier alle frühen Gehäusepartien weggezätzt werden.

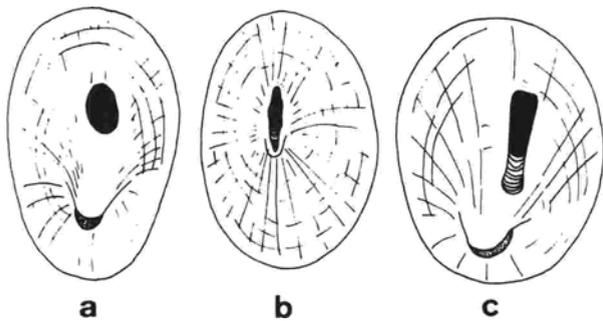


Abb. 34. Das Gehäuse von jugendlichen Individuen von *Fissurella nodosa* (a), *Diodora italica* (b) und *Diodora listeri* (c). Bei *Fissurella nodosa* ist kein anfängliches Schlitzband ausgebildet, während sich bei den anderen beiden Arten das apikale Loch aus einem Schlitz bildet, indem dieser sekundär verschlossen wird.

The conchs of juvenile individuals of *Fissurella nodosa* (a), *Diodora italica* (b) und *Diodora listeri* (c). *F. nodosa* shows only a hole from first formation onward, the other two develop a slit first.

Die Merkmale des Schlitzbandes oder des Lochs, wie sie sich beim Vorbau des Tertiärgehäuses ausbilden, dienen im wesentlichen dazu, die Gattungs- und Unterfamilien-Merkmale der heute gültigen taxonomischen Einteilung der Fissurelliden zu liefern. Dieses eine Merkmal erhält also einen Wert zugeordnet, der weit über dem der vorher geschilderten Merkmale der Primär- und Sekundärgehäuse eingeschätzt wird.

2.5.4 VERGLEICH MIT SCISSURELLIDEN

BATTEN (1975) äußerte die Vermutung, daß die konischen Fissurelliden mit den trochoform-spiraligen Scissurelliden eng verwandt seien, ja sogar, daß die Scissurelliden weiter nichts als adult gewordene larvale Fissurelliden darstellen. Aus diesem Grunde soll hier kurz auf die Morphologie des Gehäuses der Scissurelliden eingegangen werden. THIELE (1928-31) unterschied drei Gattungen der Scissurelliden, nämlich *Scissurella* mit normal trochoformer Schale und offenem Schlitz (Taf. 11/3), *Schismope* (Taf. 10/10) mit ähnlich geformtem Gehäuse, jedoch im Alter geschlossenem Schlitz und offen bleibendem Loch über der Mitte der letzten Gehäusewindung und *Incisura* (Taf. 10/9) mit nur 2-3 schnell im Querschnitt zunehmenden Windungen und offenem Schlitz. Die Arten innerhalb dieser drei Gattungen wurden durch die Berippung des Adultgehäuses unterschieden. Die Schalenstruktur des Gehäuses besteht nach BATTEN (1975) und eigenen Untersuchungen aus Kreuzlamellen, wie sie auch bei Fissurelliden entwickelt sind.

Aus den Gelegeklumpen von *Scissurella costata* (Abb. 9) schlüpfen nach etwas mehr als einwöchiger Entwicklung kriechende Jungtiere, die nicht mehr oder nur noch wenige Stunden schwimmen können, wie die Aufzucht solcher Gelege aus dem Mittelmeer ergab. Das Primärgehäuse von *Scissurella costata* besitzt eine Spiralrippen-Querrippen-Netzskulptur (Taf. 11/1,2), wie sie auch bei *Scissurella* sp. aus dem Roten Meer anzutreffen ist (Taf. 10/8). Bei letzterer Art treten Übergänge zum Radialrippentyp auf (Taf. 10/7), der dann bei *Scissurella* (= *Incisura*) *cingulata* (Taf. 10/9) *Sinezona* sp. (Taf. 10/10) und *Sinezona rimuloides* (BATTEN 1975, Fig. 15) entwickelt ist. Bei *Scissurella crispata* (Taf. 11/4) tritt eine einfache feine Quersteg-Tuberkel-skulptur auf. Eine Gliederung der in der Literatur unterschiedenen Gattungen und Untergattungen mit Hilfe der Primärgehäuse-skulptur ist nicht möglich. Die Verwertung dieses Merkmales würde zu einer, von der etablierten abweichenden systematischen

Gliederung führen.

Auf das Primärgehäuse folgt ein Sekundärgehäuse, jedoch kein Tertiärgehäuse wie bei den Fissurelliden. Das Sekundärgehäuse ist in seiner Skulptur deutlich vom Primärgehäuse abgesetzt. Sein Windungsquerschnitt nimmt allmählich zu und die spiralförmige Einrollung ist deutlich trochoform. Der Beginn eines Schlitzes ist das einzige Merkmal, welches einen noch schlitzlosen Anfangsteil des Sekundärgehäuses vom schlitztragenden Endteil desselben unterscheidet. Alle anderen Merkmale der Sekundärschale sind vom Beginn derselben bis zu ihrem Ende am Mündungsrand des ausgewachsenen Tieres gleich (Taf. 10/9, 10; Taf. 11/3,6). Das Schlitzband beginnt, nachdem 0,7 bis 1,5 Gehäusewindungen vom kriechenden Jungtier sekretiert wurden. Das Einsetzen des Schlitzes ist innerhalb einer Art nicht variabel. Bei *Scissurella costata* (Taf. 11/3) bildet sich eine erste Bucht am Mündungsrand nachdem das jugendliche Tier eine ganze Windung ohne Schlitz gebildet hat; bei *Scissurella* sp. aus dem Roten Meer setzt die Schlitzbildung noch später ein, bei *Scissurella crispata* dagegen früher (Taf. 11/6).

Die Ausbildung der zusätzlichen Schalenöffnung bei Fissurelliden gab Anlaß zu der Theorie, daß es eine Entwicklung gegeben habe, die von Formen mit einfachem Schlitzband zu Formen mit apikalem Schalenloch geführt habe. Diese Entwicklung solle sodann die phylogenetische Stellung der heutigen Fissurelliden widerspiegeln. V. IHERING (1922) vertrat die Meinung, daß *Fissurella* in ihrer Embryonalentwicklung zuerst eine *Emarginula*-Phase durchläuft, später eine *Rimula*-Phase, ehe schließlich die *Fissurella*-Phase erreicht ist. Zu ähnlichen Schlüssen kam BATTEN (1975): Dieser Autor interpretierte die Sekundärschale von *Fissurella nubecula* (BATTEN, Fig. 26) als von einer noch schwimmfähigen Larve abgeschieden. Er hypothetisierte, daß solche Formen der Fissurellen, deren Sekundärschale keinen Schlitz aufweisen, ihre Veligerphase im Ei abgeschlossen haben und dann als kriechende Tiere schlüpfen. Solche

Arten dagegen, deren Sekundärschale eine Öffnung oder einen Schlitz zeigt, sollen eine freischwimmende planktonische Phase aufweisen. BATTEN erweiterte diese Hypothese auch auf *Scissurella crispata* und *S. costata*, die beide Larven gewesen sein sollen, bis der Schlitz in Erscheinung tritt. Der Übergang vom schwimmfähigen zum nur noch kriechenden Tier wird aber vollzogen, noch ehe die erste Sekundärschale entsteht. Der Schlitz hat somit überhaupt nichts mit dem larvalen Dasein einer Fissurellide oder Scissurellide zu tun, sondern ist vielmehr eine sekundäre Anpassung an das benthonische Leben.

BATTEN (1975) äußerte die Meinung, daß die Fissurelliden, zu denen er auch die Scissurelliden rechnet, eine ungewöhnliche Variationsbreite hinsichtlich der Skulptur der "Larvalschale" besitzen, wodurch sie sich von den anderen Archaeogastropoden abheben. Diese Hypothese ist ebenfalls nicht haltbar. Sowohl im Falle von *Diodora italica* wie auch *Scissurella costata* wurde an lebenden Tieren gezeigt, daß die Sekundärschale nicht von einer "Larve" abgeschieden wird und schon gar nicht von einer freischwimmenden Form, sondern vom kriechenden, am Boden Nahrung sammelnden Jungtier.

BOUTAN (1885, Taf. 42, Abb. 4,5,7) verwechselte Individuen der Art *Scissurella costata* mit einer jungen *Fissurella* (oder *Diodora*) und meinte daher, daß *Fissurella* in ihrer Jugendentwicklung ein *Scissurella*-Stadium durchlaufe. BATTEN (1975) wies daher auf die außerordentliche Konvergenz zwischen *Scissurella* einerseits und vermeintlicher jugendlicher *Fissurella* andererseits hin. Er meinte, daß Scissurellen sich von den Fissurellen herleiten ließen, indem larvale *Fissurella*-Stadien erwachsen wurden. Diesem Irrtum BOUTAN's waren vorher auch schon COOKE (1895) und HYMAN (1967) aufgesessen. Bei der Abgrenzung der Fissurelliden und Scissurelliden von den restlichen Archaeogastropoden (Pleurotomariiden, Haliotiden, Throchiden) maß BATTEN auch der Skulptur des Primärgehäuses besondere Bedeutung bei. Er meinte, daß eine Skulptur, wie sie *Scissurella crispata* besitzt (BATTEN, Fig.8)

nur bei den Fissurelliden-Scissurelliden vorhanden ist, während alle anderen Archaeogastropoden glatte, ja polierte Primärgehäuseoberflächen besitzen sollen. Dieses Argument läßt sich nicht verifizieren wie eine Übersicht über die Skulpturen anderer Archaeogastropoden zeigt. Die Skulpturtypen der Primärschale wie sie bei Fissurelliden oder Scissurelliden auftreten, sind auch bei Arten anderer Archaeogastropodengruppen vorhanden (Kapitel 2.2).

Auch hinsichtlich der Morphologie der Radula sind Fissurellaceen nicht sonderlich den Scissurelliden ähnlich, wie BATTEN annimmt und eigene Untersuchungen ergaben (BANDEL & CHRISTIAENS, in Vorbereitung).

2.5.5 BEMERKUNGEN ZUM WERT DES SCHLITZES FÜR DIE SYSTEMATIK

Die Archaeogastropoden lassen sich nach THIELE's (1925) Gliederung in drei Gruppen aufteilen. Die erste, die Zeugobranchier, sind durch einen Schlitz, einem Loch oder einer Reihe von Löchern im Gehäuse charakterisiert und umfassen die Familien Pleurotomariidae, Haliotidae, Scissurellidae und Fissurellidae. Die zweite Gruppe umfaßt die Patellacea mit napfförmigem Gehäuse und einer docoglossen Radula. Die dritte Gruppe enthält meist mit spiraligem Gehäuse versehene Arten unter der Bezeichnung Trochacea und besitzt wie die Zeugobranchia eine rhipidoglosse Radula. Der Gehäuseschlitz oder das Loch stellt in der Auffassung von FRETTER & GRAHAM (1962) eine Lösung des Problems der Mantelhöhlen-Sauberhaltung dar, wie sie unter allen Gastropoden nur die Zeugobranchia entwickelt haben.

Betrachtet man einige andere Merkmale der Zeugobranchia als das Schlitzband, so erkennt man, daß tiefe Schnitte innerhalb der Untergruppen dieser Gruppe von Archaeogastropoden vorhanden sind. BATTEN (1975) hob hervor, daß die Pleurotomariiden und Haliotiden sich durch den Besitz einer Perlmutter-schicht auszeichnen, während Scissurelliden und Fissurelliden keine Perlmutter aber Kreuzlamellen besitzen. Wenn man die Morphologie der Radula be-

rücksichtigt, haben Pleurotomariiden und Haliotiden keine Gemeinsamkeiten. Dagegen paßt die *Haliotis*-Radula ganz gut zu solchen Formen der Trochaceen, die auch eine ganz ähnliche Schale und eine ähnliche Lebensweise besitzen. Vergleicht man etwa *Stomatella* mit *Haliotis* (Taf. 3/9; Taf. 4/1), so besteht der Unterschied zwischen beiden im wesentlichen nur noch im Schlitzband. Es ist also wahrscheinlich, daß die Gruppierung von Archaeogastropodenfamilien nach dem Merkmal Schlitz-Loch oder Loch nicht die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse widerspiegelt.

Doch tritt ein Schlitz nicht nur im Gehäuse von Zeugobranchiern unter den Archaeogastropoden auf. Auch *Seguenzia*, eine Trochacee, besitzt einen tiefen Gehäusesinus (BANDEL 1979b). Auch bei Mesogastropoden treten Formen auf, deren Gehäuse einen Schlitz aufweist. Bei den in Schwämmen aufwachsenden Siliquariiden ist ein Schlitzband entwickelt. Hier können auch Lochreihen auftreten, ähnlich denen im Schlitzband von *Haliotis*. Die planktonischen Atlantiden besitzen einen Mündungsschlitz, dessen Verschluss zu einem Kiel auswächst. Bei den fossilen Mollusken tritt ein Schlitz oder ein tiefer Mündungssinus in typischer Weise bei den Bellerophon-tiden auf. Sie werden zu den Gastropoden oder den Monoplacophoren gezählt, je nachdem ob man bei ihrer Rekonstruktion dem Weichkörper eine Verdrehung zubilligt oder nicht (RUNNEGAR & JELL 1976, SALVINI-PLAWEN 1980, YOCHELSON 1978). Nach ROLLINS & BATTEN (1968) sind einige Bellerophon-tiden zu den Monoplacophoren zu rechnen, andere zu den Gastropoden. Da beide aber gleichermaßen einen Schlitz oder Sinus besitzen, ist demnach der Schlitz nicht einmal als ein alleiniges Merkmal der Gastropoden zu werten, sondern findet sich auch bei anderen Molluskenklassen.

Der Schlitz tritt in der Regel erst spät in der Ontogenese auf. Bei Fissurelliden ist das artlich verschieden und erfolgt in irgendeinem Entwicklungsstadium des Sekundärgehäuses. Ein Schlitz oder Loch ist aber immer vorhanden, bevor sich die napfförmige Tertiärschale bildet. Bei

Scissurelliden beginnt die Entstehung des Schlitzbandes nachdem vom benthonischen Tier bereits eine dreiviertel bis eineinhalb Windungen umfassende Schale ohne Schlitz gebildet wurde. Bei den obertriassischen Pleurotomariiden *Worthenia münsteri* und *W. coralliophila* setzt der Schlitz nach 0,5 bzw. 1,5 Windungen des Sekundärgehäuses ein, ganz ähnlich, wie es sich auch bei zwei Arten rezenter Pleurotomariiden aus dem japanischen Meer beobachten ließ. *Haliotis lamellosa* und *H. tuberculata* (Taf. 4/1) beginnen mit dem Bau eines Schlitzes, nachdem das benthonische Tier auf das Primärgehäuse folgend, ein flaches Gehäuse von einer Windung ausgeschieden hat. Bei *Seguenzia* tritt der tiefe Randsinus erst auf, nachdem schon 2,5 Windungen des Sekundärgehäuses mit glattem Rand ausgeschieden sind (BANDEL 1979b). Die Atlantiden *Oxygyrus keraudrenii* (BATTEN & DUMONT 1976, Fig. 20,22,23) und *Atlanta inolinata* (BATTEN & DUMONT 1976, Fig. 48) dagegen zeigen die erste tiefe Mündungsbucht im Bereich des Übergangs von der Larval- zur Adultschale. PILKINGTON (1970) wies an einer lebenden *Atlanta* sp. nach, daß die Bucht und nachfolgend das erste Schlitzband schon vom fast ausgewachsenen Veliger gebildet wird.

Über die Präsenz eines Schlitzbandes im Gehäuse eines Mollusken lassen sich hypothetische Erwägungen über den Lebensort und die Lebensweise der jeweiligen Art anstellen. Die Aufgabe eines Schlitzes ist es ja Kot und Abwasser möglichst weit entfernt vom Frischwassereinstrom in die Mantelhöhle abzuleiten. Doch spricht die sehr unterschiedliche Lebensweise und Ernährungsart rezenter Besitzer eines Schlitzbandes gegen eine zu enge Auslegung. Die Pleurotomarie *Pterotrochus teramachii* lebt auf Weichböden im tiefen Wasser vor der Küste Taiwans und erbeutet hier ihre Nahrung, die aus diversen Schwämmen besteht. *Haliotis tuberculata* dagegen, ist ein Bewohner von Hartsubstraten des Litorals im Mittelmeer. Hier ist das meist nur im Dunkeln aktive Tier zu sehr raschem Kriechen auf felsigem Untergrund fähig auf seiner Suche nach Algenfilzen. *Scissurella costata*

ist sehr kleinwüchsig und lebt in Algenfilzen verborgen, meist im ruhigen Wasser der photischen Zone. Hier erbeutet sie Diatomeen und andere Kleinalgen. Innerhalb der Fissurelliden sind die Anforderungen an das Substrat aufgrund der Napfgestalt überall gleich. Der benötigte harte Untergrund kann aber ebensogut Fels sein, wie die Oberfläche größerer Schwämme oder das Wurzelwerk von Seegras. *Fissurella nodosa* schabt dabei vornehmlich Kalkalgen vom Fels des Gezeitenbereichs, *Diodora listeri* und *Diodora italica* fressen Schwamm- und Tunkatenkrusten von den Unterseiten von Steinen, *Fissurella angusta* ernährt sich wahrscheinlich, indem sie planktonische Organismen filtriert (BANDEL 1974). Die Atlantaceen dagegen sind räuberische planktonische Schnecken, die sich in keiner Phase ihres Lebens am Boden aufhalten.

Ein Schlitzband oder ein Loch im Gehäuse eines Gastropoden besitzt daher nicht den systematischen oder ökologischen Aussagewert, den manche Autoren ihm beimessen. Das hat große Auswirkungen auf die Interpretation fossiler Mollusken, da der Besitz eines Schlitzbandes bei einer Gastropodenschale in der Regel als eindeutiger Hinweis auf eine Eingruppierung bei den Pleurotomariiden gewertet wird (WENZ 1938-44; KNIGHT et al. 1960).

2.5.6 SCHALENPOREN

Das Tertiärgehäuse von *Puncturella granulata* aus 30 m Wassertiefe vor Georgia (Taf. 11/11), *Emarginula* cf. *rosea* aus 50 bis 60m Wassertiefe der Adria (Taf. 12/4), *Emarginula pumila* aus dem flachen Wasser der Karibik Kolumbiens (Taf. 10/1), *Emarginula papillosa* aus dem Mittelmeer südlich Siziliens (Abb. 36) und der fossilen *Emarginula münsteri* aus den obertriassischen Cassianer Schichten der Dolomiten bei Cortina d'Ampezzo (Abb. 37) besitzt Poren.

Bei *Puncturella granulata* ist die Austrittsöffnung der Röhren etwa 20 µm breit. Poren sind auf die Spiralfurchen beschränkt und folgen in regelmäßigen Abständen zueinander. Mit der Größenzunahme des Gehäuses

nimmt auch die Breite der Spiralrippen zu und im gleichen Verhältnis hierzu auch der Abstand der Poren zueinander. Etwa 40 Porenreihen (sovieler wie Spiralrippen) treten mit dem Beginn des Tertiärgehäuses auf, während das Sekundärgehäuse noch nicht von Kanälen durchsetzt ist.

Bei *Emarginula pumila* ist die Spiralberippung des Tertiärgehäuses etwas unregelmäßiger ausgebildet. Die Röhren treten aber ebenfalls in den Radialfurchen auf die Oberfläche aus. Etwa 45 Porenreihen sind ausgebildet, beginnend mit dem Bau des Tertiärgehäuses. Der Querbruch der Schale zeigt, daß die Röhren das Gehäuse von der Innenoberfläche bis zur Außenoberfläche in vertikaler Richtung durchsetzen. Der Kanal weist eine Breite von etwa 6 μm auf. Kurz vor seinem Austritt auf der Außenoberfläche erfolgt eine napfförmige Erweiterung von etwa 13 μm Durchmesser. Die Kreuzlamellenschicht der aragonitischen Schale wird vom Rohr in einer Weise durchsetzt, daß keine Einwirkung auf die Nadel-elemente der Struktur zu erkennen ist (Abb. 35).

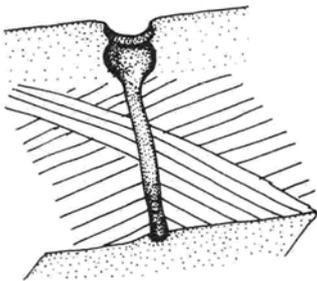


Abb. 35. Die Schale von *Emarginula pumila* zeigt im Querbruch den vertikalen Verlauf einer Röhre, die sich im Austritt auf die Schalenoberfläche becherförmig erweitert.
The shell of *Emarginula pumila* vertically sliced shows tubes, which at their end are widened.

Das zipfelmützenförmige Tertiärgehäuse von *Emarginula cf. rosea* ist von 17 - 18 kräftigen Spiralrippen bedeckt. Zwischen diese schalten sich bei zunehmendem Gehäusedurchmesser feine Spiralrippen ein. Den Anwachszonen folgende, regelmäßige Rippen

kreuzen die Spiralrippen, sodaß ein Muster rechteckiger Gruben zwischen den Rippen gebildet wird. Im Gehäuse jugendlicher Tiere münden in jede der hier etwa quadratischen Gruben 4 Röhren, sodaß jedes Viertel der Grube von einer Pore eingenommen wird. Später werden durch den hinzutretenden Mittelsteg die in Richtung zur Anwachsstreifung nebeneinanderliegenden Poren voneinander getrennt und es finden sich nun 2 - 3 übereinanderliegende Poren in jeder Grube (Taf. 12/4). Die die Schale durchsetzende Röhre ist hier etwa 10 μm breit und erweitert sich vor ihrem Austritt auf die Oberfläche zu einem bis zu 40 μm breiten Becher.

Bei *Emarginula papillosa* treten auf dem Tertiärgehäuse etwa 22 dornige Spiralrippen auf. Der Abstand zwischen ihnen nimmt mit zunehmender Gehäusebreite ebenfalls zu. Poren sind hier in den Furchen zwischen den feinen, regelmäßigen, konzentrischen Wülsten anzutreffen, die die Spiralrippen kreuzen. Anfangs sind in jeder nur kurzen Furche 1 - 2 Poren zu finden, später sind es in den längeren Furchen bis zu 8. Die Öffnung der Röhre nach außen mißt etwa 14 μm im Durchmesser.

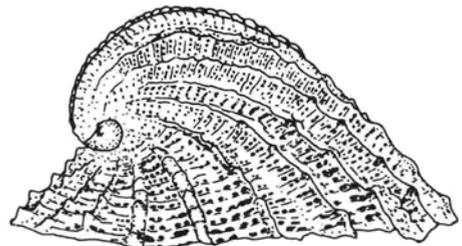


Abb. 36. Das Gehäuse von *Emarginula papillosa* besitzt den Anwachszonen folgende Porenreihen.
The conch of *Emarginula papillosa* shows pores that follow growth zones.

Die fossile *Emarginula münsteri* besitzt ein Gehäuse, welches in seiner Gestalt und Berippung dem von *Emarginula cf. rosea* sehr ähnlich ist. Hier bleibt die Zwischenrippe fein, sodaß sie nur einen dünnen Steg in den Gruben des Gehäusemusters bil-

det. In jeder Grube münden 4, nur durch den Mittelsteg voneinander getrennte Poren (Abb. 37).

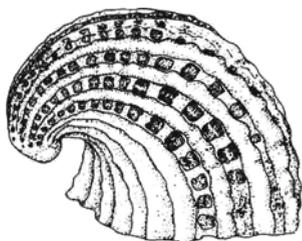


Abb. 37. Das Gehäuse der obertriassischen *Emarginula münsteri* aus den Dolomiten bei Cortina d'Ampezzo besitzt Röhren, die in je 4 Poren in jeder Grube des Gehäusemusters austreten.

The shell of the Upper Triassic *Emarginula münsteri* shows tubes within the shell, which open to the surface within grooves of the shell sculpture.

Bei Fissurellaceen auftretende Gehäuseporen stellen die Ausmündung von in vertikaler Richtung das Gehäuse durchsetzenden, im Querschnitt runden Röhren dar, die die Innenseite des Gehäuses mit seiner Außenoberfläche verbinden. Da die Poren regelmäßig in die Außenskulptur eingefügt sind, werden sie auch mit dieser zusammen angelegt. Die Röhre wird also in ihrer Position festgelegt, während die Periostracumstruktur der äußersten Gehäuseschicht gebildet wird. Sie ist bereits angelegt und wird nach innen ausgebaut, wenn das Gehäuse in der Folge durch mineralische Anlagerungen als der Kreuzlamellenstruktur verdickt wird. Die zellige Röhrenfüllung nimmt hierbei keinen Einfluß auf die Gestalt der Kreuzlamellenstruktur, die in ihrer direkten Umgebung aufwächst.

Die Gehäuseporen der Fissurellaceen erfüllen sicherlich eine Aufgabe, indem sie Ausläufern des Weichkörpers den Kontakt mit der Schalenoberfläche ermöglichen. Da jedoch über die Art der Zellen, die diese Röhren füllen und über die Gestalt des Weichkörperelements, welches die Außengrube der Röhre nichts bekannt ist, kann man nur vermuten, daß es sich um ein Sinnesorgan handelt.

Kanäle durchziehen auch die mineralischen Gehäuse von Polyplacophoren und einigen Muscheln. Bei den letzteren kennt man Poren bei marinen Vertretern der Gattung *Arca* und *Glycymeris* (WALLER 1980) sowie bei den im Süßwasser lebenden Sphaeriidae (SCHRÖDER 1907). Bei Polyplacophoren durchziehen 20 bis 30 µm breite Röhren die Schalenpannen und sind regelmäßig mit der Skulptur der Oberfläche verknüpft. In dieser Hinsicht sind sie vergleichbar mit Poren der Fissurellaceen. Hinsichtlich ihrer Gestalt und wohl auch ihrer Funktion unterscheiden sie sich aber von ihnen. Nach dem Verlust der Larvalaugen der zum Bodenleben übergehenden Trochophoralarven sind Schalenaugen und andere Organe der Ästheten (Röhrenfüllungen) die einzigen Lichtsinnesorgane der Polyplacophoren (FISCHER 1980). Fissurellaceen dagegen besitzen normale Augen unabhängig davon, ob sie nun ein von Poren durchsetztes Gehäuse haben oder nicht. Die Röhren (Ästheten) der Käferschnecken teilen sich zudem vor Erreichen der Schalenoberfläche in einzelne feinere Röhren auf, die dann auf der Oberfläche austreten (HAAS & KRIESTEN 1978; Abb. 1,2). Die Röhren der Fissurellen dagegen werden nach außen hin weiter und sind im Schaleninneren schmaler.

Die Röhrenbreite der Muscheln *Arca* und *Glycymeris* dagegen liegt mit 2 - 10 µm (WALLER, 1980) im Bereich von Fissurellen. Doch durchziehen hier die Röhren das Gehäuse nicht in vertikaler Richtung, und sie besitzen an ihrem Ende keine becherförmige Erweiterung. Auch sind Röhren bei *Glycymeris* und *Arca* nicht in regelmäßiger Weise mit der Außenskulptur verbunden (WALLER 1980, Fig. 17 - 22). Sie sollen nachträglich in die mineralische Schale eingeätzt worden sein und von einer einzigen Zelle eingenommen werden (WALLER 1980). WALLER meint, daß die wahrscheinlichste Aufgabe der Mantelfortsätze auf die Schalenoberfläche bei *Arca* und *Glycymeris* darin gelegen ist, Bohrorganismen abzuwehren. Die Schalenporen von *Pisidium* und *Sphaerium* werden erst nachträglich durch die Kalkschale von innen her durchgeätzt und erst nach dem Schlüpfen aus dem Kiemenbrutbeutel angelegt, wie ei-

gene Beobachtungen ergaben.

Es zeigt sich also, daß die bei den verschiedenen Molluskengruppen auftretenden Schalenporen beträchtliche Unterschiede aufweisen. Der Nachweis, von in die Schale vordringenden Fortsätzen des Mantels auch bei einigen Schnecken, zeigt aber, daß die von SCARLATO & STAROBOGATOV (1978) vorgeschlagene Neugliederung der Molluskengruppen nach der Entwicklung von Poren zweifelhaft ist. Die Autoren gliedern die

Muscheln aus den Conchifera aus und stellen sie in die Nähe der Polyplacophoren, weil bei beiden Gruppen die kalkige Schale von winzigen Fortsätzen des Mantels durchsetzt werde. Bei anderen conchiferen Mollusken außerhalb der Muscheln sei das nicht der Fall. Da Schalenporen auch bei Muscheln eher die Ausnahme sind und nun auch bei Schnecken Poren nachgewiesen sind, ist diese systematische Umstellung im Molluskensystem unnötig.

3 ONTOGENESE DES GEHÄUSES VON QUENSTEDTOCERAS UND VERGLEICH MIT DER EMBRYONALBILDUNG BEI ANDEREN CEPHALOPODEN - ONTOGENY OF THE SHELL OF QUENSTEDTOCERAS AND COMPARISON WITH EMBRYONIC DEVELOPMENT OF OTHER CEPHALOPODS

Shape and construction of the ammonitella: The ammonitella consists of a spherical to spindle-shaped first chamber and a convolute whorl around it. With secretion of the cup-like earliest shell portion, growth of an inner shell-lip ends before the embryonic shell is completed. The outer wall of the whole embryonic conch is covered by tubercles on a smooth background. These as well as the whole outer shell consist of a prismatic aragonitic layer that has grown into it from the inside of the shell. An additional prismatic layer grew afterwards on the inner surface of the conch covering all inner and outer walls, in greatest width at the base of the first septum. The latter shows subprismatic aragonitic structure and continues into layers that cover the inner wall of the second chamber. The round aperture of the first septum is as wide as the whorl is high and is oriented vertically above the blind end of the inner lip. In marginal position the septum is inclined to the inner and outer walls and almost continuous with the inner lip. The first segment of the siphuncular tube consists of organic material attached to the inner wall by numerous fibers among them the "prosipho". It is attached to the first septum by way of prismatic crystals arranged so that space remains open between

them. The second septum is nacreous and continuous into the organic second segment of the siphuncular tube. The latter is attached to the end of the first segment by a mineralized prismatic ring and a porous layer below it. The third septum, like the 2nd, is twisted backwards with its nacreous septal neck, but in contrast has a forward turned prismatic neck. From the 4th septum onwards, nacreous septal necks are bent forward and the siphuncular tube no longer is continuous with septal layers. Muscle scars in the second chamber consist of prismatic cushion-like structures, and are paired and situated on top of the first septum. In the third chamber the pair is present on the internal shell wall. From 4th chamber onwards only one scar remains in the most backward internal position of each chamber.

3.1 FORM UND ZUSAMMENSETZUNG DER AMMONITELLA

Das frühontogenetische Gehäuse der Ammoniten ist bei Arten sehr verschiedenen Alters und unterschiedlicher systematischer Einheiten sehr ähnlich ausgebildet (ERBEN et al. 1969). DRUSHCHITS & KHIAMI (1969) bezeichneten dieses Gehäuse, welches sich

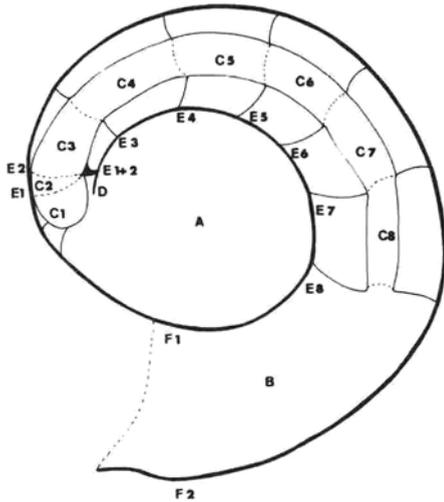


Abb. 38. Schematische Darstellung des Embryonalgehäuses (=Ammonitella) eines *Baculites*. Die Ammonitella besteht aus dem kugelförmigen inneren Protoconch (A) und der konvolut gewundenen Windung (B) in der die Wohnkammer über den Siphonalkanal (C) mit dem gekammerten Gehäuseteil in Verbindung steht. Der Siphon setzt sich aus einzelnen Segmenten zusammen, dessen erstes, das Caecum, blind endet (C1). Die Folgenden sind röhrenförmig ineinandergesteckt (C2-C8). Der Protoconch besitzt eine freie Innenlippe (= Flansch) (D) und wird vom ersten Septum abgeschlossen (E1). Der Verlauf dieses Septums (E1) unterscheidet sich von dem des zweiten Septums (E2), so daß letzteres zum Teil auf ersterem reitet (E1 u. 2). Nach der Bildung des Protoconchs, dessen Rand allseitig vorwächst, setzt sich das Wachstum nur noch auf der Außenseite (F2) fort (Ventralseite, Externseite) und hört mit der Innenlippe (D) auf der Innenseite (F1) auf. (Dorsal- oder Internseite).

Schematic drawing of the embryonic conch (ammonitella) of a *Baculites* from the Campanian of Jordan. The spherical inner chamber (protoconch) (A) is covered by the convolute whorl (B) in which the living chamber through the siphuncular tube (C) is connected to the chambered part of the conch (phragmocon). The siphuncle consists of segments, the first of which ends blindly (caecum) (C1), the remaining are tube like and are fitted into each other with their ends (C2-C8). The first septum (E1) is oriented differently than the second septum (E2) which partly rests on it (E1 and E2). After secretion of the initial cup (protoconch) which grew on all margins, growth continued only on the outer side (F2) (ventral, external side), and stopped with the inner lip (flange) (D) on the inner side (F1) (dorsal, internal side).

deutlich vom übrigen Gehäuse abgrenzen läßt, als Ammonitella, eine Bezeichnung, die auch von KULICKI (1974, 1975, 1979) und TANABE et al. (1979) aufgegriffen und benutzt wurde. Sie soll auch im folgenden Verwendung finden, unabhängig davon, ob nur

das Ammonitella-Stadium fossil erhalten blieb oder die Ammonitella vom folgenden Gehäuse teilweise überwachsen wurde und so zum "Nucleus" wurde.

Die Ammonitella setzt sich im wesentlichen aus zwei Teilen zusammen, einem inneren und einem äußeren (Abb. 38, Taf. 13/1,2). Der innere Teil wird im folgenden Protoconch genannt (ERBEN, FLAJS & SIEHL 1969); er ist von fast kugelig bis spindelförmiger Gestalt (Abb. 39, Taf. 13/1,2). Der äußere Teil umfaßt den Protoconch in einer vollständigen, planispiralen und konvoluten Windung. Diese 2. Windung umfaßt und bedeckt den Protoconch auch auf den Seiten weitgehend, so daß die Protoconchwände zum großen Teil zu Innenwänden der Ammonitella werden (Abb. 40). Die Mündung des Protoconchs ist ebenso breit, wie das Gehäuse (Abb. 39).

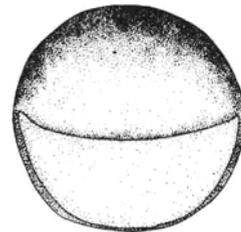


Abb. 39. Vorderansicht des Protoconchs mit der breiten, flachen Apertur und der Innenlippe, die die ganze Gehäusebreite einnimmt. Frontal view of the initial cup (protoconch) with its wide, low aperture and the inner lip (flange) present along the whole width of the conch.

Am Übergang zur planispiralen 2. Windung der Ammonitella findet nur die Außenlippe der Protoconchmündung eine Fortsetzung, während die Innenlippe bestehen bleibt. Letztere nimmt die ganze Breite des Gehäuses ein und endet abrupt an den seitlichen, vertikalen Flanken der 1. Windung (Taf. 16/1). Im apikal geöffneten Protoconch erscheint die Innenlippe als in den Innenraum hineinragende Leiste (Taf. 16/1). In der Literatur hat sie die Bezeichnung Flansch (=flange) erhalten.

Die Wandstruktur des Protoconchs ist nicht überall gleich. An der Innenlippe wird eine an organischer Substanz reiche, wenig kristalline Lage von einer inneren Prismenschicht unterlagert. Am Innenlippenrand ist die Prismenschicht etwas mächtiger (0,004 mm) als etwas vom Rand entfernt (0,001 mm). An der Kante der Innenlippe sind die Einzelkristallite vertikal zur Oberfläche angeordnet (Abb. 42, Taf. 16/2). Apikal der Innenlippe ist eine an organischem Material reiche Zwischenschicht (0,001 mm dick) von einer dünnen inneren Prismenschicht unterlagert und von einer zur zweiten Windung gehörigen äußeren Prismenschicht überlagert (Abb. 41, Taf. 15/5). Die Nadelkristallite beider Prismenschichten zeigen eine schwach sphärolitische Anordnung mit der Spitze der Sphärolit-sektoren zur Schalenoberfläche hin ausgerichtet.

Dort, wo der Protoconch nicht von der zweiten Windung der Ammonitella überdeckt wird, somit Außenwand ist, fehlt die als Innenaufgabe der 2. Windung entstandene äußere Prismenschicht. An ihre Stelle tritt eine andersartige Prismenschicht, die etwa 0,002 mm dick ist und sich in der ganzen Außenschale der Ammonitella und nur dort findet (Abb. 41, Taf. 14)1-3).

In ihr sind die Kristallite ebenfalls schwach sphärolitisch ausgebildet, wobei die Spitzen der Sphärolit-sektoren aber in der an organischem Material reichen zentralen Schicht wurzeln, von der auch die Sphärolit-sektoren der inneren Prismenschicht ausgehen, aber nach innen weisen. Die Außenwände der Ammonitella sind mit warzenähnlichen Tuberkeln von 0,0015 - 0,0025 mm Durchmesser in lockerer Anordnung und ohne besonderes Muster bedeckt. In diese hinein setzen sich die Kristallite der äußeren Prismenschicht fort (Taf. 14/4) und treten als Körnchen auf ihrer Oberfläche in Erscheinung (Taf. 13/7). Im folgenden wird die Außenschicht als Tuberkel-Prismenschicht bezeichnet. Sie bedeckt nur die Außenschale der Ammonitella und greift auch im Bereich der Innenlippe der Apertur nur ein kurzes Stück ins Gehäuseinnere vor

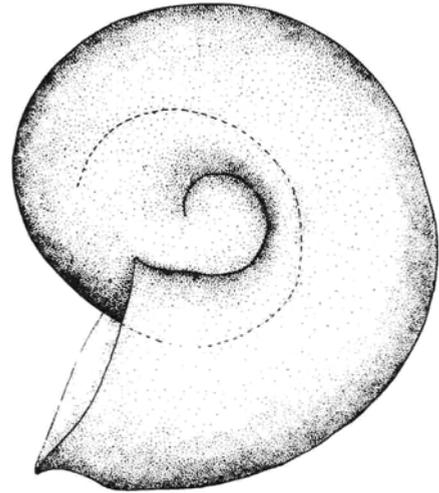


Abb. 40. Darstellung der Außenschale der Ammonitella, wie sie vor der Mineralisierung vorlag. Die 2. Windung überlappt auf die Seiten des Protoconchs, der gestrichelt dargestellt ist.

The outer shell of the ammonitella as it detached from the gland cells of the mantle edge and before mineralization. It covers much of the initial shell-cup (stippled line).

und endet dort direkt über dem Caecum (Taf. 18/1). Wo die 3. Windung des Nach-Ammonitella-Gehäuses die Tuberkel-Prismenschicht mit einer inneren Prismenschicht überdeckt, zeichnen sich die Tuberkel in Hügelstrukturen den Innenaufgabe ab (Taf. 14/5,6). Diese sind pultförmig mit flach geneigter Seite nach hinten und steiler Flanke nach vorne (Taf. 14/6). Wo sich die Tuberkel-Prismenschicht der Protoconch-Außenschale mit der ersten Windung trifft, stoßen beide Schichten in einer Naht aufeinander. An der Nabelnaht erscheinen die Kristallite gleichartig verkürzt, bis beide Schichten ausgelaufen sind (Taf. 14/2).

Unter der Tuberkel-Prismenschicht folgt im Bereich der Apertur des Protoconchs eine dicke innere Prismenschicht, die mitten auf der Außenlippe abrupt endet (Taf. 15/2). An den Flanken der Mündung des Protoconchs endet die Prismenschicht in einem Wulst immer dort, wo das erste Septum sich von der Wand abhebt (Abb. 43). Die Schicht setzt sich nach hinten in den Protoconch hinein fort und ist dort identisch mit der inneren Prismenschicht (Taf. 15/4). Sie ist unter den außen exponierten Protoconchwänden

dicker als dort, wo der Protoconch von der 2. Windung überdeckt wird (Taf. 15/5). Die unter der Prismenschicht gelegene subprismatische Schicht, die reich ist an organischen Einlagerungen, ist hier geringmächtig und wird ebenfalls zum randlichen Wulst hin dicker (Taf. 15/4).

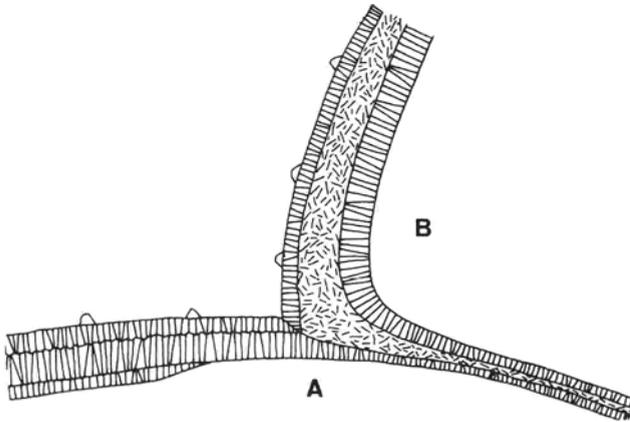


Abb. 41. In der Suture zwischen Außenwand des Protoconchs und Außenwand der zweiten Windung sind die Schichten in ihrem Verlauf eingezeichnet.

Course of the different layer at the suture between initial cup (protoconch) (A) and whorl (B).

Das erste Septum verschließt den Protoconch bis auf eine zentrale runde Öffnung (Taf. 18/1), die einen Durchmesser aufweist, welcher der Höhe der Protoconchmündung entspricht. Das erste Septum ist also im zentralen Bereich der Mündung nur unvollständig erkennbar (Abb. 43). Seine Lage auf der Außenlippe wird nur durch das Ausklingen der vom Protoconchinneren herkommenden Prismenschicht und durch die verdickte subprismatische zentrale Schicht bezeichnet. In randlicher Position ist das Septum aber deutlich von der Schale abgesetzt, von der es sich als undeutlich prismatische sehr feinkörnig kristalline, eigenständige Wand ablöst (Abb. 43). Die Struktur gleicht der der subprismatischen zentralen Schicht des Protoconchs und der folgenden Ammonitella-Schale und nicht der der inneren Prismenschicht. Die vom Protoconchinneren kommenden Schichten finden im Septum keine Fortsetzung. Das Septum greift randlich in

die Protoconchmündung zurück, sodaß die Apertur erhaben ist, während seine Flanken schräg nach hinten geneigt sind (Abb. 43, Taf. 17/2). An der Verhaftung zur Außenwand setzt es sich in einer allmählich in ihrer Dicke abnehmende Prismenschicht fort, die die Innenauskleidung der zweiten Kammer bildet (Taf. 15/2,3). Es liegt der Innenlippe des Protoconchs außen auf, wobei es sich in der zentralen und randlichen Mündungsposition von diesem rasch abhebt (Abb. 43, Taf. 15/3) und vertikal aufrichtet. Dazwischen bildet es eine Fortsetzung der Innenlippe, ist dieser aber immer deutlich von oben her aufgesetzt (Abb. 43). Von der Stelle, wo die Innenlippe an der Seitenwand des Protoconchs endet, greift der Ansatz des Septums weit ins Protoconchinnere zurück (Taf. 15/7).

Dem Aperturrand des ersten Septums liegt das erste Siphonalrohr-Segment auf, welches die Apertur als gerundeter, nach hinten gerichteter Blindsack (Caecum) schließt (Taf. 16/1,3). Das Siphonalrohrende ist halbkugelig und besteht, vom Anheftungs-bereich zur Apertur des ersten Septums abgesehen, aus organischem Material (Taf. 16/4,5). In der Mittelebene sitzt die prismatisch-sphärolitische Aragonitverhaftung fest und lückenlos der Außenwand auf (Abb. 42) und innen ist sie dem hier kurzen ersten Septum verankert.

In seitlicher Aperturlage ist zwischen der sphärolitisch-prismatischen Septenwand eine schmale Zone eingeschaltet, in der Kristallite in lockerer Anordnung aufgewachsen sind, so daß zwischen ihnen Lücken verbleiben. Diese poröse Schicht zwischen Septum und Siphoverheftung verbindet die Innenseite des Siphonalstranges mit dem Innenraum der ersten Kammer, die durch den Protoconchinnenraum gebildet wird. Die Ausmündung der porösen Schicht ist in einem schmalen Spalt zwischen der Wand des ersten Siphonalrohrsegments und dem ersten Septum lateral gelegen (Taf. 16/6).

Das Caecum ist mit den verschiedenen Wänden der ersten Kammer durch organische Lammellen verhaftet, die sowohl an der

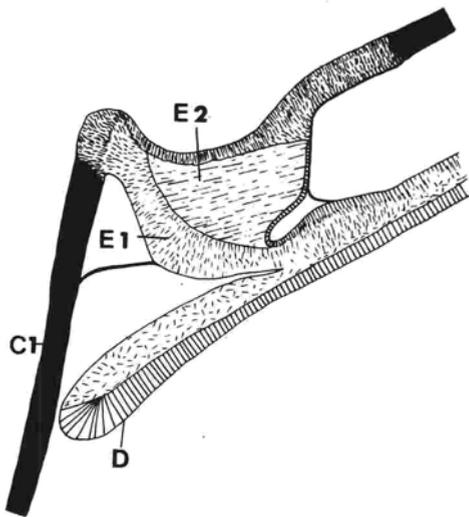


Abb. 42. Innenlippe des Protoconchs (D) mit aufsitzendem ersten Septum (E1) und auf diesem aufgesetztem Rudiment des zweiten Septums (E2). An das erste Septum ist das Caecum (C1) angeheftet, am Septenkragen des zweiten Septums ist das hintere Ende des Segments des dritten Siphonalrohres verankert.

Inner lip (D) of the initial shell cup with first septum (E1) attached to it. The second septum in this median inner section is rudimentary (E2). The first segment of the siphuncular tube (C1) is attached to the first septum (E1) and the third segment to the rudiment of the second segment (E2).

Innenlippe (Taf. 17/6) und an der Protoconchaußenwand (Taf. 17/4) enden. Diese organischen Häutchen vereinigen sich mit den äußersten organischen Lagen der Caecumwand (Taf. 16/4,5), die überall eine gleichbleibende Dicke von 0,0015 mm aufweist (Taf. 16/5). Die Verankerungshäutchen des Caecums zur Kammerinnenwand sind unterschiedlich ausgebildet und bei Individuen der gleichen Art verschieden (Taf. 16/1, Taf. 17/1,2). Das betrifft sowohl ihre Lage als auch ihre Länge und Breite. Bei *Quenstedtoceras* zeigen verschiedene Individuen weit in den Protoconch vorgreifende Membranen (Prosipho) neben kurzen Membranen im Bereich des aperturalen Caecums (Taf. 16/1). Andere Individuen besitzen nur kurze Membranen, die das Caecum seitlich mit der Wand verhaften (kein Prosipho) (Taf. 17/1,2).

Neben der Apertur des ersten Septums sind links und rechts der Apertur im nach hinten vertieften Bereich eiförmige, 0,03mm

breite Muskelanheftungs-Polster ausgebildet (Taf. 18/4), die der inneren Prismenschicht der Kammerinnenauskleidung eingelagert sind. In ihnen ragen einzelne Prismenbündel über die Oberfläche hervor, die dem Muskelgewebe eine gute Verbindungsmöglichkeit zur mineralischen Schale boten (Taf. 18/3).

Das zweite Septum zeigt einen vom ersten Septum sehr verschiedenen Verlauf (Taf. 18/1,2). Es teilt eine zweite schmale Kammer ab, die durch das zentrale Siphonalrohr räumlich in zwei keilförmige Kammerteile aufgetrennt wird. Das Siphonalrohr liegt in seinem zentralen Teil der Außenwand an und besteht hier innen (dorsal) nur aus dem Septenkragen (Abb. 42, Taf. 16/3). Das zweite Siphonalrohrsegment besteht aus dem dreieckigen Ausschnitt eines runden Rohres (Taf. 16/1, Taf. 18/2). Der kurze Teil ist dem ersten Septum über der Innenlippe aufgesetzt. Eine eigentliche Septenwand fehlt hier, findet sich dagegen seitlich (Abb. 42) davon. Das 2. Septum sitzt ventral unvermittelt der Außenwand an (Taf. 16/7) und reitet in seinem Verlauf zum Teil auf dem 1. Septum (Abb. 43). Es besteht aus einer sehr dünnen apikalen Prismenschicht auf der eine aus nur 3 Perlmutterlamellenlagen bestehende Perlmutter-schicht folgt (Taf. 15/6), die von einer dünnen Prismenschicht überlagert wird. Der nach hinten umgeknickte (retrochoanitischen) Septenkragen weist ebenfalls Perlmutterstruktur auf. In der ventralen Verhaftung des 2. Siphonalrohrsegments zur Außenwand ist nur dieser Perlmutterkragen vorhanden (Abb. 43). Seitlich setzt sich der Perlmutterkragen in die organischen Lamellen fort, die das freie Siphonalrohrsegment bilden. Letzteres geht in seinem apikalen Ende in einen prismatisch-sphärolitischen Anheftungsring über, der nur direkt über der Innenlippe fehlt. Das mineralische Rohrende überlappt mit der aperturalen Verhaftung das Caecum und ist diesem aufgesetzt. Somit fallen die porösen Zonen, die die erste und die zweite Kammer mit dem Siphonalrohrinneren verbinden, in den gleichen ringförmigen Bereich und sind räumlich nicht voneinander getrennt (Taf. 16/1,6).

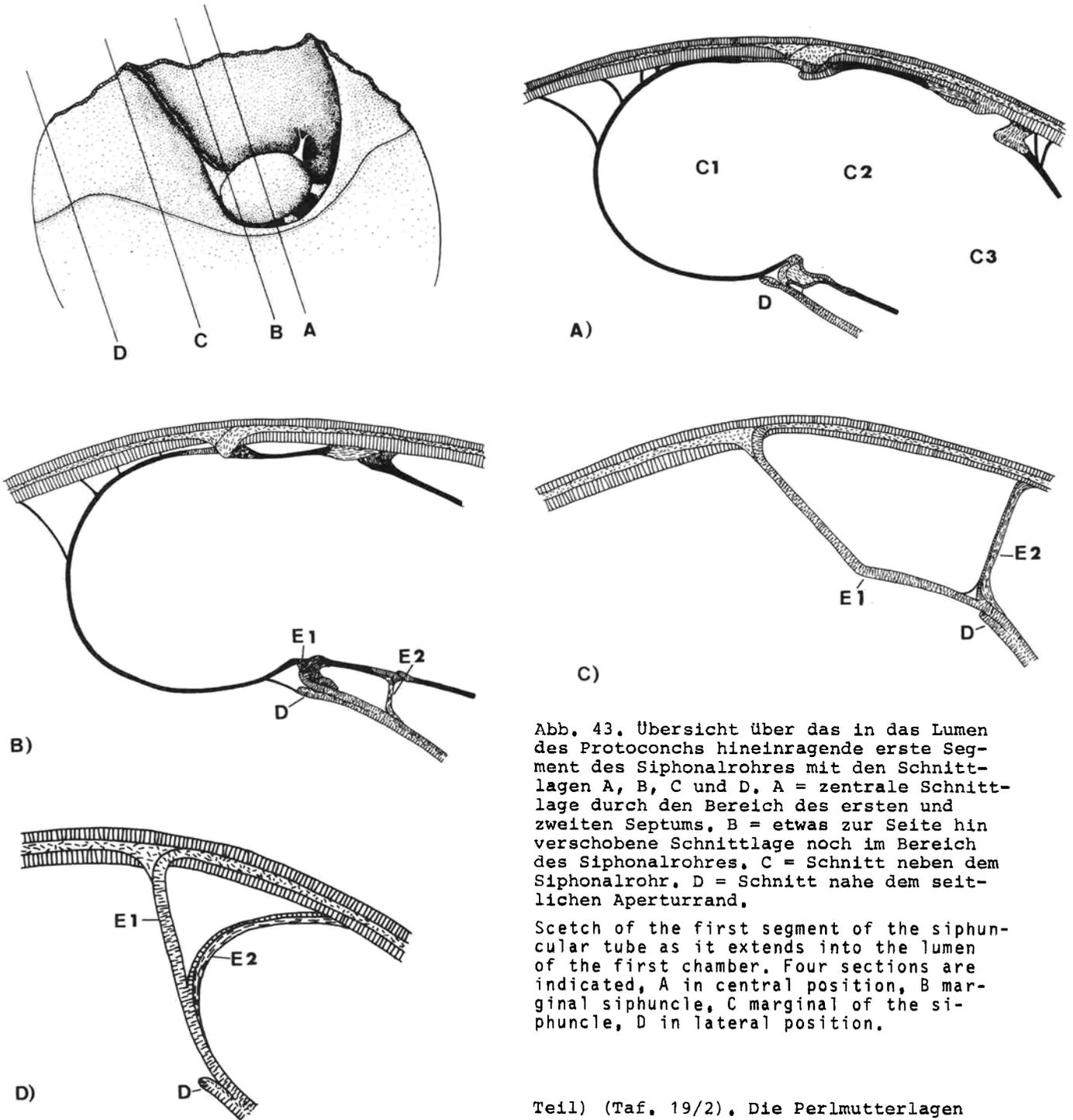


Abb. 43. Übersicht über das in das Lumen des Protoconchs hineinragende erste Segment des Siphonalrohres mit den Schnittlagen A, B, C und D. A = zentrale Schnittlage durch den Bereich des ersten und zweiten Septums, B = etwas zur Seite hin verschobene Schnittlage noch im Bereich des Siphonalrohres, C = Schnitt neben dem Siphonalrohr, D = Schnitt nahe dem seitlichen Aperturrand,

Sketch of the first segment of the siphuncular tube as it extends into the lumen of the first chamber. Four sections are indicated, A in central position, B marginal siphuncle, C marginal of the siphuncle, D in lateral position.

Das 3. Septum wird in der Mitte vom Siphonalrohr durchsetzt, das sich nun allseitig von den Wänden gelöst hat (Taf. 18/1,2). Es sitzt unvermittelt den Kammerwänden an und setzt sich aus einer dünnen apikalen Prismenschicht, einer dickeren zentralen Perlmutterlamelle und einer aperturalen Prismenschicht zusammen,

Der Septenkragen ist zweiteilig. Einer ragt nach hinten (retrochoanitischer Teil) (Taf. 19/1) und ein zweiter ist zur Wohnkammer hin ausgerichtet (prochoanitischer

Teil) (Taf. 19/2). Die Perlmutterlamellen setzen sich unter spitzem Winkel nur in den hinteren Septenkragen fort, Dadurch sind die einzelnen Plättchen in der Knickstelle voneinander gelöst und zwischen ihnen sind Hohlräume ausgebildet (Taf. 19/1). Die Perlmutterlamellen setzen sich ohne Bruch in die organischen Lagen des Siphonalrohres fort, verbinden sich jedoch nur mit den Lagen der äußeren Hülle des 3. Siphonalrohrsegments (Abb. 44). Die innere Hälfte des organischen Siphonalrohres endet in prismatischer Verhaftungsstruktur, die den perlmutterigen Siphonalkragen mit sphärolitisch-prismatisch ausgerichteten Nadel-

kristalliten bedeckt. Diese Schicht setzt sich nach vorne hin fort und bildet den sphärolitisch-prismatischen prochoanitischen Septenkragen des 3. Septums (Taf. 19/2).

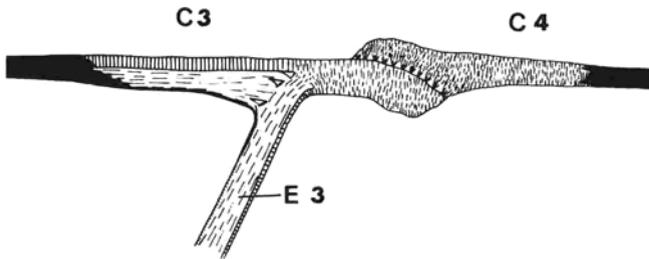


Abb. 44. Septenkragen des 3. Septums mit perlmutterigem, retrochoanitischem Septenkragen.

Septal neck of third septum with nacreous retrochoanitic and prismatic prochoanitic neck.

Auf der Innenwand (dorsal) der 3. Kammer sind zwei ovale Muskelanheftungspolster ausgebildet, die in zentraler Position links und rechts vor der Apertur des Septums liegen (Taf. 18/1,5). Sie sind an erhabenen Prismenbündeln und eingetieftem Rand deutlich von der Innenoberfläche der Kammer abgesetzt (Taf. 18/5).

Das 4. Siphonalrohrsegment ist dem zur Wohnkammer hin vorgewölbten Kragen des 3. Septums in seinem Ende randlich und innen mit einem sphärolitisch-prismatischen, ringförmigen Kristallwulst verhaftet (Taf. 19/2). Im 4. Septum besteht der perlmutterige, retrochoanitische Siphonalkragen nur noch aus schwach erkennbaren Rudimenten. Das sphärolitisch-prismatische, mineralische apertural Ende des 4. Rohrsegments bildet nun den größten Teil des zurückgewendeten Kragens. Die Perlmutterlagen des 4. Septums sind nach vorne geneigt, und ihnen ist ein sphärolitisch-prismatischer, prochoanitischer Septenkragen als Fortsetzung des 4. Rohrsegments aufgesetzt. In der 4. Kammer befindet sich auf der inneren (dorsalen) Schalenoberfläche unter der Septenapertur eine einheitliche ovale Muskelverhaftungszone, die in

den vom 3. Septum gebildeten Innensattel vorgreift (Taf. 18/1). In den nun folgenden Kammern verbleiben die Muskelanheftung in der gleichen Position (Taf. 18/4).

Im 5. Septum ist die Perlmuttersschicht unter dem prochoanitischen Septenkragen vorhanden (Abb. 45), nicht mehr dagegen im retrochoanitischen Teil der Siphonaldute. Somit ist im Bereich der Verbindung des Septums zum Siphonalkanal die Struktur erreicht, die im folgenden Adultgehäuse beibehalten wird. Organische Lagen des Siphonalrohres finden nun keine Fortsetzung mehr in Perlmutterlamellen der Septen.

Die Außenwand der 2. Windung besteht aus der äußeren Prismenschicht (Tuberkel-Prismenschicht). Diese Schicht endet am Aperturrand der Ammonitella (Taf. 14/7). Sie wird in von einer subprismatischen bis subperlmutterigen Schicht unterlagert, die reich ist an organischem Material (Taf. 14/3). Diese Schicht wird zunehmend mächtiger und stellt die aperturale Fortsetzung der Septenperlmutter dar. Den Abschluß nach innen bildet eine dünne innere Prismenschicht.

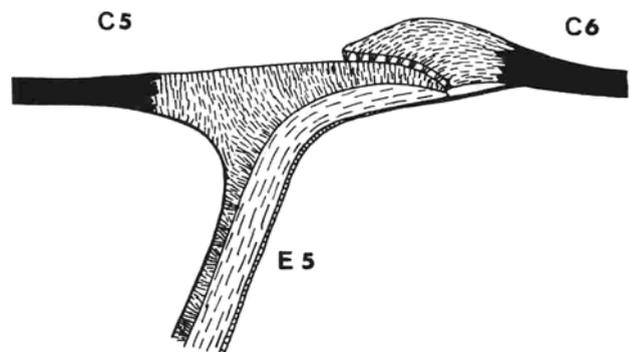


Abb. 45. Septenkragen des 5. Septums mit prismatischem, retrochoanitischem Septenkragen.

Septal neck of the fifth septum with a prismatic retrochoanitic and a nacreous-prismatic prochoanitic part.

Nahe der Apertur der Ammonitella verdickt sich die mittlere Schicht und besteht nun aus Perlmutterlagen. Zum Müngunstrand hin nimmt diese Schicht in ihrer Mächtigkeit

keit rasch ab, und direkt an der Apertur ist nur die äußere Prismenschicht vorhanden. Die Adultschale ist der Innenschicht verhaftet und sitzt dem Perlmutterpolster auf, allerdings im direkten Kontakt nur zur dünnen, inneren Prismenschicht. Die erste Adultschale setzt sich aus den drei aus der Literatur bekannten Schichten zusammen: äußere Prismenschicht, zentrale Perlmutter-schicht und innere Prismenschicht (Taf. 14/9). Während die äußere Prismenschicht der inneren Prismenschicht des aperturalen Perlmutterpolsters der Embryonalschale direkt aufgelagert und verhaftet ist, ist in aperturaler Richtung die äußere Tuberkel-Prismenschicht nicht mit der ersten Adultschale verwachsen (Taf. 14/7,8). Zwischen beiden Gehäuseteilen bleibt ein Spalt frei, der in dem Bereich anzutreffen ist, in dem sich nach anfänglicher Verengung die Apertur der Ammonitella wieder erweitert.

3.2 BILDUNGSGESCHICHTE DER AMMONITELLA - RECONSTRUCTION OF THE AMMONITELLA-ONTOGENY

Baculites and *Quenstedtoceras* produced round eggs of about 1 mm diameter. From these miniature adult-like young hatched. In the course of its formation the embryonic shell remained connected to the gland cells of the mantle that grew over the visceral mass. When the whole outer shell of the ammonitella had been secreted, a new attachment between animal tissue and shell formed on the inner side of the inner lip of the initial shell cup. Now mantle tissue detached itself from the conch margin. Later the shell was mineralized, basically in the same way as the shell of recent archaeogastropods, by growth of aragonitic needle shaped crystallites into the organic primary shell. Only the outer shell mineralized at first, later prismatic layers covered the internal walls, too. An extension of the visceral mass differentiated into the siphuncular cord. The visceral mass, aside from this cord and the tissue shell attachment, retracted from the first chamber. A thin organic and elastic membrane was secreted and attached to the aperture of

the initial shell cup by a prismatic ridge. It formed the base for the mineral layers of the first septum which reflects in its shape the morphology of the visceral mass pressing against the organic membrane. When the septum was completed tissue-shell attachment migrated onto its apertural surface forming two muscle scars. Now the siphuncular cord formed its first blind segment of the siphuncular tube attached by membranes to surrounding shell walls. Communication between the closed-off first chamber and siphuncle existed in a porous zone between first septum and first tube segment. Upon completion of the first chamber buoyancy control of shell was possible, but embryonic development within the egg capsule was continued until several chambers had formed in the ammonites studied here. Septum and tube formation during production of the second chamber are connected, and with the development of a prochoanitic septal neck become detached from each other in following septa. The retractor muscle pair gradually united into one retractor attached to the shell in the most posterior position of each chamber base.

Die Ammonitella von *Quenstedtoceras* und *Baculites* weist etwa 0,6 - 0,7 mm im größten Durchmesser auf. Der Innenraum der kugeligen ersten Kammer ist etwa 0,5 mm weit. Somit war das Ei eines Ammoniten im Vergleich zu Gastropoden sehr groß und dotterreich. Die erste Schale entstand nach der Funktionsaufnahme der Zellen der zentral im Keim gelegenen Schalendrüse. Mit dem über den apikalen Körperbereich vorwachsenden Mantel wurde das fest mit dem Rand des Mantels verbundene Gehäuse vergrößert. Das für die Schalenbildung verantwortliche Drüsengewebe lag im vorrückenden Mantelrand, und die organischen Sekrete standen in fester Verbindung mit dem Material der Schale. So wuchs eine regelmäßig gewölbte Schalenkalotte heran, bis eine fast kugelige Anfangsschale mit breiter und wenig hoher Mündung entstanden war (Protoconch; Abb. 39). Das Wachstum des Gehäuseinnenrandes hörte spätestens in diesem Stadium der Schalenbildung auf, und nur der Gehäuseaußenrand wuchs

weiter. Dies erfolgte in planispiraler Ausrichtung des Gehäuses um die kugelige Anfangswindung des Protoconches herum. Nachdem so eine weitere Gehäusewindung abgeschlossen worden war, hörte das Anwachsen der Schale völlig auf und sollte bis einige Zeit nach dem Schlüpfen aus der Eikapsel nicht weitergehen.

Die neue Windung umfaßte die Anfangsschale an den Seiten breit, sodaß von ihrer kugeligen Gestalt nur noch etwa die Hälfte von außen sichtbar blieb, während der Rest von der Windung abgedeckt wurde (Abb. 40). Bis zu dem Zeitpunkt der Fertigstellung des Primärgehäuses war der Mantel fest mit dem Gehäuserand verbunden. Nun löste er sich. Vorher mußte sich aber der Körper an anderer Stelle an die Schale anheften. Dies erfolgte durch ein symmetrisches Muskelpaar, welches wahrscheinlich entlang der Innenlippe im Innenraum des Protoconches mit dem Gehäuse verbunden war. Das immer noch vollkommen unmineralisierte organische Gehäuse zeigte eine breite Mündung, die über der gewölbten Innenlippe eine bogenförmige Außenlippe aufwies. Die Öffnung war breiter als hoch und ihre Basis (Innenlippe) wurde von der Außenseite der Protoconchwand gebildet. Die Außenlippe war kurz vor der Apertur etwas verengt, um an der Apertur sich wieder zu erweitern.

Einige Zeit nachdem eine organische Schale mit der Morphologie der Ammonitella ausgebildet war, erfolgte die Mineralisierung des Gehäuses. Sie schritt vom apikalen Bereich ausgehend so rasch in aperturale Richtung fort, daß die aufwachsenden Kristallite der ersten Windung sich in Nähten mit den aufwachsenden Kristalliten der zweiten Windung trafen (Abb. 41, Taf. 14/2). Wohl innerhalb von Stunden wurde so das Gehäuse in seiner Form von innen heraus fixiert. Hierbei wuchsen von der Innenoberfläche der organischen Schale ausgehende nadelige Kristallite nach außen vor. Die Schaleninnenfläche wurde von einer extrapallialen Flüssigkeit bedeckt, in der die Kristallisation, von sphärolitischen Kristallkeimen ausgehend, nur nach außen erfolgte und sich in die organische Schale

hinein fortsetzte. Die neu gebildete Prismenschicht zeigte daher auch ein sphärolitisch-prismatisches Erscheinungsbild mit Sphärolitsektoren und nach innen sich verjüngenden Prismen, die immer nach innen zugespitzt sind und nach außen breiter werden. Die vorher nur organische Schale wurde somit bis in ihre Skulpturelemente hinein vollkommen mineralisiert. Die Skulptur bestand aus locker angeordneten, unregelmäßigen Tuberkeln, in die nun Sphärolitsäulen hineinsprossen (Taf. 14/4,5). Bei der Mineralisierung entstand eine äußere Prismenschicht, die an der Außenschale vom kugeligen Protoconch bis zum Rand der darauffolgenden Windung vollkommen einheitlich ausgebildet wurde (Abb. 46). Die rasche Abscheidung der Schicht von innen heraus erzeugte eine glatte, nicht durch Anwachsstreifen gegliederte Oberfläche, die in ihrer charakteristischen Tuberkelskulptur die ganze Ammonitella bedeckt (Taf. 13/1,4-7).

Die von der ersten Windung umfaßten Schalenteile des Protoconches wurden nicht von dieser ersten Mineralisation erfaßt und blieben noch von rein organischer Zusammensetzung. Nach der ersten Mineralisierung war in der Ammonitella auch noch kein Ansatz zur Bildung eines Siphonalsystems vorhanden.

Im Bereich des kugeligen Anfangsgehäuses wurde die prismatische Außenschicht der Außenwände ebenso, wie die noch nicht mineralisierte Schale der Innenwände im folgenden von einer inneren Prismenschicht bedeckt (Abb. 47). Wieder begann das Wachstum mit sphärolitisch ausgebildeten Keimen, die nach innen vorwachsend eine sphärolitisch-prismatische Schicht bildeten. Hierbei wurden die Nadelelemente mit fortgesetztem Aufwuchs immer stärker in ihrer Längsrichtung aneinander angenähert und damit vertikal zur Wuchsoberfläche ausgerichtet. Diese erste innere Prismenschicht kam nur innerhalb des Protoconchs zur Ausbildung und nicht in den Innenräumen, die in der darauf folgenden Windung vorhanden waren. Während die innere Prismenschicht im apikalen Bereich des Protoconches dünn

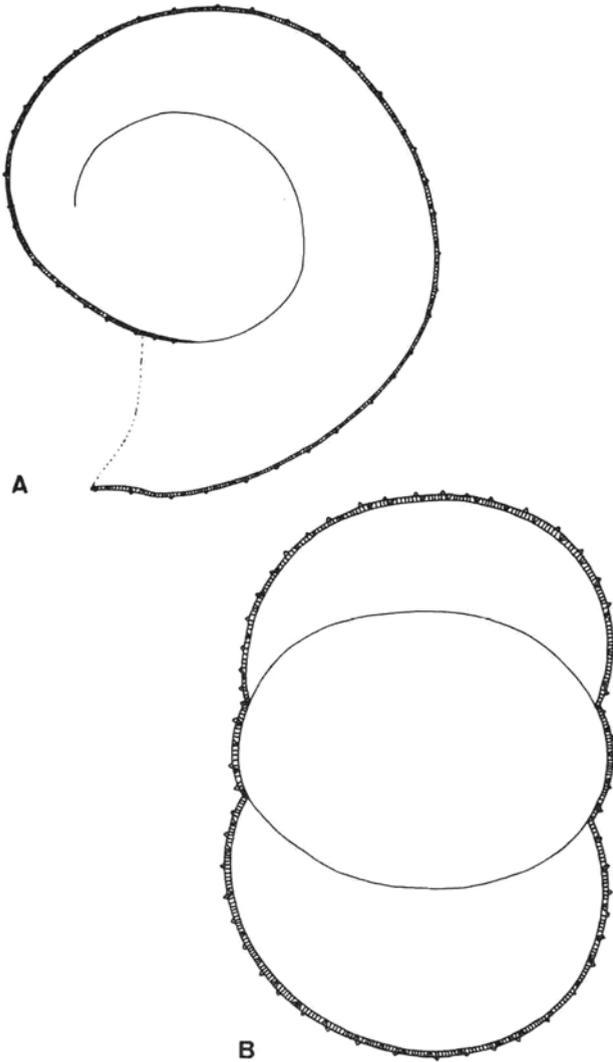


Abb. 46: Mittelschnitt entlang der Windungsebene (A) und Querschnitt (B) durch die Ammonitella nach der Mineralisierung der Außenschale.

Median section through an ammonitella after mineralization of the outer shell walls. A: along plane of coiling; B: vertical to coiling.

blieb, wurde sie an den Flanken und besonders im Bereich der Apertur in größerer Mächtigkeit angelagert (Taf. 14/1). Der aperturale Rand der inneren Prismenschicht wurde in einem Wulst verdickt, der in seinem Verlauf auf der Außenwand (ventral) genau die Ansatzstelle des ersten Septums nachzeichnete (Taf. 15/7,8). An diesem prismatischen Wulst war das Gewebe des rückwärtigen Mantels der Schale verhaftet. Bevor das erste Septum sich bilden konnte, zog sich der Weichkörper weitgehend aus dem Bereich des Protoconchs zurück. Vorhergegangen war die Differenzierung des

Gewebes des Siphonalstranges ohne Bildung organischer oder mineralischer Hüllen. Nur dieser Siphonalgewebetteil des apikalen Körpers reichte noch in das Lumen des Protoconchs, während sich das restliche Gewebe zurückzog. Als Verhaftung dieses Stranges diente weiterhin das an der Innenlippe ansitzende Epithel. Der am aperturalen Wulst mit der inneren Prismenschicht verhaftete Mantel war von innen her ausgespannt.

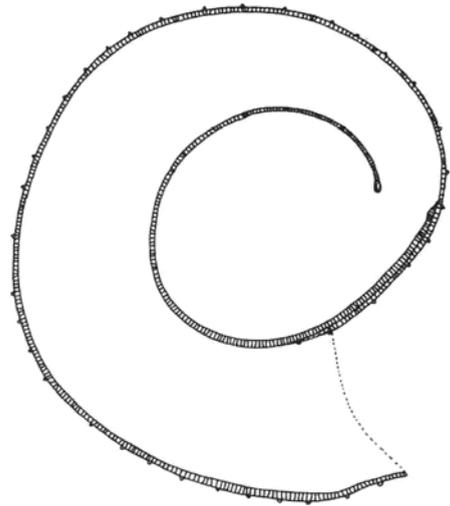


Abb. 47. Ammonitella nach dem Einbau der inneren Prismenschicht des Protoconchs. Ammonitella after deposition of the first inner prismatic layer.

Bevor sich das Gewebe lösen konnte, wurde vom rückwärtigen Mantelgewebe eine organische Membran ausgeschieden, die mit prismatischen Kristalliten an der Basis des prismatischen Wulstes der Schale verankert wurde und im Bereich der Innenlippe dieser außen aufsaß (Taf. 16/8). Das erste Septum kristallisierte auf dieser Oberfläche aus, wobei die prismatischen Kristallrasen von der organischen Membran ausgehend in aperturale Richtung und vertikal zur Oberfläche aufwuchsen. Hierbei bildete sich ein sehr einförmiger und gut organisierter Rasen feiner Kristallite. Mit und nach den Prismen des ersten Septums sprossen auch in der Wohnkammer Nadelrasen auf und kleideten sie innen aus.

Das erste Septum verengte die vormals breite Mündung nun so, daß eine runde Apertur entstand, durch die der noch weiche Siphonalstrang ins Innere der ersten Kammer verlief. Als innere und mittlere Begrenzung der neuen Apertur diente die Schale direkt oberhalb der vorragenden Innenlippe. Daher konnten hier auch prismatische Ausläufer der Septenanheftung bzw. der Verankerung der die Septenbasis bildenden Membran in einigen Fällen über die Innenlippe hinweggreifen (Taf. 17/4,6) und sie zum Teil mit einer prismatischen Schicht überdecken. Die Wände des neuen Septums folgten in ihrem Verlauf innen weitgehend der Innenlippe. Wo diese randlich endete, griffen die Septenwände weit zurück, um dann im Bereich der Außenlippenwölbung in die aperturale Richtung vorzustoßen. Die Gestalt des ersten Septums zeichnete die Form des Eingeweidessackes nach.

Die Einengung der Mündung bedingte aber noch keinen endgültigen Rückzug des Weichkörpers aus dem Bereich des Protoconchinnenraumes. Erst nach der völligen Fertigstellung des ersten Septums zog sich der Weichkörper bis auf den Bereich des Caecums zurück. Die Muskelanheftung verlagerte sich hierbei von der Protoconchinnenlippe zur aperturalen Oberfläche des ersten Septums. Es waren zwei Retraktormuskeln, die sich nun deutlich ausgebildet hier ansetzten. Diese Muskeln waren inzwischen auch so weitgehend differenziert, daß sie das Tier in der Schale zurückziehen konnten. Dotter des inneren Dottersackes war wohl zu diesem Zeitpunkt der Entwicklung schon weitgehend aufgebraucht. Als erste Schalenbildungen des Siphonalstranges traten organische Häutchen auf, die den verschiedenen Wänden, der mit dem ersten Septum verschlossenen ersten Kammer, angeheftet wurden. Mittels dieser organischen Lamellen wurde das noch weiche, blinde Ende des lebenden Siphos allseitig angeheftet. Dabei war die Bildung der Anheftungslamellen in keiner genauen Anordnung erfolgt, sondern unterschied sich bei jedem Individuum. Anheftungslamellen wurden der Außenwand, dem ersten Septum und der Innenlippe des

Protoconches angefügt. Organische Anheftungshäutchen wurden nicht nur im Bereich des vormaligen Protoconchlumes gebildet, sondern auch im Bereich über der Innenlippe wo sie an der kurzen Septenwand angesetzt sind (Abb. 42). Die ersten organischen Lamellen des Siphonalrohres waren auch keineswegs durchgängige Schichten, sondern stellten einzelne, voneinander getrennte Stränge und Häutchen dar. Erst nach allseitiger Verankerung und Verspannung dieser ersten Siphonal-Hartteilbildungen erfolgte die Sekretion des gerundeten, organischen Caecums mit seiner dicken, gleichförmigen, durchwegs organischen Wand und damit gleichzeitig der Aufwuchs der prismatischen Anheftung dieser Wand mit der lockeren und porösen Basallage im Aperturrand. Der Aufwuchs der prismatischen Anheftung des ersten Siphonalrohrsegments und die Bildung der organischen Siphonalwand erfolgten gleichzeitig, sodaß sich die organischen Häutchen und Fasern in die Kristallite hinein fortsetzten und durch sie fest angeheftet wurden. Mit Abschluß der Sekretion (Abb. 48) konnte dieser erste Teil des Siphonalapparates funktionell werden, wobei die Flüssigkeit der ersten Kammer, d.h. des Protoconchinnenraumes über die zwischen erster Septenwand und Caecumanheftung gelegene poröse Zone mit dem Gewebe des Siphos in Verbindung treten konnte. Der Flüssigkeitsaustausch vollzog sich nicht durch die dicken organischen Hüllen des Siphonalrohres, sondern erfolgte über die winzigen Zwischenräume der seitlichen Bereiche der Caecumverhaftung mit der Apertur des ersten Septums (Taf. 17/6).

Vor dem Einbau des ersten Siphonalrohrsegmentes hatte sich das Retraktormuskel-paar auf der aperturalen Seite des Septums angeheftet. Bei der Bildung der folgenden zwei Kammern entstanden Septum und dazugehöriges Siphonalrohrsegment während des gleichen Bildungsvorganges. Der sich von der Oberfläche des ersten Septums zurückziehende Mantel heftete dünne organische Häutchen mit einem lockeren Prismenrasen auf der Innenfläche der prismatischen Caecumverankerung an. Diese ersten Häutchen fanden ihre Fortsetzung in der äußer-

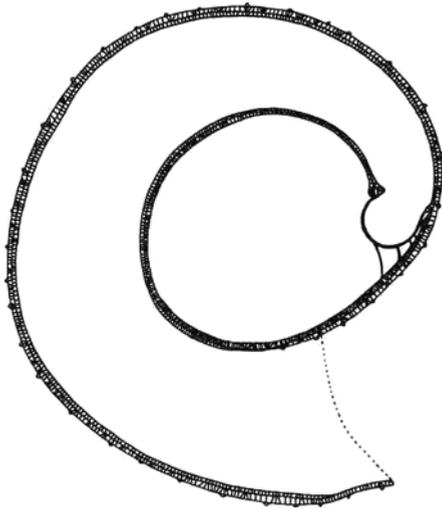


Abb. 48. Mittelschnitt durch die Ammonitella nach Einbau des ersten Septums und des ersten Segments des Siphonalrohres.

Ammonitella in median section with first septum and first segment of siphuncular tube.

sten Siphonalstranghülle und der Basalmembran des Septums, welche ihrerseits der Wand über ein ringförmiges Prismenkissen angeheftet wurde. Auf dieser organischen Basis sproßte zuerst eine sehr dünne Prismenschicht auf, gleichzeitig mit der Sekretion der äußeren organischen Lamellen des Siphonalrohres und der Kristallgruppen der Rohranheftungen im aperturalen Ende des ersten Siphonalrohrsegments. Danach bildete sich zugleich das organische Siphonalrohrsegment und die Perlmutterlagen im Septumkragen sowie in der Wand des Septums. Da das 2. Siphosegment noch unten und oben der Wandung anlag, entstanden so zwei voneinander getrennte Kammerhöhlräume (Taf. 18/1), die über zwei poröse Zonen, die im seitlichen Rohrteil gelegen waren, leergepumpt werden konnten. Hierbei lagen die porösen Zonen des ersten Siphonalrohrsegments dicht neben denen des zweiten Siphonalrohrsegments (Taf. 16/1,6,7). Die poröse Zone war also nun im rückwärtigen Teil der Kammer angelegt worden, während sie in der ersten Kammer im vorderen Teil gelegen ist. Bei der Bildung der dritten Kammer löste sich der Siphonalstrang von den Wänden, und das Rohr wurde nun frei im Kammerlumen ausgespannt (Abb. 49; Taf. 18/1,2). Das sich zurückziehende Mantelepithel verankerte den

Siphonalstrang anfangs mit einzelnen organischen Lamellen mit der aperturalen Oberfläche des 2. Septums (Abb. 44, Taf. 16/1). Zudem schieden sich Lamellen aus, die den Siphonalstrang der Außenwand ventral anhefteten. Die organische Basalmembran des 3. Septums wurde der prismatischen Oberfläche wieder über feine Prismenkissen dort verankert, wo das Septum der Außenschale angefügt werden sollte und wo der Eingeweidesack mit der Außenwand verbunden war. Siphonalstrang und Septum wurden sodann wie zuvor im 2. Septum durch erste Hartstrukturen in ihrer Gestalt ausgeformt und die Verbindung des Mantels zur Schale löste sich. Die Perlmutterbildung im nach hinten umgebogenen Septenkragen hörte aber bald auf, noch ehe die volle Dicke des Siphonaltubus sezerniert war (Abb. 44). Eine weitere Verdickung stand im folgenden in Verbindung mit prismatisch-sphärolitischen Abscheidungen an beiden Enden des Tubussegments. Im Siphonalkragen des 3. Septums führte dies zu einer prismatischen Innenauflage auf dem Perlmutterkragen sowie zum Vorbau eines prismatischen prochoanitischen Kragens (Abb. 44; Taf. 19/1,2).

Der paarige Retraktormuskel der zweiten Kammer wurde in die dritte Kammer verlegt und ebenfalls in zwei Polstern angesetzt, wenn auch beide Muskeln hier enger aneinanderrückten. Erst vor der Bildung des 3. Septums vereinigten sich die Muskelstränge zu einem. Dieser wurde nun und auch in folgenden Kammern der rückwärtigen Innenoberfläche aufgesetzt, ehe sich das Septum bilden konnte. Da der Rückzug des Retraktormuskelpaares und später des einheitlichen Retraktormuskels vor der Bildung des Septums erfolgte, zeichnete sich die Verschmelzung auch deutlicher in der Form der Anheftung des Septums auf der Innenschale (dorsal) ab. Das 3. Septum wurde im Bereich seiner inneren Anheftung nun um den einheitlich runden bis ovalen Muskelansatz herum ausgeschieden (Taf. 18/1).

Im 4. Septum setzte sich die Tendenz der Ausbildung eines nach vorne umgebogenen Septenkragens weiter fort und gleichzeitig wurde die Bildung eines nach hinten ge-

wölbten Perlmutterkragens weiter reduziert. War schon im 3. Septum dieser Kragen unter spitzem Winkel dem eigentlichen Perlmutterseptum aufgesetzt, so war dies hier im 4. Septum noch stärker der Fall. Im 5. Septum wurde dann im Septenbogen keine nach hinten weisende Perlmuttersepalenschicht mehr abgetrennt (Abb. 45). Der retrochoanitische Kragen setzte sich nun nur noch aus sphärolitisch-prismatischen Bildungen der Siphonalrohranheftung zusammen. Damit war nun eine zeitliche Verschiebung zwischen der Ausscheidung des Perlmutterseptums und der Bildung des Siphonalrohrsegments möglich geworden. Vom 5. Septum an entstanden bei *Quenstedtoceras* die Septen mit nach vorne gewölbten Siphonalkragen (BANDEL 1981). Bei vielen anderen Ammoniten erfolgte dieser Umbau ebenfalls in dem Augenblick, wo sich nach vorne gerichtete Siphonalkragen herausbildeten. Das trat nicht unbedingt vom 5. Septum an auf, sondern erfolgte, je nach Art, in verschiedenen Septen.

Bei der Bildung einer Gehäusekammer schied das sich zurückziehende Gewebe das Siphonalrohr ab, bevor sich ein neues Septum bildete. Das neue Siphosegment wurde der Außenwand innen und der aperturalen Seite des vorherigen Septums oben mit organischen Lamellen angesetzt (Taf. 19/3). Die eigentliche Verbindung mit den Strukturen der mineralischen Wandungen erfolgte über sphärolitisch-prismatische Kristallkissen, die auf der Wand aufgesprossen waren und in die organischen Lamellen hineinreichten. In solchen Septen, die noch keine verfalteten Lobenlinien zeigten, wurde eine organische Basalmembran der Außenwand angeheftet, die dann durch prismatische Bildungen und nachfolgende Perlmuttersepalenschichten verfestigt wurde. Später, bei Septen, die eine komplex verfaltete randliche Suture aufweisen, entstand das Septum in seinen ersten mineralischen und organischen Ausscheidungen im Schleim der vom Mantelgewebe ausgeschiedenen extrapallialen Flüssigkeit und ohne basale, gespannte organische Membran. Hierbei wurde die Oberfläche des unter Zug stehenden Mantel-epithels in seiner Form nachgeprägt, nicht aber selbst mineralisiert. Es erfolgte so-

mit hier der Aufwuchs sphärolitisch-prismatischer Aragonitkristallrasen mit Kristallwuchs nach hinten (Taf. 19/3,4). Nach der mineralischen Versteifung des Septums und der vollständigen Abscheidung des organischen Siphonalrohrsegments löste sich der rückwärtige Mantel von den geregelt verteilten Anheftungspunkten und -linien an der Schaleninnenseite ab (bis auf den Retraktormuskel, der im Bereich des Innen-, bzw. Dorsalsattels befestigt ist (Taf. 18/4)) und erst danach erfolgte die Ausscheidung des Perlmutterseptums. Bei Septen mit unzerschnittener Lobenlinie war der Mantel noch in einer zusammenhängenden Linie angeheftet gewesen, konnte sich aber ebenfalls bereits nach der Abscheidung der ersten Prismenschicht des Septums von seiner Verankerung lösen. Auf dem nach vorne gewölbten Siphonalkragen, der durch erstes Prismenseptum und Siphonalrohranheftung gebildet wurde, legte sich danach die Perlmuttersepalenschicht an, nach deren Sekretion die Kammer ihre Funktion aufnehmen konnte.

Mit fertiggestelltem 2., 3., 4., 5. oder 6. Septum, d.h. mit funktionsfähigem Siphonalapparat versehen, schlüpfte das Tier (Abb. 49). Der Bereich der Wohnkammer wurde kurz vor oder nach dem Schlüpfen durch zusätzliche Perlmuttersepalenschichten, besonders nahe der Apertur verstärkt. Ein weiterer Einbau von Septen erfolgte in dieser ersten Juvenilphase nicht. Es waren wohl noch geringe Dotterreserven vorhanden, die aber nun schnell zur Neige gingen. Das Tier mußte Nahrung zu sich nehmen. In dieser Übergangsphase war eine hohe Sterblichkeit zu verzeichnen. Den gelungenen Übergang kennzeichnete der Beginn des Baus der Sekundärschale (Adultschale). Gleichzeitig mit der Vergrößerung der Wohnkammer konnte nun der apikale Teil des Körpers ebenfalls nach vorne verlagert werden, sodaß neue Septen und damit Kammern gebildet werden konnten.

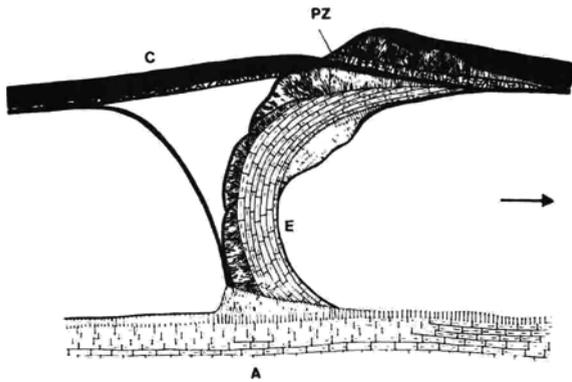


Abb. 49. Längsschnitt durch die ventrale Seite des Siphonalrohres (C) eines erwachsenen *Quenstedtoceras*. Der Septenkragen ist nach vorne umgebogen (Pfeil in Richtung auf Gehäusemündung) und das Septum (E) besitzt neben Perlmutter auch prismatische Lagen. Eine poröse Zone (PZ) liegt an der Verbindungsstelle zweier Rohrsegmente (aus BANDEL, 1981, Fig. 7).

Longitudinal section through the ventral half of the siphuncular tube (C) of an adult ammonite. The septal neck points forwards (arrow in direction of shell aperture) and much of septum and neck structure is composed of prismatic layers. Between two segments of the siphuncular tube a porous zone is found (PZ). A = Outer shell wall; E = septum.

3.3 DISKUSSION UND VERGLEICH MIT ALTERNATIVEN MODELLEN - DISCUSSION AND COMPARISON WITH ALTERNATIVE MODELS

The model of archaeogastropod primary shell formation and mineralization is applied to the embryonic shell of ammonites. The so-called first constriction in the transition from the large first chamber to the following narrow whorl is not a signal of hatching from the egg, but of a rearrangement of the gland cells of the mantle margin from circular to semicircular during uninterrupted secretion of the primary organic shell. The large dimension of first chamber and whole ammonitella gives evidence for the absence of a free swimming larva. Differences in the thickness of internal mineral layers within the first chamber can be impressed upon the sediment filling it and imitate growth line structures, while actually the outer shell is smooth and without growth increments throughout. All reconstructions of early shell formation using the idea of mineralized growth in-

crements during ammonitella formation are erroneous. Problems of the structure and morphology of the inner lip (flange) are resolved when the course of mineralization of the shell is understood and the attachment of tissue to the shell and of the first septum to the inner shell is taken into consideration. Complications regarding the second septum are due to the fact that it may in part rest on the first septum or to some degree on the shell. Mineral and organic deposits of the shell may become altered during diagenesis and may be coated with thin or thick secondary deposits, which have led to erroneous interpretation of siphuncle origin and structure and 1st septum morphology and formation. From 2nd septum onward, septum formation and secretion of the siphuncular tube are connected to each other, while the first septum formed independent of the siphuncle. This along with the morphology of the originally paired and then unified retractor muscle explains the differences of first suture lines in ammonites. All septa aside from the 1st are nacreous. The septal neck may change from a backward twist to a forward twist gradationally and species specifically. All ammonites hatched as miniature adult-like individuals with functional buoyancy control of the conch.

3.3.1 PROTOCONCH

Die Gestalt des Protoconchs: Die Gestalt des Ammonitenprotoconchs, d. h. des kugeli- gen Anfangsteils der Ammonitenembryonal- schale gleicht weitgehend der von Archaeo- gastropoden, bevor diese zwischen muskel- verstärktem Eingeweidesack (innen) und Fuß-Operculum-Druck (außen) sekundär ver- formt werden (siehe Kapitel 2.1.2). Der Anfangsteil der Ammonitella weist, wie das frühe Primärgehäuse der Archaeogastro- poden, eine breite, querovale Mündung auf und ist durch allseitiges Wachstum entlang des Mündungsrandes gebildet worden. ERBEN (1966) zeigte, daß sich der Ammoniten-typi- sche breite Anfangsteil von symmetrisch- kugeli- gen Vorformen bei den stabförmigen Bactriten stufenweise herleitet. Bei Formen

der konvoluten Goniatiten, die noch eine Nabellücke besitzen, bleibt der kugelige Anfangsteil noch symmetrisch. Dann bilden sich im Querschnitt runde Formen heraus, wie wir sie bei der rezenten *Spirula* antreffen, und schließlich entsteht die bei Ammoniten verwirklichte Form, die breiter als hoch ist.

Das Gehäuse eines Ammoniten bis zur ersten Wachstumsänderung (erste Verengung der Apertur), d.h. also der Protoconch in der Definition, wie sie ERBEN (1966) benutzt, ist aber nicht so stark eingerollt, daß seine Mündung konvolut ist, wie es ERBEN (1966) schildert und darstellt (Abb. 50). Die Form des Anfangsteils des Gehäuses bleibt vielmehr kugelig und weist eine weniger gebogene Krümmungsachse auf als die folgende Windung. Das Gehäusewachstum ist bis an die erste Verengung heran allseitig (Abb. 39). Die erste Verengung beruht demnach auf einer Veränderung der Einrollungstendenz, gepaart mit dem Wechsel von allseitigem Gehäusevorwuchs zu einseitigem Vorwuchs nur der Außenlippe der Mündung.

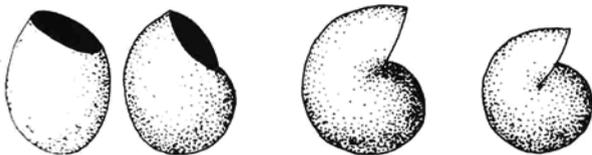


Abb. 50. Links die Form der Anfangskammer des unterdevonischen Goniatiten *Anarcestes*, rechts (Mitte) der Protoconch, wie ihn paläozoische Ammonoideen besitzen sollen und (außen) wie er bei mesozoischen Ammonoideen ausgebildet sein soll (nach ERBEN 1966, Fig. 3, k, l, m).

First chambers of the Lower Devonian goniatite *Anarcestes* (left) and paleozoic and mesozoic ammonites (right) as ERBEN (1966, fig. 3) reconstructed them.

Die Archaeogastropoden führen diese Veränderung der Einrollungstendenz durch sekundäre mechanische Verformung des Primärgehäuses herbei. Bei den Ammoniten folgt ein abrupter Wechsel in der Einrollungstendenz von offen-spiralig zu eng-spiralig mit der Beendigung des kugeligen Anfangsteiles des Gehäuses und dem Abschluß des Vorwuchses der Innenlippe. Damit umfaßt

die zweite Gehäusewindung den Anfangsteil (=Protoconch) weit und bedeckt ihn weitgehend (Taf. 13/1,4-6; Taf. 20/9).

Dimension des Protoconchs: Die Protoconchweite liegt nach LEHMANN (1976) bei Ammoniten zwischen 0,5 und 0,8 mm. Zahlreiche Messungen von TANABE et al. (1979) an kretazischen Ammoniten zeigten, daß der Protoconchdurchmesser etwas stärker schwankt und zwischen 0,35 und 0,91 mm gelegen ist. Das *Neritina/Nerita*-Embryonalgehäuse ist viel kleiner als diese. Es mißt maximal 0,25 mm im Durchmesser. Archaeogastropoden-Primärgehäusedurchmesser können ebenfalls als vergleichbare Größen betrachtet werden. Letztere bewegen sich zwischen 0,10 und 0,60 mm, unabhängig von ihrer Schlüpfweise (BANDEL 1979b; Kapitel 2,2,2). Formen mit über 0,25 mm großem Primärgehäuse sind ausnahmslos als kriechende, benthonische Jungtiere geschlüpft.

Der Durchmesser der Anfangskammer von Ammoniten läßt sich auch mit der Protoconchweite bei Meso- und Neogastropoden vergleichen (BANDEL 1975a). Protoconchbreiten über 0,28 mm bedeuten in jedem Falle das Fehlen einer freien Larvalphase. Demnach können Gastropodenprotoconche nicht dazu herangezogen werden, ein geeignetes Modell für die Schlüpfweise der Ammoniten als freischwimmende, planktonische Larven abzugeben, wie dies ERBEN (1964, 1966) und ERBEN, FLAJS & SIEHL (1969) vorschlugen. Alle Ammonitenprotoconche weisen vielmehr Dimensionen auf, wie sie nur bei solchen Gastropoden anzutreffen sind, die keine freie Larvalphase besitzen und deren Junge kriechend das Gelege verlassen. Gut dagegen läßt sich die Dimension der kugeligen Anfangskammer der rezenten *Spirula* (0,5 - 0,7 mm Breite-Höhe) mit dem Protoconch der Ammoniten vergleichen, sodaß auch eine ähnliche Entwicklungsweise der Jugendstadien beider Cephalopodengruppen naheliegt (Kapitel 3.4).

Die Struktur des Protoconchs: Im kugeligen Anfangsteil der Ammonitenembryonalschale bewirkte eine recht unterschiedliche Abscheidung von mineralischen Schichten im

Laufe der Embryonalentwicklung, daß bei verschiedenen Schnittlagen oder Bruchflächen verschiedenartige Wandzusammensetzungen feststellbar sind. Schneidet man den Protoconch median, sodaß der Schnitt den Siphonalkanal seiner Länge nach öffnet, so tritt die Tuberkel-Prismenschicht nur im Bereich der aperturalen Außenlippe auf (Abb. 46). Dies haben anscheinend auch TANABE et al. (1980) beobachtet (siehe Abb. 51). Sonst ist in dieser Schnittlage nur die zentrale subprismatische Lage anzutreffen, die von einer unterschiedlich mächtigen inneren Prismenschicht unterlagert wird und von einer ebenfalls unterschiedlich mächtigen Prismenschicht der Innenauskleidung der 2. Windung überlagert wird (Abb. 46a). Schneidet man den Protoconch randlich oder quer zur Ebene der planispiralen Einrollung (Abb. 46b), so wird je nach Schnittlage die äußere Tuberkel-Prismenschicht angetroffen, oder auch nicht, wenn die von der 2. Windung überdeckten Gehäuseteile nicht angeschnitten sind. Diese Verhältnisse führten dazu, daß in der Literatur ganz unterschiedliche Bildungsmodelle für die Ausformung des Protoconchs vorgeschlagen wurden. ERBEN et al. (1969) gingen davon aus, daß eine uhrglasförmige Schale mit subprismatischer Struktur sich als erste flache Schalenkalotte bildete, die dann allseitig vorwachsend in einer angefügten zweiten subprismatischen Schicht bis zur endgültigen Gestalt des Protoconches auswuchs. In diesem Modell sollte also eine verkalkte Initialkalotte durch ebenfalls von Anfang an mineralisierte Schalenanlagerungen allseitig zu einer kugeligen Anfangswindung auswachsen. Mit dem soweit ausgeformten Schälchen versehen sollte das larvale Tier dann das Ei verlassen.

BIRKELUND & HANSEN (1974) schlugen vor, daß die Protoconchwand in einem Vorgang abgeschlossen wurde, getrennt allerdings von der Bildung der darauffolgenden Windung. Dem widersprach KULICKI (1979), der feststellte, daß sich entgegen den Darstellungen von ERBEN, FLAJS & SIEHL (1969), BIRKELUND (1967), BIRKELUND & HANSEN (1968, 1974) und KULICKI (1974) die äußere Prismen-

schicht des Protoconches ohne Absatz in die zweite Windung fortsetzt, ein Befund, der auch mit der Zeichnung in Abb. 4 bei ERBEN et al. übereinstimmt.

TANABE, FUKUDA & OBATA (1980 : Fig. 4, A,B) beobachteten das Einsetzen der äußeren Tuberkel-Prismenschicht im Bereich der ersten Wachstumsänderung (Abb. 51). Doch auch sie gingen davon aus, daß die Wand im Bereich der ersten Kammer mineralisiert wurde, noch ehe die zweite Windung der Ammonitella ausgeschieden wurde.

Wäre die Entwicklung des Bereichs der ersten Kammer in der Weise erfolgt, wie dies mit gewissen Unterschieden von den verschiedenen Autoren vorgeschlagen wurde, nämlich durch die Ausscheidung mineralisierter Wuchsinkremente, dann müßten sich die Neritaceen als geeignetes Vergleichsmodell heranziehen lassen. Hier bildet sich, von einer uhrglasförmigen Primärschale ausgehend, eine kugelige Embryonalschale (Sekundärgehäuse), bei der von Anfang an eine Mineralisierung durch undeutlich prismatische Aragonitkristallite gegeben ist. Mit diesem ersten kugeligen Gehäuse versehen schlüpft die Larve dann und lebt fortan als Veligerlarve frei im Meer (Taf. 19/6). Es besteht jedoch ein wesentlicher und ganz entscheidender Unterschied zum Ammonitenprotoconch. Das Embryonalgehäuse der als Larve schlüpfenden Neritaceen, wie Vertreter der Gattungen *Nerita*, *Smaragdia* und *Neritina* (Taf. 19/6; Taf. 21), zeigt ganz deutliche Anwachsstreifen, die den Gang der Vergrößerung des Embryonalgehäuses genau nachzeichnen. Solche Anwachsstreifen fehlen auf dem Protoconch der Ammoniten vollständig (Taf. 13/1,4,5,6).

Im Inneren der Anfangskammer ist die innere Prismenschicht nicht durchgehend gleich mächtig, sondern es sind vielmehr 2 - 3 Stufen ausgebildet. Damit ist im apikalen Bereich die dünnste Prismenschicht entwickelt, zur Innenlippe und zur Verengung hin folgt die erste Stufe, bzw. Prismenschichtverdickung (Taf. 14/1) und zum Ansatz des ersten Septums hin kann noch eine weitere solche Stufe folgen. Ist der

Innenraum der Anfangskammer durch einen Steinkern in seiner Form abgeprägt, so können diese im Laufe der Mineralisierung des organischen Primärgehäuses gebildeten Prismenschichtstufen sich als Linien auf dem Steinkern abprägen, die man leicht für Anwachsstreifen halten kann. Möglicherweise entstanden so die "Anwachsstreifen", die ERBEN (1964) an den Protoconchsteinernen bei unterdevonischen Bactriten-Ammoniten beobachtete.

Innenlippe des Protoconchs (Flansch): Spätestens nach der Bildung der kugeligen Anfangswindung hörte das Wachstum der Innenlippe am Ammonitenembryonalgehäuse auf. Sie erhielt in der Literatur die Bezeichnung Flansch oder "flange". Wie MILLER & UNKLESBAY (1943) feststellten, ist eine Innenlippe bei den Ammonitenprotoconchen in der Regel nachzuweisen. Ihre wahre Natur wurde durch BIRKELUND & HANSEN (1974) erkannt, als sie den Flansch als den primären Dorsalrand der Protoconchöffnung deuteten, damit also als Innenlippe. Allerdings bereitete die mineralische Struktur der Innenlippe bei ihrer Deutung als Aperturrand Schwierigkeiten, weil nämlich hier die innere Prismenschicht etwas verdickt auftritt (Taf. 16/2), während sie schon ein kleines Stück gehäuseeinwärts dünn ist (Taf. 15/5). Dies erklärt sich aus dem Ablauf der Mineralisierung des anfangs rein organischen Gehäuses der Ammonitella, wie oben bereits ausführlich dargestellt wurde.

Die Innenlippe war wohl der Bereich, in dem das rückwärtige Gewebe des Weichkörpers mit der Schale verankert wurde, bevor sich die Zellen des Mantelrandes vom Rand der Mündung des Primärgehäuses lösten. Das erklärt die Riefung an der Innenseite der Innenlippe, wie sie auf Tafel 16/1 zu erkennen ist. Bei *Spirula*, die eine viel höhere und schmalere Anfangskammer besitzt, als die Ammoniten, ist das Gewebe auf der Dorsalwand angeheftet und bildet dort sein gerieftes Prismenpolster aus (Taf. 22/2). Ein Muskelabdruck, der eine ähnliche Lage der Gewebeverankerung bei Ammoniten belegen könnte, ist in seiner Position bei *Quen-*

stedtoceras nicht zu sehen.

Spätere Mineralbildungen des ersten Septums umfassen lokal randlich die äußere Kante der Innenlippe (Taf. 15/8), sodaß mit der von innen her um die Innenkante greifenden Prismenschicht zusammen hier eine umlaufende Prismenschicht vorhanden zu sein scheint. Das weist darauf hin, daß die Innenlippe vor der Bildung des ersten Septums in ihrer Form endgültig fertiggestellt war. ERBEN et al. (1969) hingegen hielten den Flansch für eine jüngere Bildung als das erste Septum. Dieser, ihrer Meinung nach sekundär der Schale angefügten Struktur, kommt dabei eine Bedeutung zu, die "noch nicht erkannt ist". Die Untersuchungen an Bruchflächen zeigen jedoch, daß die Innenlippe nicht nach dem ersten Septum entstand und auch nicht fast gleichzeitig mit der Anheftung des Caecums, wie ERBEN et al. annahm, sondern vor der Ausscheidung des ersten Septums und vor der Anheftung des Caecums. Denn wäre es anders, könnte weder das erste Septum auf der Innenlippe aufgesetzt worden sein, noch könnten die organischen Verankerungshäutchen des Caecums an der Innenlippe ihre Befestigung gefunden haben. Auch die Bedeutung der Verdickung der Innenlippe ist nicht länger rätselhaft. Ihre Aufgabe bestand darin, das Gewebe mit der Schale zu verbinden.

KULICKI (1974) vertrat die Auffassung, daß der Flansch nicht über die ganze Breite der Anfangskammer anzutreffen sei und von der Wand des Protoconchs abgesetzt sei. So kam er ebenfalls zu der Interpretation, daß dieses Gebilde während einer späteren Ausscheidungsphase entstand. TANABE et al. (1980) hielten die Innenlippe gar für eines von zwei Prosepten. Hierbei soll das erste Proseptum einer Verlängerung der äußeren Kalkschicht des Caecum entsprechen und mit dem zweiten Proseptum in Verbindung stehen. Aus ihrer Rekonstruktion in Fig. 2 sowie der Tafelabbildung (Taf. 3, Fig. 1) ist aber ersichtlich, daß hier die Caecumwand nur der Innenlippe sehr nahe kommt und diese berührt, wie dies in zentraler Lage bei Ammonitencaeca sehr häufig der Fall ist. Zudem ist ein sekundär gebildeter

Belag vorhanden, der nun eine Brücke zwischen Caecum und Innenlippe geschaffen hat. Dies erklärt auch die Befunde von TANABE et al. (1979), daß bei einigen Kreideammoniten die Wand des Protoconches direkt mit dem Proseptum verbunden sein soll, während andere einen Flansch aufweisen. Die bei allen von diesen Autoren dargestellten Ammonitenarten vorhandene Protoconch-Innenlippe, wird mit dem Septum verwechselt. Der Flansch ist also die Innenlippe, die nach Abschluß des Gehäusewachstums des Protoconchstadiums als freistehende Wand erhalten blieb (Taf. 5/1,2). Diese Innenlippe besteht aus organischer Substanz und aragonitischen Kristalliten. Das beantwortet auch zweifelsfrei die von DAUPHIN (1975) aufgeworfene Frage, ob denn der Flansch einiger von der Autorin untersuchter Kreideammoniten primär oder sekundär phosphatisch sei. Er war aragonitisch.

3.3.2 AMMONITELLA

Nach der Fertigstellung des Protoconchs wuchs das Gehäuse zur Embryonalschale aus. Hierbei blieb der Schalenrand mit dem schalensezernierenden Mantelrand fest verbunden. Damit war die äußere Gestalt fixiert, die von DRUSHCHITS & KHIAMI (1969, 1970) die Bezeichnung Ammonitella erhielt. Das Ammonitellastadium ist hinsichtlich seiner Form und Struktur bei Ammoniten der verschiedensten stratigraphischen Zuordnung und der verschiedensten phylogenetischen Entwicklungsreihen sehr ähnlich (SCHINDEWOLF, 1932; ERBEN, FLAJS & SIEHL, 1969). DRUSHCHITS & KHIAMI (1970) nannten als Größe der Ammonitella bei devonischen Ammoniten etwa 2 mm und bei kretazischen 0,6 bis 1,1 mm. TANABE et al. (1979) stellten Durchmesser von etwa 0,6 bis 1,9 mm für kretazische Ammoniten fest. Damit liegt die Schwankungsbreite der Ammonitellagröße wohl zwischen 0,6 und 2 mm maximalen Durchmessers, wobei innerhalb einer Art die Schwankungsbreite gering bleibt.

Die Mündung der Ammonitella ist kurz vor ihrem Rande etwas eingezogen, um danach wieder weiter zu werden. Diese orale Verengung nahe des Schalenrandes wurde von ERBEN (1964, 1966) als zweite Wachstumsänderung bezeichnet. Die erste Wachstumsänderung

beobachtete ERBEN an der Mündung des Protoconches dort, wo das Windungslumen der Ammonitella etwas eingezogen erscheint. Nach den Vorstellungen von ERBEN (1964, 1966) und ERBEN et al. (1969) wurde das Gehäuse der zweiten Windung zwischen erster und zweiter Wachstumsänderung von der freischwimmenden Ammonitenlarve ausgeschieden, die mit dem Protoconch als Embryonalschale schlüpfte und nach Bildung der zweiten Einschnürung metamorphosierte (Abb. 51). ERBEN et al. beobachteten auch, daß die äußere Prismenschicht des Protoconches sich nicht in die äußere Prismenschicht der 2. Windung der Ammonitella fortsetzt. Hierin wurde ihnen von KULICKI (1979) widersprochen, der gefunden hatte, daß sich die äußere Prismenschicht über den Protoconchmündungsrand hin unbeeinflusst fortsetzt und die äußere mineralische Schicht der ganzen Ammonitella bildet. Dies kann nur bedingt bestätigt werden, da es ganz entscheidend von der Schnittlage durch die Ammonitella abhängt, ob die Außenschicht durchgehend als Tuberkel-Prismenschicht erscheint oder nicht. Die ganze Außenoberfläche der Ammonitella ist von einer einheitlichen Prismenschicht unterlagert, die aber an der Innenwand der Ammonitella fehlt.

KULICKI (1979) ging auch von der Annahme aus, daß die Schalenbildung von Anfang an mit Mineralisation vor sich ging. Dies ist aber bei den noch lebenden Mollusken nicht unbedingt so, wie im Falle der rezenten Archaeogastropoden nachgewiesen wurde (Kapitel 2.2.2). Hier erfolgt die Mineralisierung erst lange nach Fertigstellung (2-4Tage) des gesamten Primärgehäuses und der Ausprägung sowohl der Skulptur, als auch der Morphologie des Gehäuses. Das Primärschälchen weist oft eine Verengung im Mündungsbereich auf, auf die eine Erweiterung des Aperturrandes folgt, ähnlich den Verhältnissen bei Ammoniten mit ihrer zweiten Wachstumsänderung. Die ersten Mineralbildungen sind, wie bei den Ammoniten, Prismen, welche die ursprünglich völlig organische Schale bis in ihre feinsten Skulpturelemente hinein durchsetzen (Taf. 3/4,5; BANDEL 1979b). Wie bei der Ammonitella fehlen auch hier Anwachsstreifen

völlig. Dies ist bei Gastropoden allgemein nur im Bereich des zuerst gebildeten organischen Gehäuses der Fall, die in fester Verbindung mit den über dem Eingeweidessack vorrückenden Mantelrand-Drüsenzellen gebildet werden. Erst nach der Ablösung des Mantelsaumes vom Gehäuserand kann das Gehäuse mineralisiert werden und Gehäusezuwachszone, die beim Aufbau der Schale aneinandergesetzt werden, bleiben deutlich sichtbar (BANDEL 1975a).

Innerhalb der Gastropoden begleiten besonders kräftige Anwachsstreifen immer Übergänge von einer ontogenetischen Phase zur nächsten. Dies ist bei anderen Conchifera wie etwa Scaphopoden (Taf. 22/3-5) oder Lamellibranchiaten (WALLER 1981) genauso wie bei Gastropoden. Geht man von Beobachtungen an rezente Material aus, so ist es völlig undenkbar, daß etwa das Schlüpfen aus dem Ei und der Übergang vom beschützten Leben im Kapselinneren zum freien Larvalstadium im Meer ohne die Ausbildung von Anwachsstreifen vor sich gehen könnte. Das Fehlen von Anwachsstreifen auf der Ammonitella, ein Umstand, der auch von KULICKI (1974) beobachtet wurde, spricht stark gegen die Annahme, daß Ammoniten sich während der Ausbildung dieses Gehäuses teils innerhalb, teils außerhalb des Schutzes der Eikapsel befunden haben können.

Ein weiterer Faktor ist die Skulptur der Ammonitella. Diese besteht aus einer unregelmäßigen Bedeckung mit warzenförmigen Tuberkeln auf glatter Oberfläche. Das ist gleichermaßen der Fall bei oberkretazischen Baculiten (Taf. 13/1,6), wie bei oberkretazischen Baculiten (Taf. 13/1,6), wie bei mitteljurassischen Ammoniten der Gattungen *Koemoeras* und *Quenstedtoceras* (Taf. 13/4,5). Diese Mikroskulptur überkleidet die ganze Ammonitella gleichartig (Taf. 13/6,7). Will man als Modell für die Ammonitenentwicklung die freie Veligerphase höherer Prosobranchier heranziehen, wie dies ERBEN (1964, 1966) vorschlug, so wäre auch dieser Umstand höchst ungewöhnlich. Bei höheren Prosobranchiern (Neritaceen, Mesogastropoda) ist es in der Regel so, daß der im Schutz des Geleges gebildete

Gehäuseteil eine andere Skulptur aufweist, als jener, der von der Larve gebildet wird (BANDEL 1975a,b,c). Die völlig gleichartige Skulptur der gesamten Ammonitelloberfläche spricht für die Richtigkeit der Annahme von DRUSHCHITS & KHIAMI (1969, 1970), daß die Ammoniten, vergleichbar rezente Cephalopoden, keine Larvalphase besaßen.

3.3.3 ERSTES SEPTUM

Auch für die Herausbildung des Siphonalsystems finden sich in der Literatur stark differierende Angaben, für die Rekonstruktion des zeitlichen Verlaufs der Ausbildung der verschiedenen Strukturen und die Rekonstruktion ihrer Lage im Gehäuse. Das erste Septum, welches das Schalenlumen im Bereich der Protoconchmündung verengt, wird allgemein Proseptum genannt; seine Verbindung mit der Innenschale erzeugt die Prosutura. In der Literatur gibt es Angaben, in denen von zwei Prosepten die Rede ist. Dies ist bei TANABE et al. (1980) darauf zurückzuführen, daß im exakten Mittelschliff das Caecum der Innenlippe des Protoconchs sehr nahe kommt und sie berühren kann (Taf. 17/3). Zudem ist die Außenschicht des Caecums oft mit der Innenlippe über eine Anheftungslamelle lokal verbunden (Taf. 17/6). Die Autoren haben daher die Innenlippe mit einem ersten Septum verwechselt (Abb. 51), und es erstaunt in diesem Zusammenhang nicht, daß die zwei sogenannten Prosepten sich nur im Bereich der Innenlippe (dorsal) fanden, während nach außen hin (ventral) nur ein Septum zu bemerken war. Ebenso einfach finden die merkwürdigen "partial septa" eine Erklärung, die TANABE et al. (1979) auf der ventralen Seite des Caecums entdeckten. Diese Strukturen sind nur im Schliffbild rätselhaft. Bei räumlich erhaltenen, nicht verfüllten Anfangskammern zeigt sich, daß es sich um organische Verankerungsmembranen des Caecums zur Außenwand handelt, die in individuell sehr unterschiedlicher Ausbildung auftreten (Taf. 16/4).

Das erste Septum bleibt oft eine schwer deutbare Struktur, wenn nur genau zentrierte

Schliffe angefertigt werden, die Caecum und Siphon zentral schneiden (Abb. 43). Vermutliche Unterschiede in der Stellung des ersten Septums zum 2. Septum oder zur Innenlippe beruhen oft auf winzigen Unterschieden in der Schliffebene. ERBEN et al. (1969) stellten fest, daß das erste Septum als einziges Septum als kontinuierliche Verlängerung der Wandschichten gebildet wird, während alle folgenden Septen der Wand aufgesetzt erscheinen. Allerdings glaubten die Autoren, daß das Septum auf der ventralen Gehäuseseite eine Verlängerung der aus dem Protoconch herkommenden sekundären Prismenschicht ist, während es dorsal die Fortsetzung der Protoconchwand darstellen soll (Abb. 51). KULICKI (1975, 1979) vertrat demgegenüber die Auffassung, daß sich das Proseptum in seinen wandnahen Teilen sowohl als Fortsetzung der inneren Prismenschicht des Protoconchs, als auch der zweiten Kammerauskleidung verstehen läßt (Abb. 51). Das eigentliche Septum aber stehe mit der Prismenschicht der zweiten Kammer in Verbindung. Trotz dieser Beobachtungsunterschiede wird bei der Interpretation der Bildung des ersten Septums von gleichen Voraussetzungen ausgegangen. ERBEN et al. nehmen an, daß das erste Septum durch eine lateral besonders tiefgreifende, den Weichkörper kurz vor seinem rückwärtigen Ende ringförmig umgebende Invagination dieser Epithelregion gebildet worden sei. KULICKI ist der Auffassung, daß es in einer Falte oder Einschnürung aufgewachsen sei.

Eine so tiefe Mantelfalte am hinteren Eingeweidesack erscheint unnatürlich. Das erste Septum wurde vom Mantelgewebe in gleicher Weise ausgeschieden, wie spätere Septen, mit dem Unterschied, daß das erste Septum noch nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Ausbildung des Siphonalkanals stand, sondern zu einem Zeitpunkt entstand, wo es noch kein Siphonalsystem gab. Die Anheftungsstrukturen des Mantelgewebes auf der Außenseite der Protoconchschaale und hinter dem Innenlippenrand sowie die Verankerung einer von dessen Epithel ausgeschiedenen Haut, die ihrerseits hier angeheftet war, sind gut ausgebildet als

Wulst vorhanden (Taf. 15/7,8). Sie bilden einen stufenförmigen Wall an der inneren Septenbasis. Das mineralische erste Septum hingegen setzt sich in der Prismenschicht der folgenden Wohnkammer fort.

3.3.4 CAECUM UND PROSIPHO

Erst nach der völligen Ausformung des ersten Septums bildet sich das blinde Ende des Siphonalrohres, das sogenannte Caecum. Dies ist dadurch belegt, daß es am ersten Septum durch mehrere organische Lamellen auf der Innenseite der ersten Kammer angeheftet ist (Taf. 16/3; Taf. 17/2-4). Das Septum muß also bereits vorher als feste, steife Struktur bestanden haben. Der Prosiphon, d.h., die lamellig-organische Verankerung des Caecums mit der Protoconchinnenwand, ist ebenso, wie diese am ersten Septum innen befestigten Lamellen, ein Teil der Außenwand des Caecums und kann ebenfalls erst nach der Bildung des ersten Septums erfolgt sein. Es kann nicht gleichzeitig mit diesem entstanden sein oder noch vor diesem, wie ERBEN, FLAJS & SIEHL (1969) angenommen haben und wie dies LEHMANN (1976) übernommen hat. Zudem erfolgte der Rückzug der Muskeln auf die Oberfläche des ersten Septums und damit die Ablösung des Gewebes des Eingeweidesackes aus dem Bereich des Protoconches erst nach der Bildung des ersten Septums.

Eine ganz spezielle Funktion weisen TANABE et al. (1980) dem Prosiphon zu. Sie nehmen an, daß er nicht nur der Verankerung des Caecums an der Wand des Protoconches diene, sondern, daß es sich vielmehr um einen röhrenförmigen, echten Siphon handelt, durch den die Flüssigkeit der ersten Kammer herausgepumpt wurde. Hiermit griffen die Autoren eine sehr alte Hypothese wieder auf, die schon von GRANDJEAN (1910) widerlegt wurde. Dieses Rohr des Prosiphons soll nach Vorstellung der Autoren über eine Öffnung mit dem Inneren des Caecums in Verbindung gestanden haben. Die Untersuchung einer ganzen Reihe von unverfüllten Anfangskammern von *Quenstedtoceras* ergaben, daß der Prosiphon hier in seiner typischen Form vorhanden sein kann (Taf. 16/1) aber auch

fehlen kann (Taf. 17/2,3). Auch die Bilder von KULICKI (1979) von Caecum-Verankerungen zeigen die große Variabilität dieser Struktur auf. Außerdem ist eine Öffnung im Caecum, in die der Prosiphotubus hineinmünden soll, nie zu sehen, trotz zentraler Brüche durch das Caecum (Taf. 16/1) und trotz vorzüglicher Erhaltung bei *Quenstedtoceras*. Die Membran des Prosiphos setzt sich auch keineswegs in das Innere des Caecums fort, um sich dort mit den Schichten der Innenlage zu vereinigen, wie TANABE et al. (1980) annehmen, sondern, sie verbindet sich mit der äußeren organischen Hülle des Caecums, sowohl bei *Quenstedtoceras* als auch bei *Baculites* (Taf. 16/5, Taf. 17/4-6). Ähnliche Verhältnisse beobachtete KULICKI (1979). Er fand, daß Runzeln, die auf den Anheftungshäutchen verlaufen, sich auf der Caecumoberfläche fortsetzen können.

Der Prosiphos der Ammoniten gleicht also weitgehend der apikalen Verankerung des Siphonalstranges bei *Spirula* (Taf. 22/2) (DAUPHIN 1976, BANDEL & BOLETZKY 1979). Die Bezeichnung Prosiphos für die längste der Caecumanheftungen ist mißverständlich und beruht auf nur noch historisch interessanten Hypothesen zur phylogenetischen Ableitung der Ammonoideen bzw. Cephalopoden von nichtgekammerten Vorfahren. Ammoniten können eine ganze Anzahl solcher Prosiphonen besitzen, und damit werden auch die gewagtesten Hypothesen hinsichtlich ihrer Funktion hinfällig. Die organischen Verankerungslamellen des Caecums sind die während der Ammonitenontogenese zuerst auftretenden Anheftungsstrukturen des ersten Siphonalrohrsegments und entsprechen den Verankerungshäutchen wie sie später den Ammonitensiphonalstrang in charakteristischer Weise der Außenwand und den Septen anheften (GRANDJEAN 1910, ERBEN & REID 1971, KULICKI 1979, BANDEL & BOLETZKY 1979, BANDEL 1981).

Das Caecum stellt das erste Segment des Siphonaltubus dar und besteht aus organischer Substanz (Taf. 16/5). Dieser Befund steht mit Ergebnissen von ERBEN et al. (1969), ERBEN & REID (1971) und KULICKI (1979) in Einklang. Die kalkige Außenlage

des Caecums, die TANABE et al. (1979) und TANABE et al. (1980) beobachteten und die phosphatische Schale, die DAUPHIN (1975, 1977) fand, sind durch Diagenese entstanden. Dies legt auch der Vergleich mit *Spirula* nahe. KULICKI (1979) fand keine mineralische Anheftung des Caecums mit dem ersten Septum. Hier sind aber mineralische Verbindungsstellen dennoch vorhanden (Taf. 16/3). In den seitlichen Bereichen der Verankerung zwischen Caecum und erstem Septum ist eine schmale poröse Zone entwickelt (Taf. 16/6). Durch diese Zone erfolgte wahrscheinlich der Flüssigkeitsaustausch mit der ersten Kammer und nicht durch die Caecumkappe, wie bei der rezenten *Spirula* (BANDEL & BOLETZKY 1979). Die Festigkeit des Ammonitencaecums wird auch dadurch dokumentiert, daß keine kollabierten Caecumkappen bekannt geworden sind, wie sie bei *Spirula* häufig auftreten (BANDEL & BOLETZKY 1979, Fig. 87).

3.3.5 NACROSEPTEN

Das zweite Septum besteht aus einer apikalen und aperturalen Prismenschicht mit einer dünnen Perlmutter-schicht dazwischen (Taf. 15/6). Es wurde von ERBEN et al. (1969) als Primärseptum bezeichnet und in seiner Lage als sehr nahe auf das erste Septum folgend charakterisiert. Es ist in der Tat teilweise am ersten Septum angeheftet, d.h. es reitet auf diesem (Abb. 43). Erst vom dritten Septum an soll Perlmutter beim Bau des Septums Verwendung finden. Daher bezeichneten die Autoren das dritte Septum als "erstes Nacroseptum". Während LEHMANN (1976) diese Daten übernahm, konnte KULICKI (1975, 1979) nachweisen, daß das zweite Septum im wesentlichen aus Perlmutter zusammengesetzt ist und damit die Beobachtungen von BIRKELUND & HANSEN (1968) an jüngeren Ammoniten bestätigen.

Das zweite Septum ist auch das erste Septum, welches in seiner Bildungsweise direkt mit der Abscheidung des Siphonalrohres verknüpft ist. Dies ergibt sich daraus, daß die Perlmutter-schichten des Septums sich in den organischen Lagen des Siphonalrohres fortsetzen. Wie ERBEN et al.

feststellten, sitzt das zweite Septum, wie auch folgenden Septen, unvermittelt der Gehäusewand auf.

Da der Verlauf des ersten Septums stark von dem des zweiten Septums abweicht und das zweite Septum teils neben dem ersten teils auf dem ersten Septum angesetzt ist, ist die räumliche Konstellation beider Septen zueinander schwer zu rekonstruieren. Es scheint jedoch so zu sein, daß trotz gegenteiliger Aussagen von DAUPHIN 1977 und TANABE et al. 1980 bei Ammonitellen der unterschiedlichsten Entwicklungslinien die Verhältnisse sich hier doch sehr weitgehend ähneln. Die sich wiederholenden Unterschiede in den ersten drei Septenanheftungsstellen (Suturen, Lobenlinien) bei Ammoniten führten SCHINDEWOLF (1954) zu den Bezeichnungen Prosutura (1. Septum), Primärsutura (2. Septum) und weitere Lobenlinien (3. und folgende Septen). Diese Unterschiede der ersten Lobenlinien finden ihre Erklärung nicht in unterschiedlicher Struktur der Septen, sondern in der Lage des Siphonalrohres und in der Entwicklung der Retraktormuskeln. Nach dem Rückzug aus der Anfangskammer, in der der Körper an der Innenlippe angeheftet war, befestigten sich zwei Muskeln auf der Oberfläche des ersten Septums. Vor dem Bau des zweiten Septums verlagerten sich diese vor das noch nicht abgeschiedene 2. Septum. Um jede Muskelanheftung herum bildete die Septenverankerung auf der dorsalen Seite einen Lobus. Beim Rückzug aus diesem Bereich, und vor der Bildung des dritten Septums, erfolgte die Verschmelzung des Muskelpaares zu einem Muskel. Das sich um die-

se Anheftung herum bildende Septum zeigte von nun an hier nur noch einen Lobus (Taf. 13/3; Taf. 18/1,2,4). Da die Morphologie der ersten Suturen ein sehr konservatives Element in der Ammonitenentwicklung darstellt, kann davon ausgegangen werden, daß Ammonitenembryonen ganz allgemein bis zur Bildung der 3. Kammer zwei Retraktormuskeln besessen haben, die sich erst dann zu einem Muskel vereinigten.

Der Siphonalkragen des zweiten Septums ist nach hinten umgebogen und besteht aus Perlmutter. Bei *Quenstedtoceras* ist dies auch im dritten Septum noch der Fall (Taf. 19/1), doch hier wird die Siphonanheftung bereits halb von prismatischen Schichten übernommen. Es bildet sich hier also ein retrochoanitischer Kragen und gleichzeitig auch ein prochoanitischer Kragen. Im vierten Septum hat Perlmutter im nach hinten gebogenen Duteil nur noch eine untergeordnete Bedeutung. Im fünften Septum ist die Perlmutter Schicht nur nach vorne umgebogen (Abb. 49), und es ist hier bereits beinahe die Struktur und Bildungsweise des Ammonitenseptums verwirklicht, wie sie im adulten Zustand bei diesem Ammoniten auftritt (BANDEL 1981a). Der Übergang vom retrochoanitischen Perlmutterkragen zum prochoanitischen ist bei verschiedenen Ammoniten verschiedener Entwicklungslinien unterschiedlich. Bei jurassischen oder kretazischen Formen scheint der Wechsel jedoch ähnlich rasch vor sich zu gehen wie hier geschildert (ERBEN et al. 1969; KULICKI, 1979; TANABE et al. 1979).

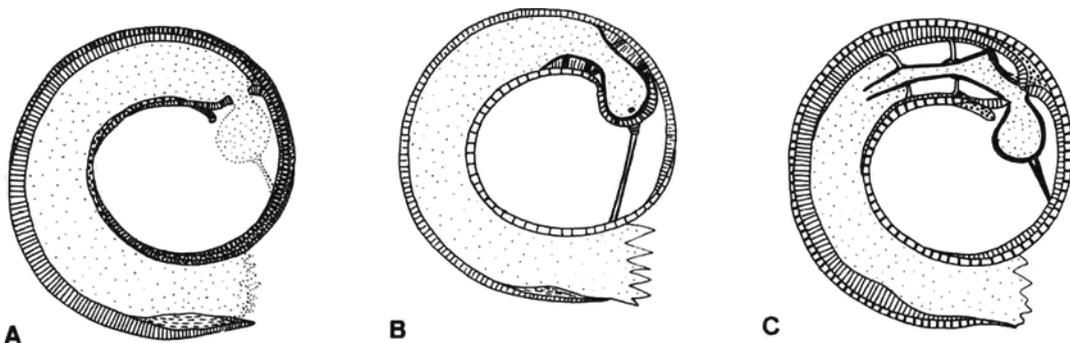


Abb. 51. Text siehe rechte Seite

Abb. 51. Interpretation der Bildung der Ammonitella von verschiedenen Autoren. A) Umgezeichnet nach ERBEN, FLAJS & SIEHL (1969, Abb. 5, III). Nach der Vorstellung der Autoren besitzt der Embryo eines Ammoniten vor der Fertigstellung des Protoconchs (= erste Wachstumsänderung) noch keine Lokomotionsorgane und das Epithel scheidet nur subprismatische Kalkkristalle aus. Der Weichkörper ist dick, gedrungen und kurz. Während der Protoconchfertigstellung scheidet das Epithel voll-prismatische Kristallite aus und der Weichkörper flacht sich ab und streckt sich. Danach schlüpft das Tier und schwimmt mit Hilfe eines velumartigen Schweborgans. Der Prosipho wird nun fixiert, Proseptum und Flansch bilden sich, das Caecum wird abgeschnürt. Sobald das Gehäuse bis zum Mündungsrand der Ammonitella (= zweite Wachstumsänderung) ausgebaut ist, bildet sich ventral der Trichter, die ersten Perlmutterstadien treten in Erscheinung und die Metamorphose vom larvalen zum postlarvalen Zustand wird vollzogen. In diesem Stadium ist das Gehäuse wie dargestellt (A). Erst im folgenden wird der erste Siphon gebildet. B) Umgezeichnet nach TANABE, FUKUDA & OBATA (1980, Fig. 4, E). Die Autoren stellen sich die Bildung der Ammonitella oberkretaischer Ammoniten in folgender Weise vor. Als erste Schalenbildung wird der mineralisierte Bereich der Anfangskammer abgeschlossen. Während der Bildung der folgenden Windung der Ammonitella entsteht im Raum der ersten Kammer das Prosiphonrohr, welches in das organische Caecum mündet. Erst nach der Fertigstellung des Caecums wird das erste Septum (Proseptum) sezerniert und dann der Flansch (Innenlippe), welcher Teil des Proseptums ist. Im folgenden erreicht die Ammonitella ihre endgültige Größe. Die prismatische Außenwand der Endwindung stellt hierbei eine Fortsetzung der inneren Prismenschicht der ersten Kammer dar, welche die Außenseite in der Region des Caecums erreicht. Im folgenden wird das Caecum verkalkt. Der Innenraum der ersten Kammer ist über den hohlen Prosipho und ein Loch im Boden des Caecums mit dem Siphonalrohr in Verbindung. Durch diesen Apparat wird die erste Kammer leergepumpt und der Ammonit entschlüpft seiner Eikapsel. Dieses Stadium ist dargestellt (B). Erst nachher werden Perlmuttersepten ausgeschieden. C) Umgezeichnet nach KULICKI (1979, Fig. 7, E). KULICKI (1975, 1976, 1979) meint, daß der Ammonitenembryo bei *Quenstedtoceras* sofort mit der Bildung einer mineralisierten Schale seine Gehäuseabscheidung beginnt. Die äußere prismatische Schicht wird dabei dergestalt abgeschlossen, daß sie von der ersten Schalenkalotte bis zum Mündungsrand der Ammonitella durchgängig vorhanden ist. Noch während des Vorbaus der 2. Windung wird der Innenlippe der Flansch aufgesetzt und ihm gegenüber auf der Außenwand ein subprismatischer Wulst. Mit Vollendung des mineralischen Ammonitellagehäuses wird das erste Septum gebildet und gleichzeitig das ganze Gehäuse, abgesehen von Teilen des Protoconchs, innen mit einer subprismatischen Minerallage ausgekleidet. Das Gewebe zieht sich nun aus dem Raum der ersten Kammer zurück und das Caecum bildet sich. Die Segmente des Siphonalrohrs werden in der Folge durch tiefe Einfaltungen des Eingeweidetasches gebildet. Erst nach der Abscheidung eines Rohrsegments zieht er sich von der Segmentaußenseite zurück. Mit vier fertigen Septen schlüpft das Tier aus der Eikapsel, ohne zwischengeschaltete Larvalphase.

A) Redrawn from ERBEN, FLAJS & SIEHL (1969, Abb. 5, III). In the opinion of these authors the embryo of ammonites in general could not swim before completion of the protoconch, and epithelium secreted only subprismatic crystallites. The body was short rounded and bulky. With completion of the inner shell cup the epithelium secreted fully-prismatic crystallites and the soft body became flattened and stretched in length. The animal hatched and swam with a ciliated velum. The prosipho was fixed to the shell wall and proseptum and flange formed. A constriction of the visceral mass produced the caecum. As soon as the conch of the ammonitella was completed by the free swimming larva a funnel formed and epithelium produced nacreous structure. Both changes give evidence for the metamorphosis from larval to postlarval life. Afterwards the siphuncle as well as septa formed. B) Redrawn from TANABE, FUKUDA & OBATA (1980, Fig. 4, E). In the opinion of these authors the ammonitella of Upper Cretaceous ammonites formed in the following way. First shell produced consisted of a mineralized first chamber. During formation of the following whorl the prosipho-tube formed ending into the organic caecum. After caecum construction the first septum (proseptum) formed together with the flange that was part of the 1st septum. The ammonitella now reached its full size. The prismatic outer wall is the continuation of the inner prismatic layer of the first chamber and it moves from the inside to the outside in the area of the caecum. The caecum calcified. The inner space of the first chamber was connected to the caecum by the hollow prosipho-tube through a hole. With this structure the 1st chamber was emptied from liquid and the ammonite hatched from its egg capsule. Only afterwards nacreous septa formed. C) Redrawn from KULICKI (1979, Fig. 7E). In the opinion of this author (1975, 1976, 1979) the embryo of *Quenstedtoceras* started with the construction of a mineralized shell from first shell secretion onwards. The outer prismatic layer is continuous from the first watch glass-like shell to the completed ammonitella throughout. During secretion of the 2nd whorl of the ammonitella the flange grew on the inner lip and opposite to it a mineral ridge was secreted. With completion of the ammonitella the first septum formed and most of the shell was coated from the inside by a prismatic layer. Tissue withdrew from the first chamber and caecum was formed. The segments of the siphuncular tube subsequently were secreted in deep folds of the visceral mass, which withdrew from the tubes after they had been completed. With 4 septal formed the animal left its egg capsule without a larval phase.

3.3.6 SCHLÜPFSTADIUM

BRANCO (1879) nahm an, daß das Embryonalgehäuse bei Ammoniten nur aus einem Teil des Protoconches besteht. SPATH (1933) vermutete, daß der Protoconch sich während der Larvalphase eines Ammoniten bildete, und sich die Larve mit fertiggestelltem Protoconch zur nicht mehr driftenden Lebensweise umformte. ARKELL (1957) meinte auch, daß der Protoconch von einer Larve gebildet wurde und die zweite Wachstumsänderung (Rand der Ammonitella) bereits das Ende einer ersten nachlarvalen Lebensphase darstellt. SCHINDEWOLF (1929) betrachtete Protoconch und erstes Septum als zum Embryonalgehäuse gehörig und GRANDJEAN (1910) nahm an, daß Ammoniten mit der ganzen Ammonitella als Embryonalgehäuse schlüpfen.

Die zahlreichen *Baculiten*-Ammonitellen aus der Oberkreide Jordaniens zeigen eine mit Sediment verfüllte Wohnkammer, die etwa eine halbe Windung umfaßt. Dahinter sind 5 bis 7 Septen ausgebildet. Dies deutet darauf hin, daß der schlüpfertige Ammonit seine Eikapsel mit etwa fünf funktionsfähigen Kammern verließ.

Diese Annahme ist in Übereinstimmung mit KULICKI's (1974) Rekonstruktion, nach der *Quenstedtoceras* mit 3 bis 4 funktionsfähigen Kammern ausgerüstet, schlüpfte. Bei Ammonitellen karbonischer Goniatiten läßt sich das Vorhandensein von mindestens einem Septum nachweisen. Sicherlich ist die Anzahl der fertig ausgebildeten Septen bei Ammonitenschlüpflingen verschiedener Arten unterschiedlich groß, wie bei den verschiedenen rezenten Arten von *Sepia*. Deren Junge schlüpfen mit Schulpen, die eine artspezifisch verschiedene Anzahl von Kammern aufweist (BANDEL & BOLETZKY 1979). Auch innerhalb ein und derselben Art mag es, wie bei rezenten Formen, Unterschiede gegeben haben.

An *Baculites* - Ammonitellen läßt sich belegen, daß in der Schlüpfphase bereits Perlmutter enthaltende Septen ausgebildet

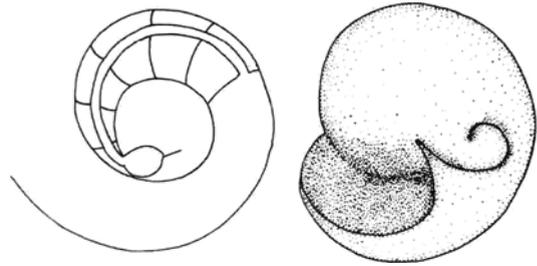


Abb. 52. Bei zahlreichen Ammonitellen von *Baculites* aus der Oberkreide Jordaniens zeigt sich, daß vor dem ersten Ansatz eines Adultgehäuses 5 bis 7 Septen ausgebildet sind, und die Wohnkammer etwa eine halbe Windung umfaßt. Es ist anzunehmen, daß die Jungtiere ihre Eikapseln mit 5 Septen verlassen, verließen.

Numerous ammonitellae of *Baculites* from Jordan show 5-7 septa before adult shell is added. Hatching occurred with about 5 septa and a living chamber of about half a whorl.

sind. Sicherlich kann nicht Perlmutterbildung und Metamorphose des Weichkörpers oder Perlmutterbildung und Schlüpfzeitpunkt in Zusammenhang gebracht werden. Ein Schlüpfzeitpunkt, zu dem nur das erste Septum und das erste Siphonalrohrsegment in die Ammonitella eingebaut sind, ist bereits vorstellbar, da dieses Stadium schon funktionell wäre. Es besteht eine Ähnlichkeit zu den Verhältnissen, wie sie bei der rezenten *Spirula* ausgebildet sind. Diese schlüpft nämlich ebenfalls mit mindestens einem Perlmutterseptum im Embryonalgehäuse (Kapitel 3.4). Allerdings ist hier Perlmutter nicht in der Form vertreten, wie bei Ammoniten und Nautiloiden, sondern in einer abgewandelten aber bildungsmäßig und funktionell gleichartigen Form des Typs der Lamellenstruktur, wie er sehr ähnlich in den Septen jurassischer Belemniten anzutreffen ist (Taf. 19/5).

Perlmutter als Wandablagerung außerhalb des Septums erfolgte erst nach eineinhalb Windungen im Inneren der Ammonitella, wie ERBEN (1964, 1966) als erster feststellte und wie wiederholt nachgeprüft und für viele Arten unterschiedlicher Alterseinstufung nachgewiesen wurde (TANABE et al. 1980). Dies bedeutet, daß die Wohnkammer erst kurz vor oder nach dem Schlüpfen aus

dem Gelege mit Perlmutter ausgekleidet wurde. Auch das ist ein weiterer Hinweis dafür, daß Ammoniten allgemein mit einer oder einer halben Windung umfassenden Wohnkammer schlüpfen. Der Beginn der Adultschale wurde der Ammonitella innen im Bereich der Wohnkammer angefügt und verbunden. Dieser Einschub erzeugte die markante Schalenverdickung der zweiten Wachstumsänderung (nepionic constriction), die sich auch auf Steinkernen so deutlich abprägt und sehr häufig den Übergang von der Ammonitella zum Adultgehäuse kennzeichnet (Taf. 14/7). ERBEN et al. (1969) wiesen nach, daß diese Verhältnisse für Ammoniten mindestens seit dem Karbon typisch sind.

Eine Untergliederung in Schalensekretionsbereiche mit verschiedenartigen, sich im Laufe der Embryonalentwicklung an verschiedenen Stellen des Mantels herausdifferenzierenden Epithelien, die entweder prismatische, subprismatische oder perlmutterige Strukturen ausbilden, wie dies KULICKI (1979) annimmt, ist nicht notwendig. Dies ist daraus ersichtlich, daß solche Unterschiede in den Mantelepithelien der Muscheln und Schnecken nicht existieren, obwohl sie verschiedenartige Strukturtypen nebeneinander ausbilden, ohne daß sich Unterschiede in den Mantelepithelzellen nahe gelegener Gewebepartien feststellen ließen (HAAS 1972; BANDEL 1977a,b, 1979a). Auch bei rezenten, kalkschalentragenden Cephalopoden sind solche Differenzierungen der kalkabscheidenden Epithelzellen nicht zu beobachten (BANDEL & BOLETZKY 1979). Es kann davon ausgegangen werden, daß die Mantelzellen nach der Ablösung des Primärgehäuses vom Mantelrand und spätestens nach der Mineralisierung des Ammonitellagehäuses ausreichend differenziert waren, um jede im Ammonitengehäuse anzutreffende, mineralische Struktur aufbauen zu können, sie aber aus funktionellen Gründen nicht aufbauten.

DRUSHCHITS & KHIAMI (1970) interpretierten die zweite Wachstumsänderung als eine Struktur, die als Resultat einer Wachstumsunterbrechung in der ersten postembryonalen Phase angelegt wurde. Das ist so nicht zu-

treffend. Der Ammonitellamündungsrand ist vielmehr schon seit dem Zeitpunkt in seiner endgültigen Lage stabil, zu dem das organische, also noch nicht mineralisierte Ammonitellagehäuse in seinem gesamten Umfang fertiggestellt war. Erst darauf folgte die Mineralisierung der Schale und die fortschreitende Differenzierung der Schaleneinbauten bis zum Zeitpunkt des Schlüpfens. Dann war sicherlich nach dem Schlüpfen anfangs immer noch kein weiterer Schalenfortbau zu erwarten, da die Jungtiere sich erst in ihrer Lebensweise auf die neue Umwelt einstellen mußten. Bei den Archaeogastropoden liegt zwischen der Phase der Fertigstellung der Gehäusemorphologie und der "Metamorphose" im Ei oder als freischwimmender Larve ein Zeitraum von zwei bis sechs Tagen. Je mehr Dotter die Eier enthalten, desto länger ist die Phase zwischen Fertigstellung des Embryonalgehäuses und Weiterbau im Stil des Adultgehäuses. Bei Ammoniten war die Zeit zwischen Schalenausbildung und Weiterwuchs sicher länger, da die Größe des Gehäuses und der Durchmesser des Protoconchs für eine viel größere Dottermenge spricht, die während der Entwicklung aufgebraucht werden konnte. Bis nach dem Schlüpfen blieb der Ammonitellastalrand dünn (Taf. 2/7,8) und wurde nicht durch Innenschichten verstärkt. Die Schalenverdickung im Bereich der zweiten Wachstumsänderung vollzog sich erst, als das geschlüpfte Jungtier begann, das Adultgehäuse auszuscheiden. Der Übergang von der Schlüpfphase zur Aufnahme erneuter Schalensekretion war offensichtlich eine sehr kritische Phase im Leben eines Ammoniten und die Mortalität war hoch. KULICKI (1979) fand Massenvorkommen solcher Formen in Oxford-Kalken. DIETL (persönliche Mitteilung) beobachtete Ammonitellavorkommen bei jurassischen Heteromophen aus Südamerika, und in der Oberkreide Jordaniens fanden sich wiederholt Massenvorkommen von Ammonitellastadien mit und ohne Ansatz der ersten Adultschale in Kalken und Kieselkalken. Ähnliche Verhältnisse ließen sich auch bei karbonischen Goniatiten (Namur, Wuppertal) nachweisen und wurden für Oberkreide-Scaphiten aus den USA belegt (BANDEL, LANDMAN & WAAGE 1982).

3.4 DIE ENTWICKLUNG DER FRÜHONTOGENETISCHEN GEHÄUSE BEI *SEPIA*, *SPIRULA* UND *NAUTILUS* - DEVELOPMENT OF THE EMBRYONIC SHELL IN *SEPIA*, *SPIRULA* AND *NAUTILUS*

The egg of *Sepia* is yolk-rich. Thus the shell gland develops on a disc-like cell plate resting on the yolk mass. The gland cells of the shell gland are surrounded by a muscle mantle that has fused with its margins above the gland before the secretion of the organic primary shell is begun. When the shell is 0,9 mm long, it detaches from gland cells and is connected to the tissue of the visceral mass along a line following its longest axis. During reorganisation of the yolk, reserves connected with the lifting of the embryo the conch is deformed and pulled inward along the tissue-shell attachment. Further shell enlargement shows clear increments of growth. At 2 mm shell diameter, the shell is calcified in a patchy way from the outside at first, with a nacreous-like structure completed from the inside later. Young hatch as miniature adult-like individuals with several functional chambers.

The egg of *Spirula* is much smaller than that of *Sepia*. Here shell gland differentiation and formation of the first shell coincide with the time of yolk rearrangement and morphological lifting of the embryo. Mantle tissue thus grows around a well rounded visceral mass and its shape reflects it. Detachment from gland cells occurs when a well formed conch is secreted. Tissue shell attachment is present on the dorsal side of the inner wall, when the shell is mineralized by penetration of aragonite crystallites into the organic shell. A siphuncle forms when the visceral mass retracts from the first chamber. The organic cover of the siphuncular cell strand is attached to the shell wall and twisted somewhat before a pear-like mineral tube is secreted below the organic tube and the end of the living siphuncle covered by additional, but porous, organic layers.

The young hatch with functional buoyancy control of the shell.

In the extremely yolk-rich eggs of *Nautilus* embryos secrete a shell which at hatching has 6-7 functional chambers. The first organic shell cap connected and produced by the gland cells is thin. During rearrangement of the embryo on its yolk mass shell is attached to the tissue along the median axis and here is strongly deformed. The so formed scar of the primary shell becomes mineralized from below and thus fixed in shape. An ornamented secondary embryonic shell with growth increments clearly developed is secreted afterwards, each increment of shell growth becoming mineralized right after its deposition.

Sepia: Die Bildungsweise und die Gestalt des Embryonalgehäuses von *Sepia* wurde von BANDEL & BOLETZKY (1979) detailliert beschrieben. In dieser Arbeit sind auch viele Zitate zur älteren Literatur aufgeführt. Die Eier von *Sepia*, wie von allen dekapoden Cephalopoden (Sepioidea und Teuthoidea), sind von gelatinösen Eikapseln mit einer festen Außenhaut umhüllt. Die Embryonalentwicklung verläuft bei allen rezenten Coleoidea, die bisher untersucht wurden, gleichartig (BOLETZKY 1974). Die Furchung erfaßt nur eine flache Keimscheibe auf der Oberfläche des dotterreichen Eies. Die Dottersubstanz bleibt unbeeinflusst. Die Furchung der Zellen wird beendet, wenn die Basis der jeweiligen Furche das Cytoplasma der Keimscheibe durchschnitten und die Dottergranulae des Eies erreicht hat. Die sich entwickelnde Keimscheibe wächst kappenartig über die Masse des ungefurchten Dotters, bis diese schließlich völlig eingehüllt ist. Im Bereich der Keimscheibe bilden sich Dotterentodermzellen (Mesentoderm), die die Differenzierung in der überlagernden äußeren Zellschicht einleiten. Von den Zellen dieser Schicht wird Dotter aufgenommen und geht direkt in die sich entwickelnden Organanlagen weiter. Alle Anlagen in der Keimscheibe werden bilateral-symmetrisch ausgebildet. Als erste Organ-

bildung erscheinen die Mantelzellen (Schalendrüse), Ektodermale Zellen, aus denen sich das Mantelgewebe bildet, teilen sich unter der Ausformung langer, schlanker Zellen. Dieser Bereich senkt sich scheinbar in eine Grube ein, da er von einem Zellring umwachsen wird, der sich in der Folge erhöht, bis seine Ränder aneinanderstoßen und miteinander verwachsen. Damit ist das Mantelgewebe in einer dorsalen Höhle eingeschlossen, wie SPIESS (1971, Fig. 2) klar dargestellt hat.

Bei *Sepia* liegt der Keim zu diesem Zeitpunkt der etwa 9 mm großen Dotterkugel als Hohl­scheibe auf, die den größten Teil einer Hemisphäre überdeckt. Der Verschluss der Mantelhöhle geht damit einher, daß sich die Embryokappe zusammenzieht. Hierbei werden die vorher flächig angelegten Organe dreidimensional. Es bildet sich der Mund (Stomodaeum), die Augenanlagen, der Rand der äußeren Körperhülle und die Anlage des Trichters. Die äußere Körperhülle, die über der Höhle gelegen ist, in der die Schale entsteht, wird bei *Sepia* Mantel genannt, ist aber nicht mit dem Mantelgewebe gleichzusetzen, welches hinter dem vorrückenden Mantelwulst entsteht, sondern entspricht dem Muskelmantel der Gastropoden (Kapitel 5.1). Mantelgewebe hinter der Periostracumgrube ist bei *Sepia* nur auf dem Boden der Schalenhöhle anzutreffen. Mit der Abhebung der Keimscheibe vom Dotterei wird die Schalenhöhle gestreckt und das erste Schälchen ausgeschieden. Dieses Primärgehäuse besteht aus einer ovalen, flach gewölbten Kalotte, deren tiefster Teil hinten liegt. Das einfache, organische Schälchen ist glatt, weist keine Anwachsstreifung auf und ist etwa 0,9 mm lang und 0,7 mm breit (Abb. 53).

Während der Ausscheidung des Primärgehäuses sind die Drüsenzellen oder der Außenrand der Schalenhöhle fest mit der Schale verbunden. Danach lösten sie sich ab. Weiteres Schalenwachstum ist im folgenden mit einer deutlichen Anwachsstreifung verbunden (Abb. 55). Das Primärgehäuse ist mit dem Weichkörper in einem Mittelstreifen an der Innenseite verbunden. Bei der Keim-

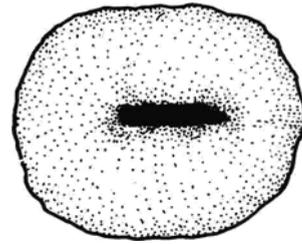


Abb. 53. Primärgehäuse von *Sepia officinalis* (umgezeichnet nach BANDEL & BOLETZKY 1979, Fig. 8 und Fig. 95). Die Längsgrube kennzeichnet den Bereich des Schälchens, an dem der Weichkörper angeheftet war.

Primary shell of *Sepia officinalis* with a longitudinal groove on the external side where the tissue is attached on the internal side.

abhebung wird die Dottermenge des Embryos in zwei Dottersäcke aufgeteilt. Ein kleinerer Teil des Dotters verbleibt unter dem Schulp innerhalb des eigentlichen Körpers des Embryos und wird so zum inneren Dottersack. Der größere Teil liegt dann vor dem eigentlichen Embryo (Abb. 54). Beim Aus-

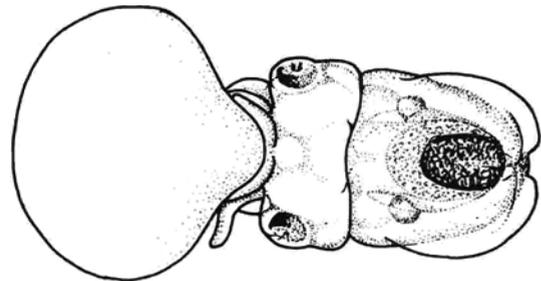


Abb. 54. Der Embryo von *Sepia officinalis* (umgezeichnet nach BANDEL & BOLETZKY, 1979, Fig. 17). Die Schale mit bereits erfolgter Bildung zweier Kammern liegt über dem inneren Dottersack. Der große, äußere Dottersack ist vor dem eigentlichen Embryo gelegen und ist erst kurz vor dem Schlüpfen vom Embryo aufgezehrt. Länge des Embryos mit Dottersack etwas über 10 mm.

The about 10 mm long embryo of *Sepia officinalis* has a shell with two chambers and a large yolk reserve outside of its actual body. All yolk is utilized when the young hatches.

einanderrücken der Dotterreserven erfolgt auch ein Zug auf das Anheftungsgewebe des Weichkörpers am Primärschälchen, sodaß sich die Schale in einer Längsfurche außen ein-

wölbt und innen einen der Längsachse folgenden Kamm bildet.

Im folgenden wird der Schalensack als Ganzes stark vergrößert. Der im Umriß anfangs ovale Primärschulp wird nun durch Anwachszonen vornehmlich nach vorne hin vergrößert. Der Schalenbau tritt von nun an in deutlichen 0,03 - 0,08 mm breiten Wuchsinkrementen in Erscheinung. An die Schale heftet sich der Mantelmuskel (Muskel der festen äußeren Körperhülle) an der Unterseite des Hinterrandes fest. Die ursprüngliche Gewebeverbindung unter der Schalenmitte löst sich. Beim Schulpvorbau entstehen Mittelstreifen, die der Längsachse folgen und links und rechts davon 7 bis 11 paarige, flache Eintiefungen (Abb. 55). Das Muster ist bei verschiedenen Individuen von *Sepia*-Embryonen sehr variabel. Das Gehäuse wird bis zu 2,3 mm Länge vornehmlich aus organischer Substanz aufgebaut und mineralische Einlagerungen erfolgen nur außen, ohne eine durchgehende Schicht zu bilden. Die erste durchgehende Mineralisierung des Schulps erfolgt bei der Konstruktion der ersten Kammer. Hierbei wird die Innenseite des Schulps mit einer, der Perlmutter verwandten, aragonitischen Lamellenschicht bedeckt.

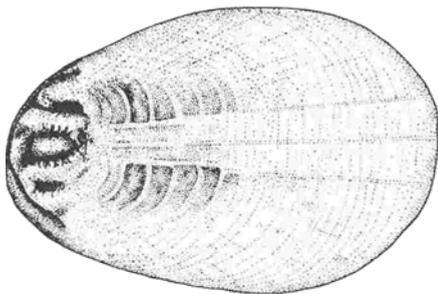


Abb. 55. *Sepia officinalis*-Schulp vor der Bildung der ersten durchgehenden Aragonit-schicht zeigt das Primärgehäuse mit seiner großen Längsnarbe und das Sekundärgehäuse mit Anwachstreifen und paarigen Gruben. Das Schälchen ist maximal 4,5 mm lang.

Sepia officinalis cuttlebone before secretion of the first inner mineral layers and before covering outer mineral deposits show the scar on the primary shell and growth increments on the secondary shell.

Der Schlüpfling besitzt einen Schulp der weitgehend dem der erwachsenen Tiere gleicht, sowohl was die Gestalt als auch was die Funktion angeht. Hierbei ist bei verschiedenen Arten von *Sepia* die Anzahl der Kammern unterschiedlich und auch innerhalb einer Art gibt es leichte Unterschiede. Bei *Sepia pharaonis* aus dem Roten Meer sind es zumeist 6 Kammern, bei *Sepia orbignyana* aus dem Mittelmeer zumeist 9 Kammern, mit denen das Jungtier schlüpft. Diese Kammern sind auch zum Teil bereits leergepumpt.

Spirula: Die Eigröße beträgt bei *Spirula* maximal 1,7 mm. BOLETZKY (1974) fand, daß bei kleinen Eiern coleoider Cephalopoden wie *Spirula* die Longitudinalachse des Tieres schon durch die Achse des längsovalen Eies vorgegeben ist. Bei Eiern, die bis ungefähr 2 mm messen, umhüllt die Kappe des Keimes, die den eigentlichen Embryo darstellt, etwa die Hälfte der Dottermasse. Bei der Aufteilung der Dottermenge in einen äußeren und einen inneren Dottersack ist beim *Spirula*-Embryo etwa die Hälfte der Dottermenge vom Körper des Embryos umhüllt. Nach der Herausbildung der geschlossenen Schalenhöhle (in gleicher Weise wie bei *Sepia*) umwächst der Saum der Drüsenzellen, der dem Außenrand der Schalenhöhle entspricht, den vom Entoderm (Mesentoderm) umhüllten inneren Dottersack. Bei der Trennung des äußeren vom inneren Dottersack wird letzterer vorne abgeschnürt. Der vorrückende Mantel zeichnet diese Abschnürung ebenfalls ab, wenn er sie erreicht hat. Nach BANDEL & BOLETZKY (1979) löst sich der Mantel vom Primärgehäuse, nachdem der innere Dottersack völlig vom organischen Primärgehäuse umgeben ist. Nach der Ablösung wird das Gehäuse mineralisiert. Hierbei sind zwei Phasen der Aragonitkristallisation zu beobachten. Zunächst durchsetzen und ersetzen Aragonitkristallite das organische Primärschälchen vollständig von innen her. Auf dieser, an organischer Substanz reichen, äußeren Schalenschicht entsteht in der zweiten Phase der Verkalkung eine, in ihrer Struktur der ersten gleichartige Prismenschicht. In diesem nun völlig mineralisierten Gehäuse ist die Ansatzstelle des Weichkörpers als Streifen von prisma-

tischen Kristallaufwüchsen auf der dorsalen Innenoberfläche der Anfangskammer erkennbar (Taf. 22/2).

Die wohlgerundete, kugelige Anfangskammer zeichnet in ihrer Form also genau den inneren Dottersack (spätere Mitteldarmdrüse) nach. Die Apertur des Gehäuses ist 0,38 mm breit und rund. Im folgenden ändert sich die Gehäusefüllung. Zu dem Zeitpunkt, zu dem die Wandung der zweiten Kammer abgetrennt ist, bildet sich eine ringförmige, mineralische Verdickung in der Apertur der ersten Kammer. Damit wird der Rückzug des Weichkörpers aus dem Innenraum der ersten Kammer eingeleitet. Hierzu verlagert sich die Gewebeanheftung auf die dorsale Innenoberfläche des Bereichs der späteren zweiten Kammer und verankert sich hier mit der Schale in einem langgezogenen, etwa gleichbleibend breiten Streifen (Taf. 22/5,7). Das Gewebe des organischen Siphos differenziert sich und heftet sich an der ventralen Innenseite der ersten Kammer an. Danach scheidet dieser Strang eine organische Hülle aus, die an dieser Stelle mit der Schale in Verbindung tritt und über den prismatischen Wulst an der Kammerverengung angesetzt ist. Das Siphogewebe wird darauf teilweise aus dem Kammerinnenraum zurückgezogen und dabei gedreht. Die Verdrehung des Eingeweidessackes (bzw. der Mitteldarmdrüse) gegen die Schale zeichnet sich deutlich in dem Faltenwurf der organischen Hüllschichten des Siphos ab (Taf. 22/2). Darauf bildet sich das vollständig mineralisierte, birnenförmige erste Siphonalrohrsegment von 0,3 mm Länge, welches in den Innenraum der ersten Kammer vorragt. Sein apikales Ende ist durch ein für Flüssigkeit durchlässiges organisches Käppchen geschlossen (Abb. 56). Seine äußere Hülle ist das anfangs vom Siphos ausgeschiedene, organische Häutchen, welches sich bis zur gegenüberliegenden Wand, als sogenannter Prosiphos, fortsetzt. Diese Lamelle hat nur eine Stützfunktion für das organische Siphokäppchen. Der Flüssigkeitsaustausch erfolgt nur über die durch von innen angelagerte, organische Schichten verstärkte, gerundete Kappe des Rohrendes (Abb. 56).

Der Schlüpfvorgang ist bei *Spirula* noch nicht beobachtet worden. Die kleinsten Tiere, die bisher gefangen wurden, legen die Vermutung nahe, daß etwa 4 mm lange Tiere schlüpfen. Diese tragen ein Schälchen, in dem die erste Kammer mit Sicherheit bereits funktionell ist, wahrscheinlich auch die zweite und möglicherweise sogar die dritte Kammer.

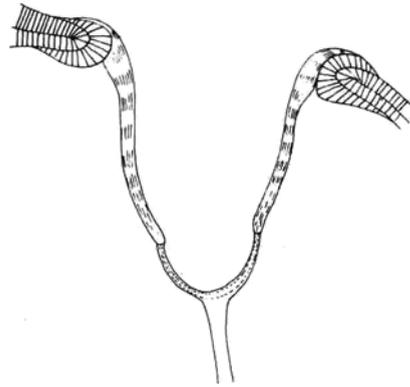


Abb. 56. Der Anfang des Siphonalrohres (erstes Segment) von *Spirula spirula*. Das Rohr endet mit einer flüssigkeitsdurchlässigen organischen Kappe, die über eine ebenfalls organische Lamelle mit der Kammerinnenwand verankert ist. Das mineralische Rohr ist über einen Prismenwulst mit dem Gehäuse in der Windungsverengung zwischen Protoconch und folgender Windung verbunden.

The first segment of the siphuncular tube of *Spirula spirula* ends with an organic cap that is porous, and extends into a lamella attached to the chamber wall. The mineralized tube is attached to the walls by a prismatic ridge.

Nautilus: Die Eikapseln von *Nautilus* ähneln ihrem Aufbau jenen von *Sepia*, sind jedoch größer. HAMADA et al. (1980) vermaßen die Gelege von *Nautilus macromphalus* und stellten hier Kapselhöhen von 32 bis 39 mm und Breiten von 20 bis 35 mm fest. Der aus diesem großen Ei schlüpfende Jung-*Nautilus* trägt ein Gehäuse von 25 bis 27 mm Durchmesser (Schätzungen von STENZEL 1964) oder etwa 20 mm Durchmesser (Messungen von DAUPHIN 1979). NAEF (1921/1923) vertrat die Ansicht, daß das schlüpfende Tier bereits 7 funktionelle Kammern besitzt. Wie aufgesagte Gehäuse von *Nautilus pompilius* zeigen, weisen die ersten 7 Kammern einen größeren Abstand zueinander auf, als die

folgenden Kammern (Abb. 57). Mit dem Beginn der regelmäßigen und engeren Kammerabstände, so die verbreitete Ansicht bei Bearbeitern von *Nautilus*, beginnt das freie Leben im Meer.

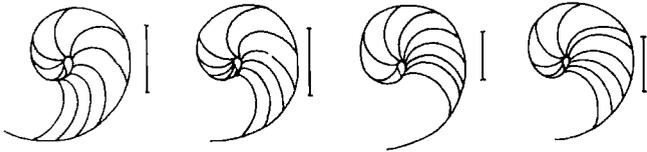


Abb. 57. Die Anfangswindung von 4 Individuen von *Nautilus pompilius* im Medianschnitt. Die vom Embryo innerhalb der Eikapsel gebildete 6 - 7 Septen weisen einen größeren Abstand zueinander auf, als die nach dem Schlüpfen gebildeten Septen. Maßstab: 1 cm.
Initial whorl of four individuals of *Nautilus pompilius* in median section. The 6-7 septa formed by the embryo are differently spaced from the septa formed after hatching from the egg.

Das Embryonalgehäuse ist bis auf eine kleine Anfangskalotte regelmäßig gemustert. Das Anfangskäppchen des *Nautilus*-Gehäuses wurde von ERBEN & FLAJS (1975) im Detail beschrieben und abgebildet. Demnach ist das Primärgehäuse etwa 1,5 - 2 mm groß und stark runzelig verfaltet. Eine lange Mittelfurche (sogenannte Cicatrix) durchzieht die Anfangskalotte in Richtung der Längsachse. Sie kennzeichnet den Bereich, in dem das dünne, organische Primärschälchen mit dem Weichkörper verbunden war. Bei *Nautilus* ist die Keimscheibe auf dem großen Ei im Verhältnis zum Eivolumen noch kleiner als bei *Sepia*, sodaß bei der Ablösung des eigentlichen Embryos von der Dotterkugel und der Trennung von Innendotter und Außendotter noch größere Schwierigkeiten zu überwinden sind.

Auf das verfaltete und durch den Mittelwulst gegliederte Primärgehäuse folgt das Sekundärgehäuse mit einer charakteristischen Skulptur aus Spiralrippen und der Anwachsstreifung folgenden Riefen. Die Verkalkung des Primärgehäuses erfolgt vor dem Beginn des Vorbaues des Sekundärgehäuses. Wie BLIND (1976, Abb. 3; Taf. 3,4) zeigt, ist die erste Mineralisation recht ungeord-

net und besteht aus prismatisch-sphärolitischen Kristalliten und Kristallaggregaten. Bevor das Siphonalsystem eingebaut werden kann, ist der apikale Gehäuseteil aber schon von einer gleichförmigen dicken Perlmutter-schicht von innen her ausgekleidet. Das erste Septum wird also in einem fertig verkalkten, soliden Gehäuse eingebaut, in gleicher Weise, wie alle späteren Septen. Nur der Siphonalkanal endet blind und ist in dem Bereich, in dem er gegen die apikale Wand stößt, porös (BANDEL & BOLETZKY 1979, Fig. 22).

3.5 EMBRYONALGEHÄUSE VON CEPHALOPODEN IM VERGLEICH ZUEINANDER - COMPARISON OF EMBRYONIC SHELLS OF CEPHALOPODS

Spirula and *Quenstedtoceras* have a similar development of embryonic shell regarding the egg size, the spherical first chamber, the rapid mineralization of the shell, the tissue attachment to the interior of the first chamber, the retraction of tissue-shell connection from the room of the first chamber into the area of the second chamber, the differentiation of the siphuncular tissue, the secretion of the first segment of the siphuncle, the secondary installation of a siphuncular system with nacreous organic tubes, porous zones for contact to the closed off chamber, and the mode of hatching as young with small shell but fully functional buoyancy control. Differences between *Spirula* and *Quenstedtoceras* are that the shell is internal in one and external in the other and, that the mode of coiling as well as the relative shell length disagree. First mineralization covers all walls in *Spirula* and only the outer ones in *Quenstedtoceras*. First segment of the siphuncular tube in *Spirula* is attached to the outer wall; in *Quenstedtoceras* it is to the first septum, and siphuncular tube segments are longer in the first while a true living chamber is present only in the latter. Also morphology of shell-tissue connection differs.

Sepia and *Nautilus* only show similarities regarding the formation and morphology of the primary shell. Both embryos secrete a thin organic shell which is only shallowly concave and becomes attached to the tissue along its long axis after detaching from the gland cells of the mantle. The primary conch is deformed along this attachment and a scar develops. Final shape is achieved when first irregular mineral covers are underlain by nacreous mineralization.

The similarities present in the morphology of the primary shell of very differently derived cephalopods can be explained simply by differences in egg size. Two strategies are present in nature. Those species with eggs below 2 mm in diameter surround about half of the yolk mass with their embryonic tissue when the primary shell starts with its growth. The conch is developed around a stable background of a visceral mass of a maximum width of 1 mm. The primary shell is mineralized totally without prior deformation. Embryonic shells measure between 1 and 2 mm in size, their first chamber less than 1 mm in diameter. Species with eggs larger than 2 mm have grown to a disc-like embryo resting on the large yolk mass when first shell forms. The primary shell remains as flat as the embryo in this stage and becomes deformed when the visceral mass to which it is attached rises from the yolk. First chambers are above 1 mm in dimension and aside from the deformed primary shell cup the over 2 mm large embryonic shell shows growth increments. This shell morphology is directly correlated to the amount of yolk present, probably right from the beginning of cephalopod evolution.

Spirula und *Quenstedtoceras*: Es lassen sich eine ganze Reihe von Gemeinsamkeiten hinsichtlich der Bildung, der Gestalt und der Struktur zwischen dem Embryonalgehäuse von *Spirula* einerseits und der Ammonitella von *Quenstedtoceras* andererseits feststellen:

1. Die Embryonen entwickeln sich auf einem unter 2 mm großen Ei dergestalt, daß die Dottersubstanz bereits zur Hälfte vom eigentlichen Embryo bedeckt ist, noch ehe das Primärgehäuse mit seiner Bildung beginnt.
2. Die Anfangskammer ist kugelig.
3. Sofort nach der Ablösung des Mantel-saumes erfolgt die erste Verkalkung des Primärgehäuses, indem die Außenwände des organischen Schälchens von innen her durch Aragonitprismen von etwa 0,2 µm Breite gleichförmig durchsetzt werden.
4. Der Weichkörper des Embryos ist im Innenraum der späteren ersten Kammer verankert.
5. Die Lumenverengung der Öffnung des Raumes der späteren ersten Kammer erfolgt durch prismatische Aragonitbildungen (1. Septum bei Ammoniten, prismatischer Ring bei *Spirula*).
6. Die Anheftung des Weichkörpers wird danach aus dem Innenraum der ersten Kammer nach vorne in den Bereich der späteren zweiten Kammer verlagert.
7. Im Bereich der späteren zweiten Kammer differenziert sich das Gewebe des Siphonalstranges aus, umgibt sich mit einer Membran, die an der Innenwand befestigt wird.
8. Das erste funktionsfähige Siphosegment wird vom Siphonalgewebe ausgeschieden, welches sich aus dem Bereich der ersten Kammer teilweise zurückgezogen hat. Das feste, blind endende Siphonalrohr tritt über eine poröse Zone mit dem Kammerinnenraum in Verbindung, und die Entleerung des Kammerraumes von Flüssigkeit kann nun erfolgen.
9. Bauelemente des Kammerapparates (=Phragmocon) werden nachträglich in die Schale eingefügt und sind aus hochgeordneter, organischer oder aragonitisch-mineralischer Substanz aufgebaut. Letztere ist in der Form von Perlmutter und Perlmutterderivaten zusammengesetzt.
10. Die Eikapsel wird vom adultähnlichen Tier verlassen, indem dieses mit einem funktionstüchtigen Kammerapparat davon schwimmt.

Daneben ist aber der Bau und die Funktion des *Spirula*-Embryonalgehäuses auch in vie-

len Punkten von dem der Ammonitella unterschieden:

1. Das Primärgehäuse, wie auch das folgende Gehäuse, sind bei *Spirula* ein Innenskelett, während das Ammonitengehäuse ein Außenskelett darstellt.
2. Das Primärgehäuse von *Spirula* umfaßt nur wenig mehr, als den Bereich der ersten Kammer und besitzt fast keine Wohnkammer, während bei Ammoniten eine große Wohnkammer gebildet wird, ehe sich der Mantelsaum von der Primärschale löst.
3. Die auf die Anfangskammer folgende Gehäuseteile berühren sich bei *Spirula* nicht. Bei Ammoniten dagegen wird die Anfangskammer breit von der folgenden Windung umfaßt. Die Bildung des *Spirula*-Gehäuses erfolgt also rund um den Bereich der Apertur, während bei Ammoniten nur noch der Bereich der Außenlippe wächst.
4. Bei der Mineralisierung der Primärschale werden bei *Spirula* alle Gehäuseteile erfaßt. In der Ammonitella werden nur die äußeren Wände mineralisiert, während die Innenwände erst später mit Kalkschichten belegt werden.
5. Die Anfangskammer ist bei *Spirula* von rundem Querschnitt, während sie bei Ammonitellen in der Regel ovalen Querschnitt besitzt. Damit ist auch die Apertur bei *Spirula* rund, während die Mündung des Protoconchs (=Bereich der späteren ersten Kammer) bei Ammoniten breit oval ist.
6. Bei der Auskleidung der Apertur der ersten Kammer von *Spirula* vor dem Einbau des ersten, im Querschnitt runden Siphonalrohrsegments ist nur ein ringförmiger Wulst nötig. Bei Ammoniten dagegen muß hier eine Wand eingezogen werden (erstes Septum) damit die seitlichen Mündungsteile verschlossen werden.
7. Das erste Siphonalrohrsegment ist bei Ammoniten, von seiner Anheftung abgesehen, organisch. Bei *Spirula* ist es verkalkt. Beim Ammoniten wird es dem ersten Septum verankert, bei *Spirula* hingegen über einen Prismenwulst befestigt.
8. Das erste Perlmutterseptum ist bei Ammoniten im Mittelbereich undeutlich und kurz, im Randbereich dagegen klar vom Siphonalrohrsegment abgesetzt. Bei *Spirula*

besteht das erste Septum aus dem birnenförmigen, in das erste Kammerlumen ragende Siphonalrohrsegment.

9. Die aus dem Bereich der ersten Kammer zurückgezogene Verankerung des Weichkörpers zur Schale ist bei *Spirula* einteilig, bei Ammoniten ist ein paariger Muskel entwickelt.
10. Die "Wohnkammer" dient bei *Spirula* zur Anheftung des rückwärtigen Teils des Eingeweidesackes. Das Gehäuse dient im wesentlichen der Steuerung des Körpergewichtes. Bei Ammoniten dagegen kommt zu dieser Aufgabe noch die des Schutzes der Weichteile hinzu. Hier wird die Wohnkammer auch wirklich als solche genutzt.

Sepia und *Nautilus*: Außerhalb der Gestalt des Primärgehäuses weisen *Sepia* und *Nautilus* kaum Gemeinsamkeiten hinsichtlich ihrer Gehäusegestalt auf. Der Schulp von *Sepia* ist ein Innenskelett und der Kammerapparat ist völlig anders organisiert, als jener von *Nautilus* (BANDEL & BOLETZKY 1979). Das Gehäuse von *Nautilus* hingegen ist ein Außenskelett und kann in seiner Organisation als eine planispiral eingerollte Röhre angesehen werden und ist damit ganz anders geformt, als der flache Schulp von *Sepia*. Hinsichtlich der Bildung, Struktur und Gestalt des Primärgehäuses finden wir jedoch eine Reihe von Gemeinsamkeiten:

1. Der Keim von *Sepia* und *Nautilus* entwickelt sich als flache Scheibe auf dem großen Ei (bei *Nautilus* größer als 10 mm, bei *Sepia* größer als 5 mm).
2. Bei der Funktionsaufnahme der Schalendrüse, welche bei *Sepia* in der Schalenhöhle gelegen ist, bei *Nautilus* wahrscheinlich auf der Außenseite des Keimes zu finden ist, entsteht ein uhrglasförmiges, etwas ovales, organisches Schälchen, von relativ großem Durchmesser (fast 1mm bei *Sepia* und 2 - 3 mm bei *Nautilus*), ehe sich die Mantelzellen vom Gehäuserand lösen.
3. Das Schälchen ist mit dem Weichkörper entlang seiner Längsachse auf der Innenseite verbunden.
4. Das Schälchen wird im folgenden nicht durchgehend verkalkt. Bei den Umformungsprozessen des unter dem organischen Schälchen gelegenen Weichkörpers wird es daher verformt, und eine Furche bildet sich

über der Anheftungsstelle des Weichkörpers zur Schale.

5. Vor dem Weiterbau des Gehäuses wird das Primärschälchen durch wenig organisierte Mineralablagerungen versteift (bei *Nautilus* nur von unten, bei *Sepia* vorerst von oben her).

6. Eine endgültige Fixierung seiner Gestalt erhält die Schalenkappe bei *Sepia* und *Nautilus* durch hochorganisierte Innenaufbauten vom Perlmuttertyp im Zusammenhang mit dem Aufbau des Kammerapparates und Ausbau der Schale des Schlüpfings.

Zusammenfassung und Diskussion: Der Vergleich der Primärgehäuse der beiden Vertreter endocochleater Cephalopoden *Spirula* und *Sepia* mit den Vertretern der beiden ectocochleaten Cephalopoden *Quenstedtoceras* und *Nautilus* zeigt, daß hinsichtlich des Merkmales Primärgehäuse, *Spirula* und *Quenstedtoceras* einerseits und *Sepia* und *Nautilus* andererseits sich am stärksten ähneln.

Sepia und *Spirula* sind möglicherweise nahe miteinander verwandt (JELETZKY 1966), Ammoniten und *Nautilus* dagegen sind trotz der scheinbaren Ähnlichkeit des Gehäuses nur entfernt verwandt. JELETZKY meint, daß *Spirula* im wesentlichen einen konservativen Typ der Coleoiden vertritt. Nach dem Bau des Gehäuses soll *Spirula* der Basis der Sepiiden nahestehen. Wie für die Ammoniten wird für die Sepiiden eine Herleitung von den Bactriten vermutet. Die Bactriten ihrerseits sollen sich nach der Auffassung SWEET's (1964) von den ordovizischen Baltoceratida ableiten lassen, einer Gruppe der Ellesmocerida. Hiermit reicht also die Wurzel der Bactriten bis in das untere Ordovizium und damit bis nahe in den Bereich hinein, aus dem die ersten Cephalopoden überhaupt bekannt geworden sind. Von diesen spätkambrischen oder frühordovizischen Cephalopoden nun soll sich auch die Gruppe der Cephalopoden entwickelt haben, aus deren Verwandtschaft sich der rezente *Nautilus* herleitet (TEICHERT 1967). Damit wäre die Entwicklung

der Ammoniten und der Nautiliden schon seit dem unteren Ordovizium unabhängig voneinander verlaufen. Die Verwandtschaft von *Spirula* mit *Quenstedtoceras* könnte trotz aller morphologischen und ökologischen Unterschiede möglicherweise größer sein, als die zwischen den beiden ectocochleaten Cephalopoden *Nautilus* und *Quenstedtoceras*.

Die Unterschiede in der Bildung des Primärgehäuses, die sich zwischen *Nautilus* und *Sepia* einerseits und *Spirula* und *Quenstedtoceras* andererseits ergeben, sind auch bei anderen fossilen Cephalopoden zu erkennen und schon lange beobachtet worden. SWEET (1964) hat Angaben hierzu zusammengefaßt und festgestellt, daß es im wesentlichen nur zwei Apextypen bei Cephalopoden gibt, nämlich solche mit konischem oder flachgewölbtem Anfangsteil, und solche mit kugeligem Anfangskammer. Bei paläozoischen Orthoceriden fand RISTEDT (1971) eine ganze Reihe gut erhaltener frühontogenetischer Gehäuse. Aus seinen Abbildungen geht hervor, daß Arten mit kugeligem Apex eine zwischen 0,2 und 0,6 mm breite Anfangskammer besitzen, während Formen mit kegelförmigem Apex eine 0,5 bis 2,5 mm breite Anfangskammer zeigen. Hinzu kommt, daß alle von RISTEDT dargestellten Formen mit stumpfem oder kegeligem Apex eine Furche (Cicatrix) aufweisen, ganz von der gleichen Art, wie sie auch *Nautilus* und *Sepia* besitzen. Alle kugeligen Anfangsteile der Orthoceriden, die RISTEDT abbildet, und auch jene, die ERBEN (1964, Fig. 355) von devonischen Bactriten und frühen Ammoniten beschrieb, sind regelmäßig gerundet und weisen keine Furche auf. Die Anfangskammern devonischer Bactriten und Frühammoniten haben wie diese, im Durchschnitt einen \emptyset von etwa 0,5 mm. Die gleiche Dimension ist bei den Anfangskammern fossiler Coleoiden (JELETZKY 1966) und spätpaläozoischen Bactriten (MAPES 1979) zu finden.

In Eiern rezenter Cephalopoden, die kleiner sind als 2 mm, umhüllt der Keim etwa die Hälfte der Dotterreserve, wenn seine Organe mit ihrer Bildung beginnen. Eines der ersten dieser Organe ist der Mantel, der dann das Primärgehäuse bildet. Nach

BOLETZKY (1974) besitzen die Eier rezenter Cephalopoden in der Regel eine lange und eine kurze Achse. Der Keim, im Stadium der Primärschalenbildung, umgibt dabei die obere Hälfte des Eies in der Weise, daß die Längsachse des Embryos und die Längsachse des Eies die gleiche sind. Somit umwächst das Primärgehäuse bei der rezenten *Spirula* einen gerundeten Dotterkörper von der Dimension, wie sie später auch die kugelige erste Kammer zeigt. Das war bei fossilen Cephalopoden wahrscheinlich nicht anders. Bei Cephalopodeneiern, die größer sind als 2 mm, stellte BOLETZKY (1974) fest, daß der organbildende Keim hier eine flache Kappe bildet, die auf der Dotterkugel aufliegt. Bei diesen Embryonen entsteht das Mantelgewebe und das von ihm ausgeschiedene Primärschälchen noch bevor der Embryo es geschafft hat, einen inneren Dottersack von dem äußeren Dottersack abzutrennen. Das ist bei solchen Keimen, die im gleichen Entwicklungsstadium schon die Hälfte des Dotters umwachsen haben, kein großes Problem. Dotter ist hier schon im Körperinneren des Embryos gelegen. Es muß also nur noch eine Abschnürung des inneren vom äußeren Dottersack erfolgen. Bei den Cephalopoden mit großen Eiern hingegen muß der Embryo von der großen Dottermasse durch stärkere Gewebedifferenzierung einen inneren Dottersack (spätere Mitteldarmdrüse) abtrennen. Dabei wird die Ausbildung der endgültigen Gestalt der Schale verzögert, die Mineralisierung tritt später ein, und das Schälchen wird durch diesen Prozeß deformiert. Es bildet sich also eine Furche entlang der Linie, die den Weichkörper mit dem Primärgehäuse verbindet.

Daß dieser Vorgang sich bei Cephalopoden ganz allgemein so abgespielt hat, darauf weist der Umstand hin, daß bisher nur Formen mit glatter, runder Anfangskammer, deren Apex manchmal auch zugespitzt sein kann (RISTEDT 1971), einerseits und Formen mit napfförmiger, gefurchter Anfangskammer andererseits bekannt geworden sind. Es ist hierbei gleichgültig, zu welcher systematischen Einheit der Cephalopoden die Art gehört. Die Dimension der Anfangsteile

ist dabei in gutem Einklang mit den Verhältnissen zu bringen, wie sie bei den rezenten Cephalopoden auftreten. Die Gestalt der Primärschale und des Anfangsteils des Gehäuses reflektiert die Größe des Eies, welches immer sehr dotterreich ist, aber verschieden groß sein kann.

3.6 HERLEITUNG DER CEPHALOPODEN VON VORLÄUFERN OHNE SIPHONALKANAL - SHELL-TISSUE RELATIONSHIP AND MODELS OF EVOLUTION OF CEPHALOPODS FROM NON-SIPHONATE MOLLUSCS

The model presented by YOCHELSON, FLOWER & WEBERS (1973) that relates first cephalopods like *Plectonoceras* to *Knightsconus*-like molluscs with septate shell but without siphuncular tube is discussed and some alterations are proposed. In the modified reconstruction the soft parts of earliest cephalopods are modeled like those of a non-torted archaeogastropod with siphuncular cord and functional camera apparatus as the only cephalopod-typical characteristic. Here an organic siphuncular tube is connected to nacreous septa and liquid could be pumped through the tube or parts of it. Living tissue is present only within the tube and not in the camerae. The soft body-shell connections are restricted to anchoring epithelia of muscles and lines of attachment of mantle to the shell. All these leave scars on the inside of the shell visible in recent and fossil shells alike. In *Nautilus* and ammonites scars are of retractor muscles and apical attachment of the visceral mass. In *Spirula* and *Pseudorthoceras* muscle scars are absent but the mantle is attached longitudinally within the living chamber. Resulting scar differences allow the reconstruction of two different body-shell relationships. In the first, the shell provides shelter and the soft body can be retracted into it (ectocochleate), in the second the shell is endoskeletal (endocochleate). Ancestors of the first cephalopods could well have been also ancestors of first

archaeogastropods. These molluscs were able to retract into their shell. With a buoyant phragmocone first cephalopods abolished the direct, non-feeding, free swimming and short embryonic stage and developed yolk rich eggs and a long embryonic phase in the shelter of egg-capsules lasting until the shell could develop functional camerae. When trochophora-veliger stage was abolished and a minimum egg size of over 1 mm was reached, the radiation of the cephalopods in the early ordovician was implemented and characteristics acquired have survived into the recent fauna.

3.6.1 DISKUSSION DES MODELLS VON YOCHELSON, FLOWER & WEBERS (1973)

Als erstbekannte fossile Cephalopoden sind die Vertreter der Gattung *Plectronoceras* aus dem oberen Kambrium anzusehen. Die Arten dieser Gattung besitzen ein hochkonisches Gehäuse, welches offen planispiral eingekrümmt ist. Der apikale Gehäuseteil ist gekammert. Alle Kammern sind auf der konkaven Seite des Gehäuses durch einen randlich gelegenen Siphonalkanal miteinander und mit der Wohnkammer verbunden. Letztere ist 2,5 mal höher als der gekammerte Teil des Gehäuses (Abb. 58a). YOCHELSON et al. (1973) leiten *Plectronoceras* von dem stratigraphisch etwa gleichalten *Knightoconus* ab. Das Gehäuse letzterer Molluske unterscheidet sich von *Plectronoceras* nur durch das Fehlen des Siphonalkanals. Vorhandensein oder Fehlen eines Siphonalkanals ist in diesem Fall das einzige Merkmal, welches nach Ansicht der Autoren darüber entscheidet, ob ein Cephalopode vorliegt oder eine Molluske aus einer anderen Klasse.

Knightoconus wird von YOCHELSON, FLOWER & WEBERS zu den Hypseloconiden gestellt, einer Gruppe napfförmiger, altertümlicher Mollusken, von denen man einige wenige Vertreter gefunden hat, deren Steinkern eine ringförmige Narbe aufweist. Diese wird gemeinhin als die Ansatzstelle des oder der Muskeln gedeutet. Muskelnarben bei den hochkonischen Gattungen *Hypseloconus*,

Knightoconus und *Plectronoceras* sind aber noch nicht bekannt, sodaß eine Verbindung zu Hypseloconiden mit einer ringförmigen Narbe noch nicht gesichert ist. Die systematische Einordnung der Hypseloconiden ist ein Problem. Legt man die Definition von YOCHELSON (1978) zugrunde, in der nur solche fossilen Molluskengehäuse zu den Monoplacophoren gestellt werden, deren bilateralsymmetrisches Gehäuse auf seiner Innenoberfläche zwei deutliche Reihen von Narben zeigt, die von paarigen Muskeln stammen, so sind die Hypseloconiden keine Monoplacophoren. RUNNEGAR & JELL (1976) setzen die Hypseloconiden mit den früher auftretenden Helcionellacea in Verbindung und betrachten beide Gruppen in ihrer Systematik als Überfamilie der Monoplacophoren. Dieser Auffassung schließen sich auch POJETA & RUNNEGAR (1976) und SALVINI-PLAWEN (1980) an. Diese Autoren vertreten die Ansicht, daß sowohl die Gastropoden, als auch die Cephalopoden von hochentwickelten, eingekrümmten Monoplacophoren abstammen. Hierbei ist in der Abwandlung zu den Gastropoden die Verdrehung des Körpers im Gehäuse zu betrachten und in der Abwandlung zu den Cephalopoden das Auftreten eines Siphonalrohres. YOCHELSON (1978) hingegen vertritt die Auffassung, daß die Helcionellaceen eine eigene Klasse neben den Monoplacophoren darstellen.

YOCHELSON et al. stellten Überlegungen darüber an, wie der Weichkörper des ersten Cephalopoden ausgesehen haben mag und über welche Vorstufen er zu diesem Aussehen kam (Abb. 58a). Meistens zieht man bei der Rekonstruktion der Weichteile kambrischer und ordovizischer Mollusken mit napfförmig Gehäuse die rezenten Monoplacophoren (besonders *Neopilina*) als Modell heran. Bei ihnen weist die konkave Seite des gekrümmten Gehäuses und damit der Apex nach vorne (Kapitel 4,5,7). YOCHELSON et al. meinten jedoch, daß entgegen den üblichen Verhältnissen bei Monoplacophoren *Knightoconus* und mit ihm die Vertreter der Hypseloconiden ihren Gehäuseapex hinten trugen. Die Schale soll sich hier also nicht zum Kopf hin (exogastrisch), sondern vom Kopf weg (endogastrisch) krümmen.

Spätkambrische Mollusken haben eine Vielfalt von Gehäuseformen entwickelt (RUNNEGAR & JELL 1976), darunter auch die hornförmige, offen planispirale Gestalt der Hypseloconiden. Die hochkonische Schale konnte in ihrem apikalen Teil von Septen geschlossen werden, wie es auch bei vielen paläozoischen Gastropoden (YOCHELSON 1971) und rezenten Schnecken (BANDEL & HEMLEBEN 1975; BANDEL 1975d, 1979a) der Fall ist. Bei *Knightoconus* sind die Septen sehr regelmäßig und in gleichförmigem Abstand zueinander eingebaut worden. Vor der Bildung eines Septums zieht sich der Eingeweidesack genau so weit von der apikalen Gehäuseinnenwand zurück, wie es die Lage der neuen Rückwand erfordert. Durch Sekretion von Schalenmaterial wird sodann die Gestalt des Weichkörpers im Septum abgeprägt, wobei die Verkalkung von der Epitheloberfläche nach hinten verläuft und nicht die Epitheloberfläche selbst erfaßt.

Die sehr regelmäßig ausgebildete Septenabfolge bei *Knightoconus* macht es wahrscheinlich, daß der apikale Teil des Eingeweidesackes mit der Gehäuse-Innenwand verbunden war. Dadurch entstand die ringförmige Narbe im Apex der Hypseloconiden, die bei einigen Vertretern dieser Gruppe erhalten blieb (Kapitel 4.4,5). Durch die Verbindung zwischen Eingeweidesack und Schale, die auch bei rezenten Cephalopoden wie *Nautilus* und *Spirula* besteht, ist die Absonderung besonders regelmäßiger Septen erleichtert, weil sich der Eingeweidesack in seiner Position nicht mehr verschiebt. Bei Gastropoden, deren Hinterkörper meist nur über Muskelstränge mit dem Gehäuse verbunden ist, sind die Septen nicht so regelmäßig konkav geformt und zudem auch nicht von einheitlicher Dicke und gleichförmigem Abstand zueinander (BANDEL 1979a).

Die Verbindung des Eingeweidesackes mit der Schale im apikalen Ende des Gehäuses bleibt bei rezenten und fossilen Cephalopoden auch nach der Abscheidung des Septums hinten gelegen und rückt nicht auf die halbe Höhe der Wohnkammer vor wie YOCHELSON et al. (Fig. 3) in ihrer Rekonstruktion von *Plectronoceras* vorschlugen. Hier ist

wohl eine Korrektur angebracht (Abb. 58b).

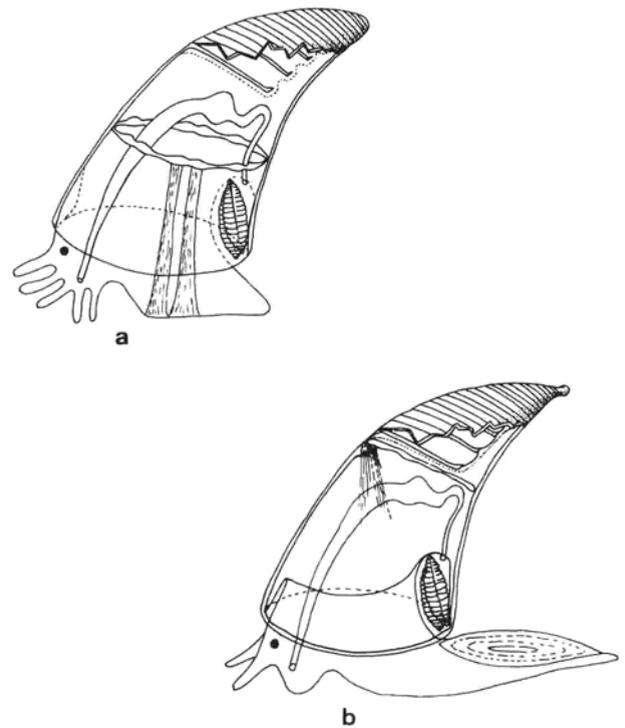


Abb. 58. Rekonstruktion des frühen Cephalopoden *Plectronoceras*. a) umgezeichnet nach YOCHELSON, FLOWER & WEBERS 1973, Fig. 3. b) Veränderte, hypothetische Rekonstruktion von *Plectronoceras*, in der das Gehäuse eine apikale, kugelige Anfangskammer trägt. Der Weichkörper ist mit dem Gehäuse über einen Muskel oder ein Muskelpaar direkt unterhalb des letzten Septums verbunden und zudem über eine ringförmige Mantelverankerung zwischen Muskelbasis und Siphon. Der Mantelrand ist auch über dem Kopf frei. Die Rückseite des Fußes trägt ein Operculum.

Reconstruction of the early cephalopod *Plectronoceras*. a) redrawn from YOCHELSON et al. (1973, Fig. 3); b) altered, hypothetical reconstruction of *Plectronoceras* with apical, spherical, initial chamber, tissue-shell connection of apical muscle bundle and ring-like epithelium connection between muscle scars. The remainder of the mantle is free and can be drawn into the shell. The animal can close its aperture with an operculum.

Das Entstehen eines Stranges der Hülle des Eingeweidesackes, der im Bereich der konkaven Krümmungsseite des Gehäuses stehen bleibt, während sich der Rest des Weichkörpers in regelmäßiger Weise zurückzieht und Septen ausscheidet, läßt aus *Knightoconus* *Plectronoceras* werden. In dieser Phase der Entstehung von Cephalopoden besaß *Plectronoceras* einen Weichkörper, der in

allen wesentlichen Details dem von *Knightoconus* glich, abgesehen vom Siphonalkanal und Siphonalstrang, YOCHELSON et al. nahmen an, daß die Kammern zum Teil mit Gewebe gefüllt waren, welches über den Siphonalkanal mit dem Eingeweidesack in Verbindung stand. Solche Verhältnisse stellen aber eine noch weitergehende Abwandlung vom septaten Vorcephalopoden dar, als die Präsenz eines einzigen Gewebestranges es ist. Es ist eher anzunehmen, daß das Gewebe des Siphos nicht mehr Raum eingenommen hat, als die Autoren in ihrer Rekonstruktionszeichnung angedeutet haben (Abb, 58a). Das bedeutet nicht, daß spätere Abkömmlinge von *Plectronoceras* keine Ausläufer des Siphonalgewebes in den Kammerraum hinein hätten ausbilden können, doch wäre das bereits als eine Abwandlung der ursprünglichen Verhältnisse zu werten, die zudem möglicherweise nur bei einigen Formen auftrat.

Plectronoceras zeigt noch keine Einwölbung am Gehäuserand, wie sie bei späteren Cephalopoden auftritt und den Bereich des Trichters kennzeichnet. Dieser erste Cephalopode besaß das typische Antriebssystem der späteren Vertreter dieser Klasse noch nicht und konnte sich nicht durch Rückstoß im Wasser vorantreiben. YOCHELSON et al. meinen, daß *Plectronoceras* ebenso wie die rezenten Archaeogastropoden sich von pflanzlicher Kost ernährt hätten. Die Radula der Archaeogastropoden ist aber keineswegs auf die Aufnahme von pflanzlicher Nahrung hin spezialisiert, wie die Autoren meinen, sondern mit ihr werden auch Organismen wie Schwämme, Tunikaten, Bryozoen und andere gefressen. Dies beweisen rezente Vertreter verschiedener Archaeogastropodenfamilien, unter anderem auch die als besonders urtümlich betrachteten Pleurotomarien. Damit entfällt dieses Argument und die ersten Cephalopoden können durchaus Fleischfresser gewesen sein. Dafür spricht nach Meinung der Autoren auch das frühe Auftreten schnabelartiger Mundwerkzeuge bei den Abkömmlingen von *Plectronoceras*.

3.6.2 DIE VERBINDUNG ZWISCHEN WEICHKÖRPER UND SCHALE

Bei ectocochleaten Cephalopoden ist der Weichkörper mit dem Gehäuse im hinteren Teil der Wohnkammer verbunden, sonst liegt er ihm in der Regel nur an und ist vor- und rückwärts verschiebbar. Anders ist ein Rückzug des Weichkörpers in den Raum der Wohnkammer nicht möglich. Bei endocochleaten Cephalopoden tritt zudem noch eine Befestigung von Gewebe an der Außenseite des Gehäuses auf.

Die ontogenetisch erste Verbindung zwischen Schale und Weichkörper besteht in einer direkten Verankerung zwischen schalenausscheidendem Epithel auf der einen Seite und dem Schalenrand auf der anderen Seite. Diese bricht zu unterschiedlichen Zeiten ab, wie am Beispiel von *Sepia/Nautilus* und *Spirula/Quenstedtoceras* gezeigt werden konnte (Kapitel 3.5). Vorher bildet sich eine neue Verbindung zwischen Schale und Weichkörper heraus, die bei *Sepia* und *Nautilus*, die erst spät ihr Primärgehäuse verkalken, zur Einwölbung einer Furche führt. Bei dem *Spirula/Quenstedtoceras*-Typus des früh eine starre Gestalt annehmenden Primärgehäuses dagegen, wird das Gewebe in einer der Längsachse folgenden Linie mit der Schale verbunden. Bei *Spirula* liegt diese Achse parallel zur Windungsebene, bei *Quenstedtoceras* und den meisten Ammoniten liegt sie quer zur Windungsebene und parallel zur Innenlippe.

Aus der einheitlichen ersten Körperverankerung an der Primärschale kann eine gleichgerichtete, längsgestreckte Gewebeverankerung werden, die mit der Bildung der Kammern nach vorne wandert, wie es bei *Spirula* der Fall ist (Taf. 22/6). Hier mündet das zum Trichter führende Muskelpaar in den die Leber umhüllenden muskelverstärkten Mantel ein, der seinerseits in einem der Windungsebene folgenden rechteckigen Streifen an der Innenseite der "Wohnkammer" angeheftet ist (Abb, 59). Die Narbe endet mit gerundeten Kanten kurz vor dem Ansatz des Septums. Sie zeigt eine Längsriefung

und ist von nebenliegenden Bereichen der Innenoberfläche der Schale deutlich abgesetzt (Taf. 22/6,7).

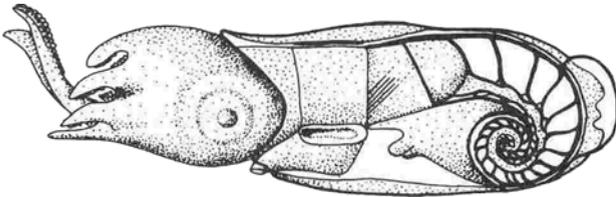


Abb. 59. Die Weichteilorganisation von *Spirula* im Verhältnis zur gekammerten Innenschale zeigt einen der 2 zum Trichter verlaufenden Muskelstränge. Der Muskel endet im Mantel, der seinerseits im gesamten Dorsalbereich der Schale innen ansitzt. Umgezeichnet nach GÖTTING (1974, Abb. 125).

Attachment of the tissue of *Spirula* to the inner surface of the "living chamber" is present along the entire dorsal mantle-shell contact, while muscles are inserted into the muscle mantle covering the liver. Tissue shell attachment forms a longitudinal scar on the inside of the shell.

Ganz ähnliche Gewebeansatznarben wie bei der rezenten *Spirula*, sind auch an Orthoceren beobachtet worden. Schon 1852 hat SANDBERGER sie richtig als Weichkörperverankerung an die Schale gedeutet. Bei *Pseudorthoceras* aus dem Oberkarbon der USA zeigte RISTEDT (1971, Taf. 28, Fig. 6), daß die Narbe genau in der Fortsetzung der Einwölbung der Schalenkappe des Primärgehäuses im Bereich der zweiten und der folgenden Kammern anzutreffen ist (Abb. 60). Die Gestalt der Narben sowie die Gliederung ihrer Oberfläche ist der von *Spirula* gleich, wie aus den Abbildungen von RISTEDT (1971, Taf. 33, Fig. 1 - 9) sowie aus Taf. 22/6,7, hervorgeht. RISTEDT vertrat die Ansicht, daß die Narben ("Dorsale Normallinie") durch den vorrückenden Muskel nur während der Zeit des Entstehens eines neuen Septums gebildet wurde, während vorher und nachher die eigentlichen Retraktormuskeln im sogenannten annularen Haftband angesessen haben sollen. Eine ähnliche Vorstellung beherrschte wohl auch YOCHELSON et al. (1973) bei der Rekonstruktion der Muskel-Gehäuse-Verbindung von *Pletronoceras* (Abb. 58a). Auch sie lassen zwei Muskelbündel unvermittelt in der Linie des annularen Haftbandes

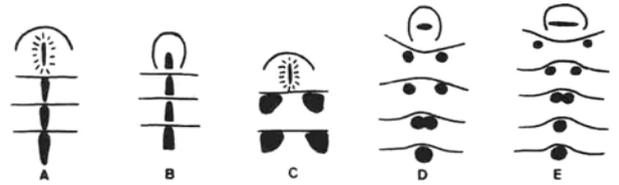


Abb. 60. Schematische Darstellung der Muskelansatzstellen in den aufeinanderfolgenden ersten Kammern bei einigen Cephalopoden. A) *Pseudorthoceras*, B) *Spirula*, C) *Nautilus*, D) *Bactrites*. E) Ammoniten. Bei *Pseudorthoceras* und *Nautilus* ist eine verfaltete, flache Schalenkappe mit Längsfurche anzutreffen. *Spirula*, *Bactrites* und Ammoniten haben eine kugelige erste Kammer.

Muscle- or tissue-scars on shells of *Spirula* (B), *Nautilus* (C), and ammonites (E) compared with scars of *Pseudorthoceras* (A), and *Bactrites* (D) as illustrated by RISTEDT (1971) and ERBEN (1964).

enden. Die Verhältnisse bei der rezenten *Spirula* und bei *Nautilus* zeigen aber, daß dieses annulare Haftband nur jene Linie ist, mit der das Mantelgewebe des rückwärtigen Eingeweidesackes an die Schale angeheftet ist. Diese Linie ist vergleichbar mit der Mantellinie der Muscheln, entlang der der Eingeweidesack der Schale ansitzt und die der feinen Mantelrandmuskulatur Ansatzstellen bietet, nicht aber den breiten Schalenmuskeln. Die eigentliche Retraktor- und Trichtermuskulatur der Cephalopoden kann nicht in einer schmalen, ringförmigen Linie angeheftet sein, sondern muß flächig der Schale oder dem Muskelmantel ansitzen, wie dies auch bei *Nautilus* und *Spirula* der Fall ist (Abb. 59, 61).

Neben solchen Formen der Cephalopoden, welche die zuerst auftretende Richtung der Körper-Schalen-Anheftung beibehalten, wie *Spirula* und *Pseudorthoceras*, treten aber auch solche auf mit paariger Muskelanheftung. Bei *Nautilus* ist der Weichkörper in der Wohnkammer links und rechts durch je einen kräftigen Muskel verankert (Abb. 61). Zwischen den Muskeln ist das Epithel des Eingeweidesackes ringförmig mit der Kammerwand verwachsen. SWEET (1959) konnte nachweisen, daß auch bei älteren Verwandten von *Nautilus* bis in das Karbon hinein die Ausbildung der Muskelpolster gleich bleibt.

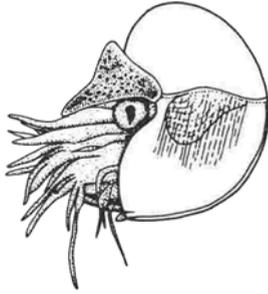


Abb. 61, *Nautilus* in dem die Lage eines der beiden großen seitlichen Muskeln direkt vor dem Ansatz des letzten Septums (Sutur) dargestellt ist. Der Weichkörper ist über die beiden Muskeln links und rechts im Gehäuse verankert und zudem über eine zwischen den Muskeln gelegene Mantelverankerung, kurz vor dem Ansatz des letzten Septums.

Muscle scars of *Nautilus* are large and connected with each other by a zone where tissue was anchored to the shell surface just anterior to septum-wall connection.

Baltoceras (Ellesmocerida), ein noch recht naher Verwandter von *Plectonoceras* (siehe SWEET 1964), besitzt nach MUTVEI (1957) in einem fast geraden Gehäuse mit marginalem Siphonalkanal paarige Muskelnarben, die denen von *Nautilus* ähnlich sind. Die Muskelfelder liegen auf der dem Siphon gegenüberliegenden Seite, aber nahe beieinander.

Bei Ammoniten trennt sich der anfangs im Bereich der Innenlippe verankerte Muskel beim Rückzug aus der ersten Kammer in zwei Stränge auf, die rechts und links des Siphonalrohres auf der Fläche des ersten Septums aufsitzen (Taf. 18/1). Beim Rückzug aus der zweiten Kammer rückt das Muskelpaar wieder näher zusammen und sein Ansatz an die Schale verschmilzt und bildet eine runde Narbe auf der Innenseite (Taf. 18/3,4).

Der Retraktormuskel bei Ammoniten gleicht demnach nicht dem von *Nautilus*, wie LEHMANN (1967) annahm. Paarige Muskeln scheinen auch bei manchen Bactriten in den ersten Kammern entwickelt gewesen zu sein (ERBEN 1964, Fig. 353), doch darauffolgende Muskelnarben lassen auch hier auf die ontogenetisch spätere Präsenz nur eines Retraktormuskels schließen. Gehäuse adulter Ammoniten zeigen recht häufig Muskelnarben

an den Innenseiten, wie JORDAN (1968) bei einer ganzen Reihe von Gattungen nachwies. Sie sind bei jungen Tieren im Internlobus miteinander verbunden. So kann der Eindruck von paarigen Muskelnarben entstehen (JORDAN 1968). Das Haftband des Weichkörpers an das Gehäuse ist bei Ammoniten schmal und undeutlich ausgebildet und findet sich immer kurz vor den Septen, wie bei *Spirula*. Ihm kommt bei der Bildung der randlich zerschlitzten Septen der Ammoniten eine besondere Bedeutung zu (BANDEL 1981a).

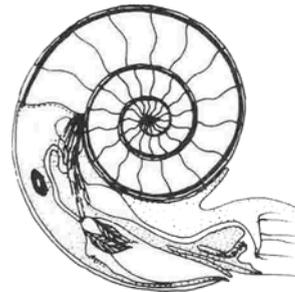


Abb. 62, Rekonstruktionsversuch eines mesozoischen Ammoniten (nach LEHMANN 1976). Der Muskel verbindet den Weichkörper mit der Schale an der Innenseite der Wohnkammer, dem Siphonalstrang gegenüber. Das rundliche Muskelpolster ist direkt an der Septenbasis, vornehmlich im Internlobus der Sutur gelegen.

Reconstructed soft parts of an ammonite as presented by LEHMANN (1976, Fig. 81) redrawn to show course and attachment of retractor muscles.

Verbindungen zwischen Weichkörper und Schale werden vor der Anlage einer neuen Kammer in den Raum der neuen Wohnkammer vorverlagert. Die Ansatznarben der Gewebeverankerung auf der Gehäuseoberfläche sind bei den Cephalopoden ebenso deutlich ausgebildet, wie bei anderen Mollusken, nur sind sie bisher zumeist nicht als solche erkannt worden. Es besteht kein wesentlicher Unterschied zu den Retraktormuskeln der Gastropoden. Die Anzahl der Gewebeansatznarben bei Cephalopoden ist wahrscheinlich kein für die Systematik der Klasse wichtiges Merkmal. Wie auch SWEET (1959) annahm, ist die Ausbildung der Ansatznarben im Gehäuse einer Art wohl eher durch die Länge und Breite der Wohnkammer bestimmt, als

durch ihre Stellung im Klassifikationssystem, Gehäuse mit im hinteren Bereich der Wohnkammer gelegenen Narben deuten auf das Vorhandensein von Retraktormuskeln hin und sind typisch für ectocochleate Cephalopoden. Längsgestreckte Narben (*Spirula*, *Pseudothoeras*) dienen dem Ansatz des Eingeweidesackes in der "Wohnkammer" bei endocochleaten Cephalopoden.

3.6.3 MODELL ZUR ENTWICKLUNG DER CEPHALOPODEN VON OBERKAMBRISCHEN VORCEPHALOPODEN

Als paläontologische Basis des Modells wird die von YOCHELSON et al. (1973) dargestellte Ableitung der ersten Cephalopoden von septaten, hochkonischen, planispiral offen eingekrümmten, bilateralsymmetrischen Vorcephalopoden des Typs *Knightoconus* angesehen. Nicht mit Septen versehene, hochkonische Verwandt von *Knightoconus*, wie *Hypseloconus*, aus stratigraphisch etwa gleichalten Schichten, könnten gut Vorgastropoden gewesen sein. Die Verwandtschaft von Archaeogastropoden und Cephalopoden könnte also in diese Gruppe napfförmiger Mollusken des oberen Kambriums zurückreichen (Kapitel 5). Auch in der Bewertung des Siphonalrohres als entscheidendem Charakteristikum der Cephalopoden, welches die Eroberung eines Lebensraumes gestattete, der für andere Mollusken weitgehend verschlossen blieb, folgt das hier vorgestellte Modell ganz den Vorstellungen von YOCHELSON et al.

Der von einem hochkonischen Gehäuse umgebene Weichkörper von *Knightoconus* reagiert auf eine Störung aller Wahrscheinlichkeit nicht, indem er sich mit dem Fuß an das Substrat festsaugte und die Schalenränder auf das Substrat herabzog, wie es bei patelliformen Mollusken der Fall ist (4.4.6), sondern, indem er sich in die Schale zurückzog. Damit war es für ihn vorteilhaft, den Weichkörper möglichst weit hinten (apikal) im Gehäuse mit der Schale zu verbinden. Als Retraktormuskel dient nun am besten ein Strang, ein Strangpaar, welches wie bei Gastropoden den Körper ins

Gehäuseinnere zurückziehen kann.

Die mögliche Verwandtschaft der ersten Cephalopoden und der ältesten Gastropoden (YOCHELSON 1978) über gemeinsame Vorfahren des oberen Kambriums legt nahe, daß auch die Primärgehäuse von Archaeogastropoden mit den fossil noch nicht belegten Primärgehäusen von Hypseloconiden Gemeinsamkeiten aufweisen. Es ist wahrscheinlich, daß die Hypseloconiden und Verwandte aus dem Umfeld der Gastropoden-Cephalopoden-Vorfahrenschaft bereits ein Operculum besessen haben. Damit kann man als Modell für die Rekonstruktion der Larven hypseloconider Mollusken solche der rezenten Archaeogastropoden heranziehen (Kapitel 2.1). Da ein Operculum auch bei Archaeogastropoden nur sehr selten verkalkt ist und bei den Larven gar nicht, besitzt es ganz generell ein schlechtes Fossilisationspotential.

Die Vorcephalopoden können demnach eine Entwicklung besessen haben, die über eine Trochophoralarve zur Bildung einer bilateralsymmetrischen Veligerlarve mit einer kugeligen bis eiförmigen Larvalschale führte. Wie bei rezenten Mollusken Gruppen, die eine ähnliche Ontogenese und ein zeitlich ähnliches erstes Auftreten in der Phylogenie besitzen (Archaeogastropoden, Protobranchia, Scaphopoden) stellte diese Phase die einzige Zeit dar, in der eine weite Ausbreitung durch freischwimmende Larven möglich war. Die Larven sind hierbei in ihrer Existenz einzig auf die Dotterreserve angewiesen, die ihnen aus dem Ei zur Verfügung stehen. Planktonfressende Larven treten erst bei Mollusken Gruppen auf, die viel später in der Entwicklungsgeschichte der Mollusken in Erscheinung treten (Kapitel 5). Erst das bodenlebende Tier, welches sein Gehäuse um einiges vergrößert hat, kann Septen einbauen. Das kann in der heutigen Fauna bei sehr vielen Gastropodenarten beobachtet werden und war wohl auch bei den Vorcephalopoden nicht anders. Der Weichkörper kann sich aus den apikalen Gehäuseteil erst dann zurückziehen und ihn durch ein Septum abschließen, wenn er im vorderen Gehäuse-

teil genügend Raum findet. Bei einem Tier, welches sich zudem bei Störung in sein Gehäuse zurückzieht, darf der verbleibende Wohnraum nicht zu klein sein. *Knichtoconus* erfüllt diese Voraussetzungen (YOCHELSON et al. 1973).

Septen sind als Bildungen eines späten Stadiums der Individualentwicklung anzusehen. Damit konnte auch der erste Siphonalkanal bei *Plectronoceras* erst spät auftreten. Neue Möglichkeiten eröffnete er den ersten Cephalopoden aber erst, als das Gewebe im Rohr als Salzpumpe funktionierte. Damit die Kammerfüllung den Gewebestrang nicht einfach umspült und damit den Pumpvorgang erschwert, andererseits aber mit dem Gewebestrang in Kontakt kommt, ist wohl beim Rückzug des Eingeweidestokes ein Rohr gebildet worden, welches sich in das Septum fortsetzt, aber nicht wie dieses verkalkt. *Plectonoceras* besitzt auch nach hinten umgebogene Ränder des Septums zum Rohr, das Rohr selber ist aber nicht erhalten. Es war wohl organisch oder nur in lockerer Weise verkalkt. Daß all diese Voraussetzungen kein kompliziertes Inventar benötigen, ersieht man daraus, daß das Septum einer Gastropode, welches nur die Aufgabe besitzt, den apikalen Gehäuseteil gegen den Eingeweidestock zu versiegeln, sich aus Schichten zusammensetzen kann, die all diese geschilderten Aufgaben erfüllen könnten, würde man sie in der richtigen Anordnung nebeneinandersetzen (etwa im Septum der Mesogastropode *Charonia nobilis* (BANDEL 1979a)).

Die Zellen des Siphonalgewebes sind ihrer Herkunft nach Mantelzellen. Sie können ebenso wie alle Mantelzellen, die ausschließlich hinter dem Mantelrand gelegen sind und den Eingeweidestock umhüllen, die verschiedenen Kalkstrukturen sowie die dazugehörigen organischen Schalenkomponenten ausscheiden. Sie können aber auch einmal ausgeschiedene Schale wieder auflösen. Damit ist die Vielzahl der besonders bei paläozoischen Cephalopoden auftretenden Siphonalkanalformen und -füllungen zu erklären.

Die ersten Cephalopoden konnten also be-

reits Wasser aus dem Kammerraum herauspumpen, und sie konnten umgekehrt auch Wasser in die Kammern hineinströmen lassen solange die Gasfüllung unter Unterdruck stand. Damit war aus dem vorher rein benthonischen ein nektonisches Tier geworden, welches sich vom Boden abheben und an anderer Stelle wieder auf ihn herabsinken konnte. Eine gewisse Steuerung des Driftvorganges, noch ehe sich das cephalopodentypische Trichter-Rückstoß-System herausbilden konnte, bestand wohl darin, den Atemwasserstrom einzusetzen.

Damit hatte der erwachsene Cephalopode vom Typ des *Plectronoceras* zweimal innerhalb seiner Ontogenese die Möglichkeit zur schwimmenden Verbreitung. Die erste lag in der Zeit der Trochophora-Veligerphase und die zweite nach der Herausbildung des Kammerystems. Dazwischen lag ein Zeitraum benthonischen Lebens des heranwachsenden Tieres. Die erste Phase der schwimmenden Verbreitung kann nun ohne Verlust an Ausbreitungspotential und ohne Einschränkung des genetischen Austausches zwischen verschiedenen Populationen aufgegeben werden. Das ist ein sehr einfacher Vorgang, den man auch bei Archaeogastropoden immer wieder beobachten kann, der aber auch bei anderen Tiergruppen immer wieder vorkommt (BONIK et al. 1979a). Es wird mehr Dotter in das Ei eingelagert. Bei Mollusken einer weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstufe, die erst später in der Entwicklungsgeschichte in Erscheinung treten, sind noch andere Möglichkeiten der dotterreichen Ernährung der Embryonen eröffnet worden, doch sie standen den Vorcephalopoden des oberen Kambriums noch nicht zur Verfügung. (Kapitel 5.1). Bei diesen müssen wir annehmen, daß die Befruchtung der Eier noch im freien Meerwasser erfolgte wie bei den rezenten Archaeogastropoden (Kapitel 2.1) und deshalb die Eier nicht von einer größeren Dotterhülle umgeben sein konnten. Auch bei rezenten Cephalopoden findet keine eigentliche Innenbefruchtung statt, sondern die Spermien müssen die Eihüllen durchdringen. Das schließt die Möglichkeit extensiver Eiklarernahrung und Nähreieraufnahme aus (Kapitel 2.2).

Damit ist die nun überflüssige erste larvale Phase der Ontogenese beseitigt, doch die benthonische Phase des Jungtieres noch nicht. Um diese zu überwinden, mußten die Cephalopoden den Dottergehalt und damit die zur Verfügung stehende Energie noch weiter erhöhen. Die Entwicklungszeit im Ei und damit die Embryonalphase sollte möglichst soweit ausgedehnt werden, daß der Schlüpfling ein Gehäuse trägt, welches mindestens eine funktionierende Kammer besitzt. Zu diesem Zeitpunkt muß natürlich auch das Organsystem des Eingeweidetraktes so weitgehend ausdifferenziert sein, daß der Siphonalstrang seine Pumpfähigkeit aufnehmen kann.

Eine Vorstellung über die dazu benötigte Menge an Dotter kann man aus den Verhältnissen ableiten, wie sie bei heutigen Archaeogastropoden anzutreffen sind. Hier finden wir Eier von bis etwas über 0,5 mm Größe (Kapitel 2.2). Die Schlüpflinge besitzen dennoch nur ein Primärgehäuse von etwas weniger als einer Windung. Die ersten Cephalopoden nutzten diesen, dem Primärgehäuse der Archaeogastropoden entsprechenden

Raum als erste Kammer. Das Cephalopodenei sollte demnach größer sein und eine längere Entwicklungsphase ermöglichen. Rezenten Cephalopoden besitzen in der Tat Eier dieser Größenordnung von 1 mm Länge an aufwärts, bis mehr als das Zehnfache hiervon und zu Größen, wie sie etwa bei *Nautilus* anzutreffen sind. Die starke Dotterzunahme im Ei führte zur Aufgabe der Totalfurchung und damit zur Aufgabe des Spiraliertyps der Furchung. Die Vergleichbarkeit der Anfangskammergröße und Anfangskammergestalt paläozoischer Cephalopoden mit rezenten Cephalopoden (Kapitel 3.5) legt nahe, daß der Verlust der Furchung vom Spiraliertypus und das extrem dotterreiche Ei eine sehr frühe Abwandlung der Cephalopoden vom sonst verbreiteten Typus der Molluskenontogenese ist, die vielleicht schon *Plectonoceras* und Verwandte im oberen Kambrium vollzogen haben. Die explosionsartige Entwicklung der Cephalopoden im frühen Ordovizium spricht jedenfalls dafür, daß hier keine benthonische Phase zwischen Ei und schwimmfähigem Adultus eingeschaltet war (Kapitel 5).

4 NERITACEA

Neritacea, egg capsules, embryonic development, shell formation and morphology: Neritacean shells usually are in part calcitic and therefore have a good geological record well in Devonian times. Even though biologists have noted great anatomical differences between archaeogastropods on one side and neritaceans on the other, Neritacea are considered a family of the order Archaeogastropods mostly because of the shape of the radula. Neritaceans fertilize their eggs internally and egg capsules surround them after fertilization. The cupola like egg capsules are reinforced by agglutinated material and hold more than one egg. They provide a protective shelter for the embryonic development and have a good fossilization potential. During early cleavage in the 8 cell stage, the 4

posterior cells hold most of the yolk present within each embryo and are arrested in development. Through following stages of cleavage the yolk deficient anterior cells grow around these 4 cells forming the ectoderm as well as most of the entoderm. The shell gland forms when neither anus nor mouth is present and when a slight trochospiral twist of the visceral mass indicates the presence of beginning body torsion. The embryo is in the veliger stage when a shallow concave and smooth primary shell is secreted. It detaches from the gland cells before half a sphere is formed. The shell is mineralized and attached with the tissue at a place, where later the retractor muscle forms. Further growth of mantle cells around the visceral mass goes along with the secretion of shell in clear growth increments

and rapid mineralization of each increment. When the visceral mass is covered by shell, growth of the conch stops until hatching usually several days later. Before hatching the animal can retract into its shell and seal the aperture with the operculum. A plankton-feeding larva hatches. The larval shell (tertiary) produced by it is strongly convolute and successive whorls (up to 3) may completely cover the whorls formed before. A metamorphosis from plankton-feeding by ciliary action to benthos feeding by radula-substrate scraping marks the transition from larval to adult stage. In species with larval development totally within the egg capsule by means of nurse-egg feeding, the early shell is very simple and does not resemble that of a free larva. Closely related species may thus show a very similar adult conch, but very different early ontogenetic shell dependent on the mode of development within or outside of the capsule. As a result features of the shell can be used to separate neritaceans from archaeogastropods on one side and higher gastropods on the other which allows us to trace this group of gastropods in the geological record.

4.1 EINLEITUNG

Vertreter der Neritacea sind schon aus dem Paläozoicum bekannt und seit dem mittleren Devon gesichert nachgewiesen (COX & KNIGHT 1960). Das Gehäuse der meisten erwachsenen Vertreter der Neritaceen ist trochospiral aufgerollt, oft rundlich oder fast kugelig, seltener auch napfförmig und manchmal fehlt es sogar. Im Regelfall weist es wenige Windungen auf und ist niedrig. Die Gehäusestruktur besteht im Falle von *Nerita* und verwandten rezenten und fossilen Arten aus einer äußeren dicken, kalzitischen Schicht, welche das Periostracum mineralisiert und einer inneren, ebenso dicken oder etwas dünneren aragonitischen Kreuzlamellenschicht, die nach innen folgt. Im Falle von *Smaragdia* und *Neritina* (auch bei *Theodoxus*) ist die äußere Kalzitschicht sehr dünn. Hier setzt die aragonitische Kreuzlamellenschicht den

größten Teil des Gehäuses zusammen. Bei *Phenacolepas* fehlt eine Kalzitschicht und es ist nur eine aragonitische Kreuzlamellenschicht entwickelt. Das Operculum von *Nerita*, *Smaragdia*, *Puperita*, *Theodoxus* und *Neritina* ist verkalkt. Seine Struktur besteht aus aragonitischen Prismenschichten, Zumeist weist es einen inneren Fortsatz auf, mit dem es an der Gehäuseinnenseite einrastet, wenn das Tier damit seine Apertur schließt. Der Verschluss ist meist lückenlos, sodaß das Tier vor Austrocknung geschützt ist. Bei den napfförmigen Phenacolepadiden und den schalenlosen Titiscaniiden besitzen die erwachsenen Tiere kein Operculum mehr.

Die Radula der verschiedenen Gruppen der Neritaceen ist rhipidogloss, wie TROSCHEL (1856/93) feststellte. Daher hat THIELE (1931) diese Schnecken zu den Archaeogastropoden gestellt, die eine ähnliche Radula besitzen. Diese Einordnung, entweder als Familie der Trochaceen (ABBOTT 1974), oder als eigene Überfamilie der Archaeogastropoden (TAYLOR & SOHL 1962, GÖTTING 1974), ist bis jetzt beibehalten worden. Das ist verwunderlich, weil YOUNGE (1960) darauf aufmerksam gemacht hat, daß hinsichtlich der Ausbildung der Nieren und Geschlechtsorgane sowie der Art und Weise der Befruchtung und Eiablage die Neritaceen sich von den Archaeogastropoden unterscheiden und hierin den Meso- und Neogastropoden näherstehen. YOUNGE's Feststellung hatte auch keinen wesentlichen Einfluß auf die systematische Gliederung der Gastropoden durch COX (1960). Er betrachtet die Neritaceen als Unterordnung der Ordnung Archaeogastropoda.

FRETTER (1965, 1969) und FRETTER & GRAHAM (1962) stellten fest, daß die Neritaceen so viele Merkmale der höheren Prosobranchier und so viele nur ihnen eigene Merkmale aufweisen, daß sie als eigenständige Gruppe zwischen Archaeogastropoden und höhere Prosobranchier angesiedelt werden müssen. FRETTER (1965) meinte, daß die Neritaceen nur aus Gründen, die in der Geschichte ihrer Erforschung gelegen sind, in den Archaeogastropoden verblieben sind, eigentlich aber eine eigene Unterklasse der Gastropoden darstellen. Sie folgte hierin BOURNE

(1908), der festgestellt hatte, daß Trochaceen und Neritaceen aufgrund anatomischer Unterschiede als nicht miteinander verwandt angesehen werden müssen. Für Paläontologen stellt sich nun die Frage, inwieweit die anatomischen Befunde von BOURNE und FRETTER, die auf eine Eigenständigkeit der Neritaceen hinweisen, auch in der Bildungsweise der Zusammensetzung der Gestalt des Gehäuses wiederzufinden sind. Denn nur, wenn das der Fall ist, kann die Unterscheidung der Neritaceen von anderen Gastropoden auch auf den fossilen Bereich übertragen werden.

4.2 GELEGE

Die Männchen von Neritiden besitzen einen Penis. Die Befruchtung der Eier erfolgt intern, im Körper des Weibchens. Der Bereich, in dem ursprünglich die rechte Niere gelegen war, wurde zu einem Geschlechtsapparat umgeformt, der die Befruchtung der Eier im Körper erlaubt und zudem die Produktion von Eikapseln um die befruchteten Eier herum ermöglicht. Zudem besitzen die Neritiden oft einen zusätzlichen Gewebebeutel, in dem Fremdmaterial gelagert wird (*Neritina*, *Theodoxus*) oder Kalkkugeln gebildet werden (*Nerita*), welche in den Eikapseldeckel als Verstärkung und zur Tarnung eingelagert werden. Die typische Eikapsel der Neritiden erscheint in der Aufsicht rund oder oval und in der Seitenansicht als flache Kuppel. Die dem Substrat (Holz, Blättern, Schalen und Steinen) aufgesetzte basale Schicht ist fest und organisch. Auf ihr erhebt sich die uhrglasförmige Kuppel, die mit der basalen Lage über einen verdickten, klar durchsichtigen Ring verbunden ist. Die Kuppelsubstanz ist sehr zäh und elastisch. Bei *Smaragdia viridis* (Abb. 63) ist dieses Material glatt und glänzend und läßt die grünen Eier im Inneren der Kapsel durchscheinen. Damit ist die Kapsel auf dem grünen Untergrund eines Seegrasblattes, auf dem sie immer aufgesetzt ist, gut getarnt. Bei *Neritina* und *Theodoxus* sind in das Kapselkuppelmaterial Sandkörner oder organische Partikel eingeklebt (Abb. 64; Taf. 21/11). Hierdurch

wird die Kapsel verstärkt und getarnt der Umgebung angepaßt, die hier aus dem dunklen Untergrund von Holz, Steinen und Schalen besteht.

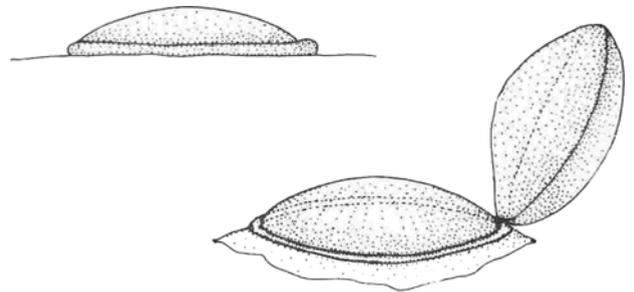


Abb. 63. Eikapsel von *Smaragdia viridis* aus dem Karibischen Meer von vorne und nach dem Schlüpfen der Veligerlarven. Hierbei wölben sich von unten und oben dünne Membranen auf, durch welche die Schlüpflinge sanft aus dem Kapselinnenraum herausgeschoben werden.

Egg capsule of *Smaragdia viridis* from the side after hatching. During the latter process bottom and roof membranes blow up and gently push larva out.

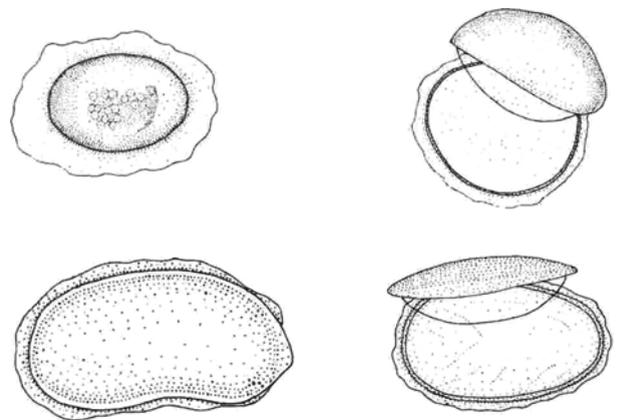


Abb. 64. Eikapsel von *Neritina virginea* (obere Reihe) und *Neritina clenchi* (untere Reihe) aus dem Estuarbereich und der Mangrove der karibischen Küste Kolumbiens. Nach der Ablösung des Kapseldeckels von der basalen Verankerungsmembran klappt er an einem Scharnier auf, und es wölben sich dünne Häutchen hoch, die die Veligerlarven aus dem Kapselinnenraum sanft herausschieben.

Egg capsules of *Neritina virginea* (upper row) and *Neritina clenchi* (lower row) hatched and unhatched.

Bei *Nerita* sind Kalkkugeln von weißer oder rötlicher Färbung in die Kapselkuppel eingefügt (Abb. 65; Taf. 21/9). Diese Kü-

gelchen sollen nach ANDREWS (1936) aus der Leber stammen. Sie werden in einer Ausbuchtung der Mantelhöhle gesammelt, die in den Eileiter hinein geöffnet ist und die BOURNE (1908) den Kristallsack ("crystal sac") und ANDREWS den Sack zur Lagerung von Kapsel-Verstärkungsmaterial ("reenforcement sac") nannte. Die Kalkkugeln sind zumeist aragonitisch und weisen eine einfache sphärolitische Struktur auf. Bei *Nerita polita* bestehen die Kügelchen aus Kalzit und sind von ovaler Gestalt und ebenfalls sphärolitisch aufgebaut. Die Kapsel öffnet sich entlang der Verdickung, die die Basis mit der Kuppel verbindet. Die Kuppel bleibt an einer Stelle mit der Basis verbunden, sodaß sie deckelförmig hochklappt. Sobald sich die Naht bis auf das Scharnier geöffnet hat und Wasser in die Kapsel eindringt, wölben sich zwei dünne, elastische Membranen von unten und von der Kuppelinnenseite her in den Kapselinnenraum vor. Dieser Vorgang wird durch Salzkonzentrationsunterschiede hervorgerufen, die einen osmotischen Druck bewirken, wodurch alle Schlüpflinge sanft aus dem Kapselhohlraum herausgedrängt werden. Die feste Konsistenz der Eikapseln von Neritaceen, sowie der Einbau von mineralischem Material in diese Kapseln macht es möglich, daß solche Gelege auch fossil erhalten sind (KAISER & VOIGT 1977).

4.3 EMBRYONALENTWICKLUNG AM BEISPIEL VON *Neritina virginea*

Furchung und Differenzierung bis zur Trochophoraphase: Die Bildung der schalenabscheidenden Gewebe bei Neritiden soll am Beispiel von *Neritina virginea* erläutert werden. Die Furchung der Eier erfolgt in gleicher Weise, wie von BLOCHMANN (1882) für *Theodoxus fluviatilis* geschildert.

Gelege von *Neritina virginea*, aber auch solche von *Neritina clenchi*, *Smaragdia viridis*, *Nerita tessellata*, *N. fulgurans*, *N. peloronta* und *N. versicolor* wurden in Santa Marta bis zum Schlüpfen der Jungen aus den Kapseln gehalten und zudem im Meere und den Lagunen beobachtet und gesammelt. Für *Neritina virginea* ist daher gesichert,

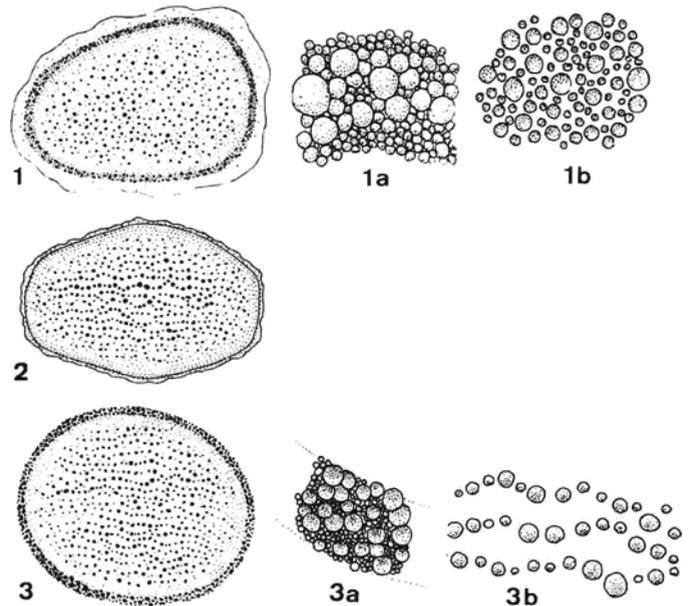


Abb. 65. Eikapseln von *Nerita fulgurans* (1), *Nerita peloronta* (2) und *Nerita versicolor* (3). In den Kapseldeckel sind vom Weibchen produzierte Aragonitkügelchen eingefügt, deren Verteilungsmuster am Rande (1a, 3a) anders ist als in der Mitte (1b, 3b) und auch die Kapseln der drei Arten unterscheidet.

Egg capsules of *Nerita fulgurans* (1), *Nerita peloronta* (2) and *Nerita versicolor* (3). The lid of each capsule is reenforced by aragonitic spheres, arranged differently at the lid edge (1a, 3a) and the lid centre (1b, 3b).

daß die Entwicklung unter natürlichen Temperatur- und Salinitätsbedingungen gleichartig abläuft, wie bei den im Aquarium abgesetzten Gelegen. Ein wesentlicher Unterschied liegt nur in der Entwicklungsgeschwindigkeit. Bei den um fast 10° geringeren Temperaturen der Aquariengelege benötigten die Embryonen etwa zwei Wochen länger, ehe sie die Schlüpfreife erreicht hatten.

BLOCHMANN (1882) beobachtete, daß sich auf dem Ei von *Theodoxus fluviatilis* eine Dreiergruppe von Richtungsbläschen bildet und darauf folgend eine Differenzierung des Materials im Ei vollzieht. Das weniger viskose Protoplasma reichert sich im oberen Teil des Eis, dort, wo die Richtungskörperchen liegen (animaler Pol) an und Dotter sammelt sich im unteren Teil (vegetativer Pol). Es folgt sodann die Teilung des Eies in zwei, dann vier gleichgroße, kugelige Zellen, die immer noch die gleiche Differenzierung von Protoplasma oben und Dotter

unten zeigen. Das gleiche ließ sich auch bei *Neritina* beobachten (Abb. 66).

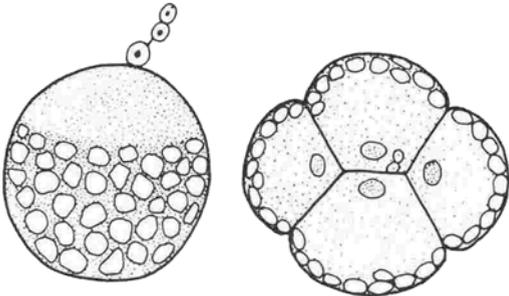


Abb. 66. Im Ei von *Theodoxus* und *Neritina* tritt vor der Teilung eine Sonderung in einen dotterreichen und einen dotterarmen Bereich ein (links). Auf dem Ei sind oben drei Richtungskörperchen ausgebildet. Nach der ersten Furchung sind vier gleichgroße Zellen entstanden, in denen die gleiche Dottersonderung zu beobachten ist, wie im Ei (rechts); umgezeichnet nach BLOCHMANN (1882).

Before cleavage the yolk of the egg of *Theodoxus* and *Neritina* is concentrated in the posterior portion of the fertilized egg. This differentiation remains the same in the four cell stage (redrawn from BLOCHMANN 1882).

Danach beginnt die Ausbildung der ersten Ektodermzellen, indem sich der protoplasmareiche obere Teil der vier Zellen in kleinere Zellen teilt. Die dotterreichen Partien der vier Grundzellen bleiben im folgenden im wesentlichen, bis auf eine allmähliche Verkleinerung unverändert (Taf. 20/1; Abb. 67). Es bildet sich also eine Ektoderm-scheibe (Taf. 20/2), die eine farblose Kappe über den vier gelblichen Dotter-Riesenzellen bildet. BLOCHMANN hat bei *T. fluviatilis* genau das Schicksal der einzelnen Zellen dieser Ektoderm-scheibe verfolgt. Er konnte feststellen, daß sich bilateralsymmetrisch Zellen des Ektoderms zwischen den Spalten der Dotterzelle nach unten schieben und sich dort ablösen. Diese Zellen wandern darauf in den Innenraum zwischen den Dotterzellen ein, und aus ihnen entsteht im folgenden das Entoderm. Von der Ektoderm-platte spalten sich zudem zwei Zellen ab, die unter die Scheibe wandern und wiederum in bilateralsymmetrischer Anordnung zum Mesoderm werden (Abb. 67). Die Symmetrie

der Entwicklung ist hier dadurch gewährleistet, daß die vier Dotter-Riesenzellen gleich groß sind und eine symmetrische Vierergruppe bilden.

Die Ektodermplatte, die auf den vier Dotterzellen gelegen ist, breitet sich über die Ränder dieser Zellen aus und beginnt allmählich diese zu umwachsen (Taf. 20/2). BLOCHMANN stellte fest, daß gleichzeitig die Entodermzellen unter die Ektodermkappe gewandert sind und hier eine Kuppel bilden, mit zwei Mesodermstreifen dazwischen (Abb. 67).

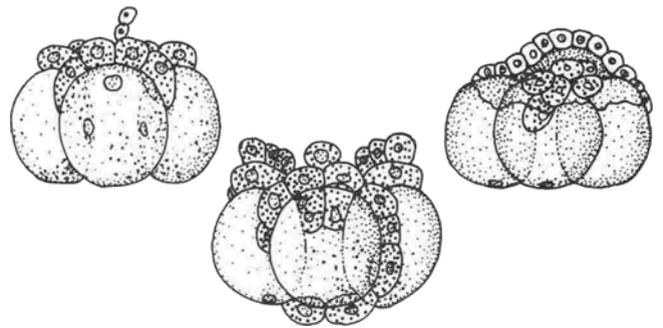


Abb. 67. In drei aufeinanderfolgenden Stadien der Zellteilung bei *Theodoxus fluviatilis* ist die Entwicklung der Zellkappe des animalen Pols und das Einwandern der Ektodermzellen um die Dotterzellen herum unter diese Kappe zu erkennen. Umgezeichnet nach BLOCHMANN (1882).

Three successive stages of cell cleavage of the *Theodoxus fluviatilis* embryo showing the development of the cell-cap on the four yolk cells and migration of ectodermal cells around yolk cells into the interior and below the ectodermal cap.

Die Ektodermzellen treffen sich schließlich auf der Unterseite des Embryos und verwachsen hier miteinander. Bei *Neritina* schließt sich das Epithel sofort bei Aufeinandertreffen der Zellen und es bildet sich unmittelbar darauf ein Wimperkranz (Prototroch). BLOCHMANN beobachtete bei *Theodoxus*, daß sich nun die Urdarmhöhle verflacht und die ektodermalen Zellen der Hülle des Embryos gestreckt werden. Dies ist das Resultat einer Innendruckerhöhung im neugeschaffenen Hohlkörper. Bei *N. virginea* verläuft die Entwicklung gleich der von BLOCHMANN geschilderten. Nach der Herausbildung einer geschlossenen Ektoderm-schicht entsteht ein mit Zilien versehener Ring und auch gleich zwei einander entgegengesetzte Stellen in

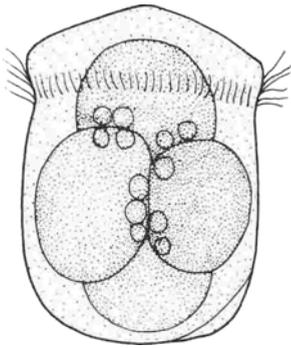


Abb. 68. Die Trochophoraphase der Embryonalentwicklung von *Neritina virginea*, wie sie kurz nach dem Umwachsen der großen Dotterzellen des vegetativen Pols ausgebildet ist. Der Übergang zur Veligerphase ist einerseits an der Differenzierung hoher Mantelzellen (unten rechts am Keim) und andererseits an der Herausbildung zweier Velumflügel (links und rechts oben am Keim) angezeigt.

Trochophora of *Neritina virginea* formed right after the ectodermal cover is completed around the four yolk cells. The transition to the veliger is indicated by the forming shell gland (right) and cilia concentrations in growing velum lobes.

diesem Ring, in denen die Zilien länger sind und sich zudem die ersten Velumanlagen herauswölben. Bei *Theodoxus* tritt, BLOCHMANN zufolge, kein geschlossener Zilienring auf, während er bei *Neritina* als typischer Prototroch der Trochophora ausgebildet ist (Abb. 68), allerdings ist sie während seiner Bildung schon in der Umbildung zur Veligerlarve begriffen.

Bildung des Primärgehäuses: Neben dem Lokotionsorgan des Embryos, mit dem nun die Larven in der Kapsel flüssigkeit rotieren können, ist eine Verlagerung in der Ausrichtung des Embryos erfolgt. Bisher lagen die vier großen Dotterzellen unten und die Ektodermscheibe war oben. Nach dem Verschluß der Ektodermhülle bildet sich der Zilienkranz (Prototroch) in einer solchen Richtung, daß die Verschlußstelle der Ektodermhülle (Blastoporus) und der sich hier einwölbende Mund (Stomodaeum) gerade unter dem Zilienkranz und zwischen den Velumaufwölbungen zu liegen kommt. Das neue "oben" wird nun vom Kopfbereich bestimmt, der vom Zilienring umgeben ist. Das alte "oben" (animaler Pol) gehört nun dem Eingeweidesack an und ist zum seitlich "unten" geworden (Taf. 20/3). In dem Eingeweidesack und im

noch geschlossenen Urdarm liegen nun die vier Dotterzellen schräg und der Zwischenraum dieser Kugeln (das Darmlumen) ist der Stelle gegenüber gelegen, an der im folgenden der Fuß hervortritt und sich der Vorderdarm herausbildet. Der Mantel entsteht in Form klarer, verdickter Ektodermzellen gerade dort, wo der Zwischenraum der vier Großdotterzellen auf die Ektodermhülle des Eingeweidesackes trifft (Taf. 20/3; Abb. 68).

Die verdickten Zellen werden im folgenden gestreckt und scheiden gleichzeitig ein organisches Schälchen aus. Dieses ist im Umriß rund, von uhrglasförmiger Gestalt. Es ist randlich fest mit den Zellen des sich ausbreitenden Mantelgewebes verbunden (Abb. 69). Der Fuß wird größer und deutlicher sichtbar, ist aber in seiner Gestalt noch nicht festgelegt und hat noch kein Operculum ausgeschieden. Die Form des Eingeweidesackes ist nicht symmetrisch gerundet, sondern weist eine schwache Einkrümmung der rechten Seite auf (Taf. 20/4,5; Abb. 69).

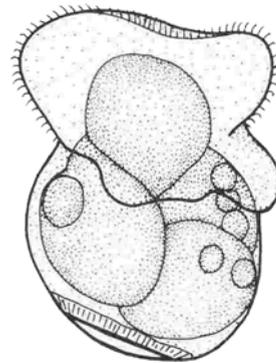


Abb. 69. Der Embryo von *Neritina virginea* in der Veligerphase während der Abscheidung des ersten Schälchens, welches vom auseinanderrückenden Mantelrand sezerniert wird und an diesem verankert ist. Der Fuß (Mitte rechts) ist in seiner Außenform noch etwas unbestimmt. Der Eingeweidesack hingegen ist glatt und gerundet.

Neritina virginea veliger during secretion of the primary shell connected to the growing mantle edge. Visceral mass is well rounded, slightly trochospirally twisted. The foot is irregular in shape.

Entwicklung bis zum Schlüpfen: Noch bevor das erste Schälchen durch allseitiges Rand-

wachstum zur Halbkugelgestalt herangewachsen ist, löst sich der Mantelrand vom Gehäuserand. Das Primärgehäuse ist hier also nur eine flache, uhrglasförmige und symmetrische Schale, die durch einen Muskel fest mit dem Eingeweidessack verbunden ist (Abb. 70). Die Aufgabe dieses Muskels besteht in diesem Entwicklungsstadium nur darin, den Weichkörper mit der Schale zu verbinden und er dient noch nicht zum Rückzug in die Schale. Es ist auch noch kein Zusammenziehen der Muskelzellen zu beobachten (Taf. 20/6).

Betrachtet man den Embryo in Lebensstellung mit dem Velum nach oben und der Mündung nach vorne, so erscheint der Muskel deutlich am flachen Außenrand des Schälchens rechts angesetzt. Der Fuß hat inzwischen seine Gestalt stabilisiert, an Größe zugenommen und ein Operculum ausgeschieden (Abb. 70). Das Velum ist zweiflügelig und besitzt neben den großen Zilien eine Nahrungsrinne. Der Vorderdarm hat sich gebildet und verbindet die Mundeinwölbung (Stomodaeum) mit dem vorher geschlossenen Urdarm. Die vier großen Dotterzellen sind in ihrer Dimension etwas geschrumpft und liegen mitten im Eingeweidessack.

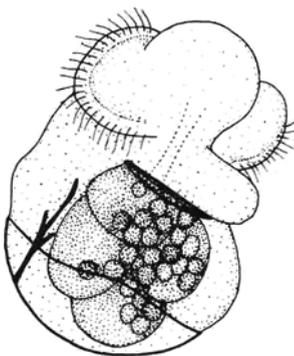


Abb. 70, Schon nach der Bildung eines nur flach napfförmigen Schälchens löst sich der Mantelrand vom Primärgehäuserand. Der Weichkörper ist über einen Muskelstrang (links) mit der Schale verbunden, der Fuß hat seine Gestalt stabilisiert und ein Operculum ausgeschieden und zwischen Velumflügeln und Kopfblase ist der Mund entstanden.

Neritina virginia veliger with low shell cap that has detached from the gland cells and the mantle and it anchored to the tissue by a muscle (left). Mouth and operculum have formed.

Nach Ablösung des Mantelrandes vom Schalenrand wird das Gehäuse durch winzige, etwa $0,2 \mu\text{m}$ große Aragonitkristallite verkalkt. Das flache Schälchen wächst in der Folge mit schmalen Wuchsstreifen allseitig voran. Zwischen Mantelrand und Kopf-Fuß-Bereich (im Nacken) entsteht eine Furche, aus der sich später die Mantelhöhle bildet. Die Muskelzellen des Retraktormuskels werden verlängert und ziehen sich nun zusammen, auch wenn dabei der Weichkörper noch nicht in die Schale paßt. Die Larve schwimmt, angetrieben durch den Schlag der Zilien des Velums, durch den Kapselinnenraum, ist in ihrer Beweglichkeit aber stark durch die Geschwister beeinträchtigt.

Das vorwachsende Gehäuse behält anfangs seine Napfform (Taf. 20/8). Erst nachdem die Gestalt eines oben schräg abgeschnittenen Eies erreicht ist, hört das Gehäusewachstum an der Innenseite des Sekundärgehäuses auf, und nur noch auf der Außenseite wächst es etwas weiter (Abb. 71). Nachdem so ein ebenmäßig gerundetes Gehäuse mit einer breiten bogenförmigen Mündung entstanden ist, hört das Gehäusewachstum viele Tage vor dem Schlüpfen aus der Eikapsel auf. Die Dotterreserven werden nun aus der Mitte in den apikalen Bereich des Embryos verlagert. Mit der Fertigstellung der Schale nimmt diese auch ihre Aufgabe auf. Der Retraktormuskel kann nun durch Zusammenziehung seiner Zellen den Weichkörper rasch in das Gehäuseinnere hineinziehen und das Operculum das Gehäuse fugendicht verschließen.

Nach etwas mehr als vier Wochen (im Aquarium bei etwa $18 - 22$ Grad Entwicklungstemperatur) ist die Veligerlarve schlüpfbereit. Eine tiefe Mantelbucht ist entwickelt, durch die mit Zilien besetzte Bereiche des Mantelhöhlendaches Wasser pumpen. Das Velum besitzt lange Zilien und daneben eine deutliche, tiefe Nahrungsrinne (Taf. 20/10). Neben dem Vorderdarm ist nun auch der Enddarm in die Mantelhöhle durchgebrochen und es werden bereits Kotpillen ausgeschieden. Der Eingeweidessack enthält aber noch eine große Dotterreserve, die sich immer noch im wesentlichen aus vier

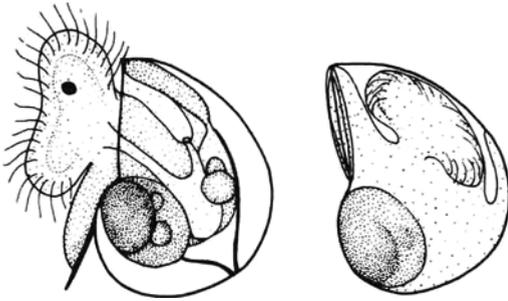


Abb. 71. Nach der Fertigstellung des Embryonalgehäuses (Primär- und Sekundärgehäuse) kann sich der Weichkörper bei *Neritina virginica* vollkommen in die Schale zurückziehen. Hierbei verkürzt sich der Retraktormuskel und zieht den ganzen Körper gleichförmig zurück, bis das Operculum die Schalenöffnung verschlossen hat.

With completion of the embryonic shell the *Neritina virginica* veliger can withdraw completely into its shell by contraction of the retractor muscle. The whole body is retracted alike and the operculum seals the aperture.

Dotterkugeln zusammensetzt, die aber stark in ihrer Größe geschrumpft sind und zunehmend in kleinere Dotterkugeln zerlegt werden. Das larvale Herz hat eine kräftige Pumpfähigkeit aufgenommen, bei der sich rhythmisch abwechselnd zwei Kammern zusammenziehen und so die Körperflüssigkeit pumpen. Im Kopf zeigen große, schwarze Pigmentflecken die Lage der Augen an. Wenn die Larve schwimmt, ist der Eingeweesack gestreckt und der Retraktormuskel deutlich sichtbar. Er sitzt hinten auf der rechten Seite der Gehäuseinnenseite an (Taf. 20/10) und setzt sich von seinem Anheftungsort in zwei Strängen fort. Einer verläuft außen über den Eingeweesack und der andere verläuft auf der Innenseite nach vorne (Abb. 71). Bei Störung zieht sich der Weichkörper ruckartig in das Gehäuse zurück. Beim Rückzug wird der Mantelrand bis weit in das Gehäuse lumen zurückgezogen und bleibt hinter dem Velum gelegen. Letzteres wird eingewölbt und vollkommen eingezogen. Der Fuß, der mit seinem auf der Rückseite gelegenen Operculum die Öffnung abdichtet, liegt davor. Die Mantelhöhle wird bei diesem Vorgang geschlossen, nach hinten ins Gehäuse verlagert und verkürzt (Abb. 71).

Bei *Neritina virginica* schlüpft die Veligerlarve aus der Eikapsel und lebt im

folgenden im Plankton. Sie verbleibt mehrere Wochen freischwimmend im Meer und ernährt sich von Phytoplankton. Bei *Theodoxus fluviatilis* dagegen entwickeln sich nur 1 - 3 der Embryonen, während alle anderen in der Kapsel enthaltenen Eier als Nahrung dienen. Nach wenigstens zehn Wochen Aufenthalt in der Eikapsel verläßt dann ein kriechendes Jungtier das Gelege. BONDESEN (1940) beobachtete allerdings, daß es innerhalb der Art *Theodoxus fluviatilis* auch den Entwicklungstyp des freien Veligers gibt, wobei dann die Larvalentwicklung ähnlich verläuft, wie bei *N. virginica*.

4.4 GEHÄUSEMORPHOLOGIE

4.4.1 PRIMÄRGEHÄUSE

Neritiden mit planktonfressenden Veligern:

Das im Verbund mit dem Mantelrand gebildete Primärgehäuse ist hier eine uhrglasförmige, symmetrische Schalenkalotte. Sie mißt etwa 0,1 mm im Durchmesser und weist als Skulpturmerkmale höchstens eine feine Runzelung auf, die vom Mittelpunkt des Gehäuses ausgeht und radial zu den Rändern hin verläuft (Taf. 20/7,8). Der Rand des napfförmigen Gehäuses ist glatt und ungegliedert. Deutliche Anwachsstreifen setzen die Anfangskalotte bzw. das Primärgehäuse vom folgenden Sekundärgehäuse ab. Bei *Nerita versicolor* ist das Primärgehäuse besonders flach, bei *Smaragdia viridis* bildet es fast eine Halbkugel (Taf. 19/6; Taf. 20/7,8; Taf. 21/1).

Neritiden mit nähreierfressenden Embryonen:

Bei Formen, die als kriechende Jungtiere schlüpfen, wie z.B. *Theodoxus fluviatilis* aus Jugoslawien oder *T. jordani* aus Jordanien läßt sich keine Unterscheidung einer ersten Schalenkalotte ohne Anwachsstreifen von den folgenden Regionen mit Anwachsstreifen feststellen. Hier besteht das Primärgehäuse aus einem fast eine Windung umfassenden Schälchen, welches dichte Anwachsstreifung aufweist. Die abgeflachte, mit Anwachsstreifung versehene Anfangskalotte ist etwa 0,2 mm breit (Taf. 21/2). Auf sie folgt eine normal helicospirale,

die Anfangskalotte an der Innenseite umfassende Windung, die neben Anwachsstreifung auch eine feine etwas unregelmäßige Spiralsreifung zeigt. Dieses Primärgehäuse wird zunehmend dem nach dem Schlüpfen gebildeten Sekundärgehäuse (= Adultgehäuse) ähnlich (Taf. 21/6). Das Primärgehäuse ist hier auch gleichzeitig das Embryonalgehäuse, mit dem das kriechende Jungtier den Schutz des Geleges verläßt. Das Embryonalgehäuse ist vom Adultgehäuse zumeist durch einen Saum sehr kräftiger Anwachsstreifung getrennt (Taf. 21/6). Es gibt aber auch Individuen, bei denen dieser Übergang fast unmerklich ist.

4.4.2 SEKUNDÄRGEHÄUSE

Bei den Neritiden, die als planktotrophe Veliger schlüpfen, erweitert sich die Schalenkalotte des Primärgehäuses anfangs zu einem Napf mit geringer Einrollungstendenz. Die Anwachsstreifung verläuft zunehmend ungleichförmiger, indem sich zwei seitliche, etwas zur Innenseite hin verlagerte Buchten bilden (Taf. 20/8). Diese Buchten werden zunehmend verengt, bis schließlich Innenlippe und Außenlippe gegeneinanderstoßen (Taf. 19/6; Taf. 21/1). Damit endet das Wachstum an der Innenseite des Gehäuses und es ist ein eiförmiges Gebilde heran gewachsen, welches oben in schräger Lage die Apertur zeigt. Das Gehäuse ist beinahe planispiral, allerdings ist die rechte Seite etwas weniger gewölbt als die linke Seite (bei Ausrichtung des Gehäuses mit der Mündung nach oben und vorne). Dadurch ist auch die Gestalt der Mündung ganz schwach asymmetrisch, indem die linke Seite etwas schmaler ist als die rechte. Das genau in diese Mündung passende und die Mündung lückenlos verschließende Operculum weist rechts der Mitte sein Bildungszentrum auf. Es ist stärker asymmetrisch ausgebildet als die Schale. Den seitlichen Buchten der heranwachsenden Sekundärschale kommt keine Aufgabe zu, außer der, die stärkere Einkrümmung der Außenseite des Gehäuses zu ermöglichen. Keinesfalls spiegeln sie die Begrenzung der Velumbasis wider, d.h. reflektieren die Morphologie des Kopfbereiches, denn das Sekundärgehäuse wächst all-

mählich um den Eingeweidesack herum. In dem Augenblick, indem es den Hinterkörper vollständig umhüllt und damit den Velumbereich erreicht, sind die Buchten bereits geschlossen, und die Innenlippe hört mit ihrem Wachstum auf. Dem eiförmigen Gehäuse wird innerhalb der Kapsel noch etwa eine fünftel Windung angefügt, in der nur die Außenlippe vorwächst und dann hört das Schalenwachstum auf. Neben Anwachsstreifen, die sehr fein sein können, können sich auch die bereits auf dem Primärgehäuse entwickelten Radialrunzeln auf das Sekundärgehäuse fortsetzen und bis an den Mündungsrand des Schlüpfings verlaufen (Abb. 72).

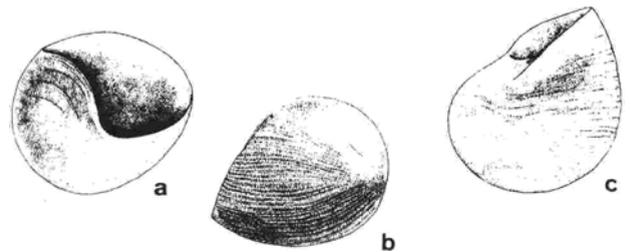


Abb. 72. Primär- und Sekundärgehäuse von Neritaceen: a) das noch unfertige Embryonalgehäuse von *Nerita tessellata*, welches einer Eikapsel entnommen wurde, b) das fertige Embryonalgehäuse von *Smaragdia viridis*, mit welchem die Veligerlarve aus der Kapsel schlüpft, c) das fertige Embryonalgehäuse von *Neritina clenchi*. Als Skulpturelemente sind Anwachsstreifen (a und c) und Spiralsreifung (b) entwickelt.

Embryonic shell of *Nerita tessellata* (a) (not completed), *Smaragdia viridis* (b) and *Neritina clenchi* with growth lines (a,c) and spiral wrinkles (b).

4.4.3 TERTIÄRGEHÄUSE

Unter natürlichen Bedingungen, bei über 25 °C schlüpfte die Veliger von *Neritina virginea* und *N. clenchi* nach etwa dreiwöchiger Entwicklung (Taf. 20/10). Sie schlüpfen zwar im Süßwasser, doch entwickeln sie sich hier nicht weiter. Wie LAMY (1924) vermutete, müssen die Veliger von *Neritina* das normale Meerwasser erreichen, um sich weiterentwickeln zu können, andernfalls sterben sie ab.

Nerita und *Smaragdia* sind an das normale Meerwasser gebunden. Bei *Smaragdia* schlüpfen die Veliger nach etwa 16 Tagen Entwicklung,

Die Veligerlarven von *Nerita peloronta*, *N. versicolor*, *N. tessellata* und *N. fulgurans* schlüpfen nach 3 bis 5-wöchiger Entwicklung im Kapselinnenraum als Veliger mit einfachem, zweilobigem Velum.

SCHELTEMA (1971) stellte fest, daß *Smaragdia viridis*-Larven mindestens 25 und höchstens 55 Tage im Plankton verbleiben und sich hier von planktonischen Pflanzen ernähren. Während dieser Zeit werden nach SCHELTEMA dem Embryonalgehäuse (Primär- und Sekundärgehäuse) noch eineinviertel Windungen angefügt. Bei *Smaragdia* aus dem Roten Meer kommen, eigener Beobachtung zufolge, noch 2,5 Windungen während des larvalen Lebens hinzu (Abb. 73). Das Tertiärgehäuse ist stark konvolut und weist als einziges Skulpturmerkmal feine Anwachsstreifen auf.

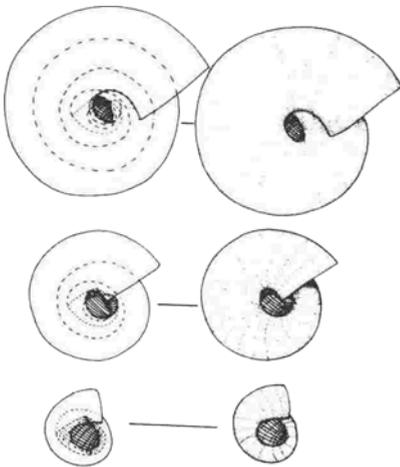


Abb. 73.

Allmählicher Vorwuchs des Tertiärgehäuses (= Larvalgehäuse) von *Smaragdia* sp. aus dem Roten Meer. In der unteren Reihe ist das mit deutlichen Spiralstreifen und weniger deutlichen Anwachsstreifen versehene Embryonalgehäuse bereits von einer Dreiviertelwindung des Larvalgehäuses umgeben. In der mittleren Reihe ist noch eine Windung hinzugekommen und oben ist die Larvalschalengröße erreicht, mit der das Tier zum Bodenleben übergehen kann. Die Windungen umfassen sich sehr weitgehend und es scheinen daher weniger vorhanden zu sein, als in Wirklichkeit entwickelt sind.

Growth stages of larval shell of *Smaragdia* sp. from embryonic shell covered by first larval whorl (lower row) to two larval whorls (central row) and larval shell completed and ready to metamorphose (upper row). Whorls are convolute and overlap onto each other strongly.

Die schnell an Durchmesser zunehmenden Umgänge umfassen einander so weit, sodaß im apikalen Bereich nur ein kleiner Teil des Sekundärgehäuses sichtbar bleibt und im umbilikalen Bereich die Anfangswindung des Gehäuses ganz überdeckt wird. Das Gesamtgehäuse umfaßt bei der Metamorphose mindestens 2,25, eher 3,5 Windungen (nicht 1,5, wie von RICHTER & THORSON 1975, angegeben). Das Velum des ausgewachsenen Veliger ist H-förmig (RICHTER & THORSON 1975, Fig. 106). Die starke Überdeckung der ersten Gehäusewindung und damit gleichlaufend die Zunahme der Einrollungstendenz bewirkt, daß die Anwachsstreifen der ersten Windung quer zur Windungsrichtung zu stehen scheinen, wie ROBERTSON (1971 Fig. 3) feststellte (Taf. 21/4,5,10). Die Larve scheidet ein Gehäuse ab, welches 0,65 mm im Durchmesser aufweist (SCHELTEMA 1971). Individuen einer *Smaragdia*-Art aus dem Roten Meer bei Port Sudan besitzen ein ganz gleichartiges Gehäuse (Taf. 20/9; Taf. 21/4,10), welches in seiner Größe zwischen 0,4 und 0,7 mm variieren kann. Hier allerdings umfaßt das metamorphosebreite Gehäuse 3,5 Windungen (Abb. 73).

Das Tertiärgehäuse von *Nerita*, *Neritina* und *Phenacolepas* ist im allgemeinen ganz gleich aufgebaut, wie das von *Smaragdia*, doch umfaßt es nur etwa eine Windung (Abb. 74). Diese ist ebenfalls stark konvolut und verdeckt den apikalen Bereich der ersten Windung weitgehend und den umbilikalen Bereich vollständig (Taf. 21/3,7). Nachdem das Gehäuse der Larve voll ausgewachsen ist, kann die Larve noch längere Zeit im Plankton verbleiben, ohne daß das Tertiärgehäuse weiterhin vergrößert wird. Nur ein schmaler Schalensaum (z.B. bei *Phenacolepas* Taf. 21/7) oder eine auf die Außenlippe beschränkte schmale Schalenvorwölbung (z.B. *Smaragdia*: Taf. 20/9) wird manchmal noch gebildet. SCHELTEMA (1971) fand, daß die Larven von *Smaragdia* noch zusätzlich 30 Tage im Plankton verbleiben können, obwohl sie bereits voll ausgewachsen sind und bei einem Angebot eines geeigneten Seegrassubstrates auch die Metamorphose vollziehen würden. Diese Larven können also ihren Aufenthalt im Plankton auf die

doppelte Zeit erweitern, wenn ihnen kein geeignetes Lebenssubstrat zum Übergang ins benthonische Leben geboten wird.

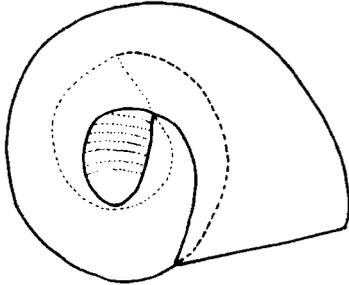


Abb. 74. Das Larvalgehäuse von *Phenacolepas* oder *Nerita* umfaßt meist nur eine Windung oder weniger und deckt das Embryonalgehäuse zum großen Teil ab.

The larval shell of *Phenacolepas* or *Nerita* ready for metamorphosis covers much of the embryonic shell.

Die Protoconchbreite bzw. die Gehäusebreite beim Schlüpfen in mm beträgt bei: *Theodoxus fluviatilis* 0,2-0,25 bzw. 0,7-0,9; *Neritina virginea* 0,1 bzw. 0,15-0,16; *Neritina clenchi* 0,1 bzw. 0,16; *Smaragdia viridis* 0,11 bzw. 0,12 - 0,13; *Smaragdia* sp., Rotes Meer 0,09 bzw. 0,11; *Nerita tessellata* 0,15 bzw. 0,23-0,24; *Nerita fulgurans* 0,15 bzw. 0,24-0,25; *Nerita versicolor* 0,18 bzw. 0,26-0,27; *Phenacolepas hamillei* ? bzw. 0,15 mm.

4.4.4 QUARTÄRGEHÄUSE

Während bei *Nerita*, *Neritina* und *Smaragdia* im Übergang vom Tertiärgehäuse zum Quartärgehäuse, also des Gehäuses der kriechenden benthonischen Schnecke, kein Wechsel in der Aufrollungsrichtung und Tendenz stattfindet, ist bei *Phenacolepas* ein solcher Wechsel ausgebildet (Taf. 21/7,8). Das konvolute Tertiärgehäuse wird unvermittelt napfförmig. Dadurch wird das Tertiärgehäuse nun nicht in seinem umbilikalen Teil vollständig vom Quartärgehäuse verdeckt, wie bei den trochoformen Arten, sondern der unter der Apertur gelegene Gehäusebereich wird vom Quartärgehäuse (= Adultgehäuse) überdeckt. Die trochospirale Einrollungsachse wird somit zugunsten einer planispi-

ralen Achse aufgegeben und gleichzeitig erfolgt eine rasche Mündungserweiterung.

Zwischen den Sekundärgehäusen von *Theodoxus fluviatilis* und den Quartärgehäusen von *Neritina virginea* bestehen nur geringe Unterschiede. Hinsichtlich der Gestalt des Gehäuses der benthonischen Schnecke spielt also hier die frühe Ontogenese keine Rolle mehr. Während aber bei *Theodoxus* ein oft unmerklicher Übergang vom Embryonal- zum Adultgehäuse (Primär- zum Sekundärgehäuse) zu verzeichnen ist, ist das Larvalgehäuse (=Tertiärgehäuse) der Neritinen deutlich vom Adultgehäuse (=Quartärgehäuse) sowohl hinsichtlich der Skulptur als auch der Intensität der Einrollung unterschieden. Die Windungen des Quartärgehäuses umfassen sich hier nicht so stark, wie die Windungen des Tertiärgehäuses, oder das Quartärgehäuse wird gar napfförmig (*Phenacolepas*). Die freie Larvalphase ist nur bei solchen Neritaceen entwickelt, deren Vertreter die Möglichkeit besitzen, in das Meeresplankton zu gelangen. Bei Arten, die immer im Süßwasser leben, wie *Theodoxus*, ist keine freie Larvalphase möglich und daher wird die Entwicklung innerhalb der Eikapsel von Nähreiern vollzogen.

4.5 PHENACOLEPAS UND DAS PROBLEM DER SYSTEMATISCHEN EINORDNUNG NAPFFÖRMIGER MOLLUSKENGEHÄUSE - RECONSTRUCTION OF FOSSIL LIMPET-LIKE MOLLUSCS EXAMPLIFIED BY THE NERITACEAN LIMPET *Phenacolepas*

Phenacolepas larva, like all free neritacean larva, when in danger, withdraw into their shell by means of a retractor muscle and close the aperture with an operculum. When metamorphosed the newly formed limpet-like shell is attached to the soft body by two main muscles situated above the head which are connected in a U-shaped line through minor muscles above the foot. Now, when in danger, the animal pulls its shell onto the substrate and the foot no longer carries an operculum. Shell shape as well as

tissue shell attachment here clearly reflect the function of the shell. This is the same in the many limpet like conchs found among many unrelated groups of gastropods as well as recent and fossil monoplacophores. When a conch is larger than 2 mm in archaeogastropods and larger than 4 mm in higher gastropods, the early ontogenetic shell usually is eroded or lost. Only adult shell features can be studied, and these have been used in literature. But the internal mould of a limpet-like mollusk will only preserve an internal shell surface that has been secondarily simplified and modified by internal shell additions and septa within the apical region. Where the mantle is attached to the shell as in most limpets, and also in the apical portion of the living chamber of cephalopods or in the valves of pelecypods, mineral deposits behind the closed shell-mantle zone have very individual morphologies and can not be used either in tissue reconstruction or understanding of systematic. The attachment of the tissue to the shell in all limpets is very similar and even differentiation between gastropods and monoplacophores is complicated by two main circumstances. The first is that paleozoic monoplacophores have been described with a horse-shoe like scar and the second that some recent gastropods have a muscle which is split into bundles. Position of the apex in the adult shell is also not a sound systematic tool. In some recent limpet-like gastropods, within even one species the apex position changes during ontogeny. The only sound way to differentiate limpet-like mollusc shells is by the study of their early ontogenetic shell. Here two difficulties arise: the first is that the monoplacophoran early shell is still problematic and secondly, all species of higher gastropods with larval development going on within the shelter of the egg capsule are strongly deviant.

Phenacolepas: *Phenacolepas hamillei* aus der Familie Phenacolepadidae der Neritaceen besitzt ein napfförmiges Adultgehäuse

(=Quartärgehäuse), dessen Apex sich über den Hinterrand wölbt. Die bis zu 8 mm große Napfschnecke lebt im Karibischen Meer vor der Küste Kolumbiens, vereinzelt an den Blättern von Seegrass. Der Übergang vom konvoluten Larvalgehäuse (=Tertiärgehäuse) zum Adultgehäuse ist abrupt, sowohl was die Skulptur als auch was die Gehäuseform angeht (Taf. 21/7,8). Während die Larvalschale, abgesehen von einer sehr feinen Anwachsstreifung, glatt ist, wird die Adultschale von kräftigen radialen und konzentrischen Rippen bedeckt, die ein Netzwerk mit rechteckigen Maschen bilden. Während die planktonische Larve ihre Gehäuseapertur mit einem Operculum verschließen kann, besitzt das benthonische Tier kein Operculum mehr. Das Tier kann sich nicht mehr in das schützende Gehäuse zurückziehen, sondern preßt sich nun bei einer Störung dem Substrat auf, indem es sich mit der Fußsohle daran festsaugt und den Rand des Gehäuses herunterzieht. Die Funktion der Muskeln ändert sich im Übergang vom planktonischen zum benthonischen Leben. Während der larvale Retraktormuskel ein Einzelmuskel ist, der den Kopf und den Fuß in das Gehäuseinnere zurückzieht, ist der adulte Retraktor paarig und die Ansätze sind zudem über eine U-förmige Schlaufe, die nach hinten läuft, miteinander verbunden. Die Muskulatur dient nun dazu, die Schale nach unten zu ziehen. Auch die Lage der Ansatzstelle des Muskelgewebes an die Gehäuseinnenseite hat sich geändert. Bei der Larve läuft der Muskel nach hinten in die Schale und sitzt an der Spindel an; bei der Napfschnecke sitzen die Hauptstränge des paarigen Muskels im Vorderteil des Gehäuses, rechts und links hinter dem Kopf, der Schale an. Bei der Larve bildet nur ein Muskelstrang die Verbindung zwischen Weichteil und Gehäuse der Schnecke. Beim erwachsenen Tier ist neben den beiden Hauptmuskeln auch der ganze Rand des Eingeweidesackes über Muskelgewebe mit der Schale verankert.

Beim Übergang vom planktonischen zum benthonischen Leben erfährt der Windungsdurchmesser eine rasche Querschnittszunahme und die helicospirale Aufrollung geht

über in eine planispirale Aufrollung (Taf. 21/7).

Das Adultgehäuse weist einen ovalen Mündungsumriß auf. Die Innenoberfläche des Gehäuses ist glatt und im Bereich des Apex ebenmäßig gerundet. Ein Abdruck der Innenoberfläche ist bei ausgewachsenen Tieren gerundet, bilateral-symmetrisch. Hierbei ist keine Spur mehr sichtbar vom frühontogenetisch vorhandenen, helicospiralen Gehäuselumen, weil dieses vollkommen durch Schalenablagerungen geschlossen und ausgeglättet ist. Oft ist zudem an adulten Tieren der Apex von außen abgewittert und dann liegt auch von der Außenansicht her ein fast bilateralsymmetrisches Gehäuse vor, welches einen zu einer Schmalseite hin verschobenen Apex aufweist (Abb. 78). Da die helicoiden Anfangswindungen hier erodiert sind, kann man nicht mehr unterscheiden, ob dieser Apex über dem Kopf gelegen war oder über dem Fuß. Die U-förmige Ansatzmarke des Muskels öffnet sich zwar nach vorne und wäre ein Anhaltspunkt zur Orientierung. Doch bei den untersuchten Exemplaren von *Phenacolepas* aus der Karibischen See sind die Muskelnarben auf der Innenseite des Gehäuses unsichtbar.

Napfförmige Gehäuse bei anderen Mollusken außerhalb der Neritaceen: Viele der als erste Mollusken angesehenen kambrischen Fossilien sind napfförmig. Es wird angenommen, daß sich von diesen Vorfahren ausgehend alle anderen Klassen der Mollusken entwickelt haben (POJETA & RUNNEGAR 1976; RUNNEGAR & POJETA 1974; RUNNEGAR & JELL 1976; VOGEL & GUTMANN 1980; YOCHELSON, FLOWER & WEBERS 1973; YOCHELSON 1978), siehe Kapitel 3.6.

Innerhalb der verschiedenen systematischen Einheiten der heute lebenden Gastropoden sind napfförmige Gehäuse nicht selten anzutreffen. Bei den Archaeogastropoden findet man sie bei Vertretern der Haliotiden, der Fissurellaceen und Patellaceen. Innerhalb der meist trochospiralen Trochaceen treten sie bei einzelnen Gattungen auf, wie z.B. bei *Stomatia*, *Gena*, *Broderipia* und *Roya*. Mesogastropoden mit vornehmlich napfförmigen

Gehäusen treten innerhalb der Familien Hipponicacea und Calyptraeacea auf, während einzelne Vertreter der Lamellariaceen, der Velutinidae (*Piliscus* = *Caputaomaea*), der Naticiden (*Sinum*) und der Atlantiden (*Carinaria*) eine mützenförmige Schale entwickelt haben. Bei den Opisthobranchiern haben *Tylodina* und *Umbraculum* und bei den marinen pulmonaten Siphonariaceen (*Trimusculus*, *Williamia*, *Siphonaria*) ein kapfenförmiges, fast symmetrisches Gehäuse. Auch einige Süßwasserpulmonaten, wie Ancylaceen, haben napfförmige Gehäuse. Auch die rezenten Monoplacophoren, u.a. der Gattungen *Vema* und *Neopilina*, haben ein solches Gehäuse. Die rezente Fauna der Gastropoden zeigt also in einer ganzen Reihe sehr unterschiedlicher systematischer Einheiten Arten, deren Gehäuse eine Napfgestalt besitzt. Es hat in all diesen Einheiten wiederholt die Tendenz bestanden, eine solche Gehäusegestalt auszubilden. Das war sicherlich innerhalb der früheren Stammesgeschichte der Gastropoden nicht anders.

Apexerhaltung bei napfförmigen Mollusken:

Oft ist an ausgewachsenen Napfschnecken der Apex durch mechanische und biologische Einwirkung etwas korrodiert. Die Korrosion erfaßt zuerst die zarten, frühontogenetischen Windungen der Embryonal- und Larvalgehäuse. Bei *Patella caerulea* aus dem Mittelmeer bei Banyuls-sur-Mer oder bei *Acmaea antillarum* aus der Karibik bei Santa Marta, haben bohrende Algen schon an Gehäusen, die gerade 2 mm Größe erreicht haben, die Primärschale soweit zerstört, daß höchstens noch die Ansatzstelle dieses verkalkten ersten Gehäuses am Napfgehäuse zu erkennen ist (Taf. 8/1-2). Bei den größeren Anfangswindungen von *Phenacolepas* verläuft dieser Zerstörungsprozeß nicht ganz so rasch. Das gilt auch für die Mesogastropoden *Hipponix* und *Capulus* sowie die Pulmonate *Siphonaria*. Allerdings ist bei all diesen Schnecken nur sehr selten einmal der Fall zu beobachten, daß ein über vier mm großes Gehäuse noch die Anfangswindungen erkennen läßt. Es läßt sich bei zerstörtem Apex dann weder unterscheiden, ob eine Rechtswindung vorlag, wie bei Mesogastro-

poden, oder ob das Embryonal- und Larvalgehäuse linksgewunden war, wie bei *Siphonaria* und Opisthobranchiern.

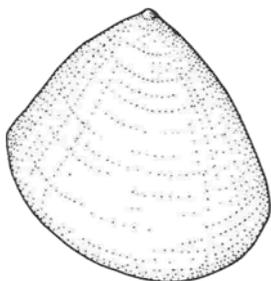


Abb. 75. Das Gehäuse von *Lepetella* (Cocculinacea) aus dem tiefen Wasser vor der Ostküste Floridas zeigt eine sehr regelmäßige, napfförmige Gestalt und einen Apex, der in der Regel durch Korrosion sekundär gerundet erscheint.

The conch of *Lepetella* (Cocculinacea) from deep water shows a very regular cup-like shape and a secondarily rounded eroded apex.

Auch bei Napfschnecken, die in größeren Meerestiefen leben, ist der Apex in seiner ursprünglichen Form nur manchmal erhalten. Untersuchungen, die an Gehäusen von Napfschnecken von 200 bis 2000 m Wassertiefe ausgeführt wurden, ergaben, daß ein großer Teil dieser Gehäuse keine Anfangswindung mehr erkennen läßt. So weist die in etwa 700 m Tiefe vor Florida vorkommende *Lepetella* (Cocculinacea) fast immer einen sekundär gerundeten Apex auf (Abb. 75). Was für rezente Napfschnecken gilt, gilt auch für fossile Patelliforme. Hier ist neben der primären Erosion der Apexstruktur noch die diagenetische Umwandlung des Gehäuses hinzugekommen. Es sind aus der Literatur daher auch keine zweifelsfreien Anfangswindungen auf pläozoischen, napfförmigen Molluskengehäusen bekannt. Die älteste mir bekannte Napfschnecke mit gut erhaltener Anfangswindung ist eine triassische Fissurellide (Taf. 12/6). Will man die Anfangswindungen an fossilen napfförmigen Mollusken untersuchen, so muß man auf ein sehr gut erhaltenes Material zurückgreifen können, in welchem neben Adultgehäusen auch die Gehäuse jugendlicher Stadien vorhanden sind.

Steinkernerhaltung bei napfförmigen Mollusken: Die sekundäre Innenauskleidung des Gehäuses mit Schalenmaterial bei Napfschnecken verschiedenster Zugehörigkeit bewirkt in der Regel, daß alle eventuell in der Jugend noch vorhandenen Spuren einer helicoiden Einrollung ausgemerzt werden. So entsteht zumeist eine Innenoberfläche, die bilateral-symmetrisch ausgeformt ist. Das Lumen der frühontogenetischen Windungen wird durch Septen oder durch massive Kalkfüllung geschlossen. Innenausprägungen von Napfschneckengehäuse (=Steinkerne) sind aber der häufigere Fall der Fossilierung. Bei Steinkernerhaltung ist es fast ausgeschlossen, daß sich frühontogenetisch gebildete Gehäuseteile abprägen könnten. Bei *Cocculina* etwa ist häufig an der Stelle, an der außen das Primärgehäuse mit seiner Mündung auftritt, an der Innenseite des Napfgehäuses eine hügelartige Aufwölbung ausgebildet, die sich als Delle auf dem Steinkernapex abprägen würde.

Im Idealfall weist ein fossiler Steinkern Eindrücke auf, die Ansatzstellen der Muskeln auf der Gehäuseinnenseite abgeprägt haben. Manchmal ist sogar die Kristallstruktur der Innenoberfläche der mineralischen Schale auf einem Steinkern abgeprägt, wie im Falle der Helcionellacea *Eotebenna* aus dem Kambrium, die RUNNEGAR & JELL (1976, Fig. 11, B 14) abbilden.

Apikaler Innenkallus: Oft ist die Narbe des eigentlichen Muskelansatzes auf der Innenseite napfförmiger Gehäuse nicht erkennbar, die Linie aber deutlich ausgebildet, an der der Eingeweidesack mit dem apikalen Gehäuseteil rundum verankert war, wie z.B. bei *Lepeta caeca*, bei verschiedenen Arten von *Acmaea* und *Cocculina reticulata*. Der Mantel bei Fissurelliden, Patelliden, Siphonariiden und Ancyliiden ist nur im Bereich des Napfrandes frei, während er über dem Kopf und über dem Fuß vollständig der Schale ansitzt. Über dieser Mantelverankerung im apikalen Gehäuseteil kann eine kallusartige Schalenschicht ausgebildet sein, die am Mantelansatz an die Schale endet. Diese Schicht, eine Verdickung der

Schale im Apexbereich, ist entweder glatt oder durch Runzeln und Unregelmäßigkeiten gegliedert. Riefen können aber auch sehr regelmäßig ausgebildet sein, wie z.B. bei manchen Individuen von *Acmaea antillarum*. Ein Steinkern einer solchen Schnecke sähe ähnlich aus, wie das als Steinkern erhaltene unter- bis mittelkambrische *Cambridium* (Abb. 76).

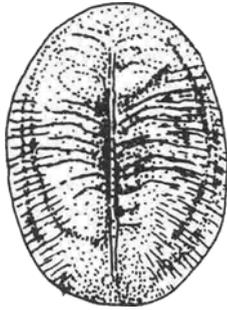


Abb. 76. Faltenmuster des Steinkerns von *Cambridium*, einer kambrischen napfförmigen Molluske. Ein solches Muster kann das Resultat von kallusartigen Ablagerungen sein, die im Schutz der Eingeweidesackverankerung im Gehäuseapex entstanden (Umgezeichnet nach KNIGHT & YOCHELSON, 1960, Fig. 50,6a).

Pattern of folds as in the cast of the shell of the Cambrian mollusc *Cambridium* is the result of mineral depositions that occur between shell surface and attached mantle.

Die Kallusmorphologie kann innerhalb einer Art sehr variabel sein und ist von Art zu Art sehr unterschiedlich, sodaß dieses Merkmal paläontologisch unbedeutend ist: Bei *Acmaea antillarum* findet man große Unterschiede bei verschiedenen alten Individuen. Junge und gerade ausgewachsene Individuen haben kaum einen Kallusanflug. Bei älteren Tieren ist oft ein sehr kräftiger Kallus entwickelt. Ein ökologischer Einfluß auf die Kallusmorphologie ist auch denkbar. Die mit *Acmaea antillarum* zusammenlebende, sehr ähnliche *Acmaea pustulata* besitzt kaum Kallus und die ebenfalls im gleichen Litoralbereich lebend *Collisella tranquebanica* ist hinsichtlich dieses Merkmals extrem variabel.

Mineralische Ablagerungen im abgeschlossenen Raum zwischen Schale und dem an ihr angeheftetem Eingeweidesack treten nicht nur bei napfförmigen Gastropoden auf, son-

dern sind auch bei manchen Cephalopoden und Muscheln. Die Gehäuse ausgewachsener Exemplare von *Nautilus* zeigen oft auf der Oberfläche des letzten Septums Kallusbildungen, die aus Runzeln, Wülsten und sogar aus von Kalkschichten abgedeckten Flüssigkeitskissen zusammengesetzt sein können. Bei *Sepia* tritt am Schulp des ausgewachsenen Individuums oft eine Abdeckung der Austritte der ersten Kammern durch organische und mineralische Ablagerungen ein (BANDEL & BOLETZKY 1979). Kalkschicht-überdeckte Flüssigkeitskissen, welche strukturell ganz ähnlich sind wie bei *Nautilus*, treten auch bei ausgewachsenen Individuen von *Mytilus edulis* häufig auf.

Die Runzelmuster der apikalen Gehäuseinnenaufgaben bei Napfschnecken, aber auch im Wohnkammerbereich ausgewachsener Cephalopodenklappen von Muscheln sind Bildungen der Mantelbedeckung des Eingeweidesackdaches. Doch lassen sich aus der Anordnung der Runzelmuster keine Rückschlüsse auf den Verlauf von Gewebesträngen oder Gefäßen im Mantelgewebe schließen, denn dazu sind diese Ablagerungen zu unregelmäßig und individuell zu verschieden ausgebildet. Eine Auswertung solcher Kallusbildungen zur Rekonstruktion von Weichteilen, wie sie in der Literatur manchmal erfolgt, muß also mit Vorsicht bewertet werden. Bei *Patella*, *Nautilus* und *Mytilus* ist die Gestalt der Körperoberfläche im Kontakt zum Kallus nicht abgeprägt worden. Das ist wohl auch bei den meisten fossilen Formen nicht anders.

Muskelnarben: Der Muskelansatz des Weichkörpers im napfförmigen Gastropodengehäuse ist ziemlich gleichartig ausgebildet. Der Eingeweidesack ist randlich an der Schale angeheftet, der Kopfbereich ist frei und wird von zwei Muskelbündeln bedient, die gerade hinter oder über ihm der Schale ansitzen. Bei Gastropoden sind es im wesentlichen zwei Muskeln, die nach hinten durch eine U-förmige Schlaufe verbunden sind. Die Muskeleindrücke des Hauptmuskelpaares sind vorne gelegen und zwischen ihnen befindet sich eine U-förmige Öffnung (Abb. 77). Bei den Siphonariiden ist der Eingang zur Mantelhöhle seitlich gelegen, daher

ist das U zwischen den beiden Muskeleindrücken hier an einer Seite unterbrochen. Alle anderen napfförmigen Archaeogastropoden, Neritaceen, Mesogastropoden und Opisthobranchier zeigen eine nach vorne geöffnete Ansatznarbe.

Bei rezenten wie auch fossilen Monoplacophoren, wenn sie der Definition YOCHELSON's (1978) genügen, die lautet: "bilateral-symmetrische, breit-napfförmige Schale, welche deutlich mehrfache Muskeleindrücke aufweist", ist die Anheftung des Weichkörpers an die Schale durch eine ganze Reihe voneinander geschiedener paariger Muskeln gebildet. Damit ist eine Unterscheidung von Monoplacophoren und Gastropoden nicht schwierig, wenn die Muskelnarben erhalten sind. Bei ersteren müßte ein Steinkern mit seriellen, paarigen Muskelnarben vorhanden sein und bei letzteren zwei Narben mit einer mehr oder weniger deutlichen U-förmigen Verbindung zwischen beiden. Die meisten napfförmigen Gehäuse fossiler Mollusken zeigen jedoch keine Muskelansätze, wie YOCHELSON (1978) darlegte. Leider ist es auch bei den paläozoischen Monoplacophoren mit Ansatznarben nicht so einfach. HORNY (1965) unterteilte die paläozoischen Monoplacophoren nämlich in zwei Gruppen. Die erste dieser Gruppen besitzt seriell angeordnete Muskeleindrücke, wie sie bei rezenten Monoplacophoren auftreten. Die zweite Gruppe zeigt einen ringförmigen oder fast ringförmigen, d.h. U-förmigen Muskelansatz oder ein Muskelpaar. Zur letzteren Gruppe gehört auch *Archaeopruga*, eine silurische, napfförmige Molluskenschale, mit zwei langen Muskeleindrücken auf jeder Seite der Schale nahe dem Aperturrand (Abb. 77). HORNY (1963) nimmt an, daß auch die Weichteile dieses Tieres keine oder fast keine Metamerie besaßen und daß es sich dennoch um eine Monoplacophore handelte, da keine Asymmetrie des Gehäuses festgestellt werden konnte (Apex ist korrodiert).

POJETA & RUNNEGAR (1976) stellen eine Verbindung zwischen ordovizischen bis devonischen, den Monoplacophoren zugeordneten, napfförmigen Molluskengehäusen mit rundem, paarigem oder U-förmigem Muskeleindruck

(*Cyclomya*) zu unterkambrischen Helcionellen her. Da bei letzteren aber keine Muskeleindrücke bekannt sind, ist eine solche Verbindung zweifelhaft. Es muß hierbei offen bleiben, ob unterkambrische Napfgehäuse ohne Muskelnarbenerhaltung wirklich Monoplacophoren waren. Helcionellacea könnten nach Ansicht von YOCHELSON (1978) eine eigene Klasse der Mollusken darstellen. BATTEN, ROLLINS & GOULD (1967) äußerten die Meinung, daß hochkonische Monoplacophoren mit eingerolltem Apex und runder oder U-förmiger Muskelnarbe die Vorfäter der Gastropoden darstellen. Diese Formen gibt es erst vom oberen Kambrium an.

Muskelnarben bei rezenten Gastropoden sind individuell oft sehr unterschiedlich ausgebildet. Bei der rezenten *Fissurella nimboza* etwa, ist eine U-förmige Muskelnarbe sehr deutlich in die Schale eingetieft. Bei der verwandten Art *Fissurella nodosa* dagegen ist ein Abdruck kaum sichtbar. Adulte Individuen von *Hemitoma octocardiata* zeigen manchmal sehr deutliche Muskelnarben (Abb. 77), andere, gleichalte Individuen weisen nur schwache Narben auf. Das gleiche gilt auch für *Diodora listeri*. Ähnliche Unterschiede in der Ausbildung des Muskeleindruckes können auch bei Mesogastropoden festgestellt werden. So besitzt *Hipponix antiquatus* meist eine sehr deutliche Muskelnarbe, während man sie bei *Capulus hungaricus* meist vergeblich sucht.

Bei vielen Patellen ist die U-förmige Narbe zudem in regelmäßiger Weise in einzelne eckige Felder unterteilt. Das kann zu Erscheinungsformen führen, die den Eindruck von Metamerie vortäuschen (Abb. 77). Hier findet eine Konzentration von Muskelfasern im über dem Fuße gelegenen Anheftungsband des Eingeweidesackes in regelmäßiger Weise statt, die eine serielle Anheftung von Muskeln wie sie bei Monoplacophoren auftritt, vortäuschen kann.

Position des Apex im Gehäuse: Der Lage des Apex im napfförmigen Gehäuse von Mollusken messen RUNNEGAR & JELL (1976) eine große Aussagekraft zu, indem sie sie als vornehmliches und einzig durchlaufend vorhandenes

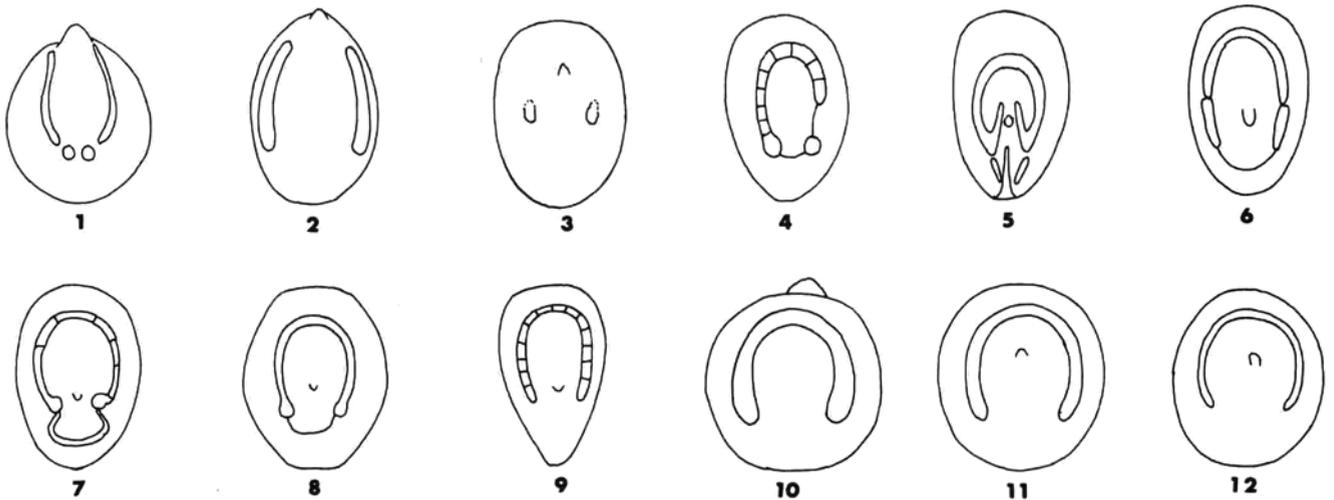


Abb. 77. Muskelnarben bei rezenten und fossilen napfförmigen Molluskengehäuse: 1) *Archinacella* (nach KNIGHT & YOCHELSON, 1960); 2) *Archaeopraga* (nach HORNY, 1963); 3) *Cocculina* cf. *spinigera*; 4) *Siphonaria pectinata*; 5) *Hemitoma octoradiata*; 6) *Fissurella nimboea*; 7) *Acmaea antillarum*; 8) *Patella caerulea*; 9) *Ancistromesius mexicanus*; 10) *Hipponix antiquatus*; 11) *Tylodina* sp.; 12) *Lepetella* sp..

Muscle scars and tissue attachment lines in recent and fossil limpet-like mollusk shells.

Merkmal zur Diagonose der Monoplacophoren-Ordnung Cyrtoneilliida und Tryblidiida werten. Bei Cyrtoneilliden soll der Apex zur Mitte hin verlagert, bei Tryblidiiden dagegen immer vorne gelegen sein, wie es auch bei den rezenten Monoplacophoren der Fall ist. Ein Blick auf die Gastropoden zeigt, daß hiermit wohl eine Überbewertung dieses Merkmales stattgefunden hat: BERGMADSEN & PEEL (1978) bilden unter dem Gattungsnamen *Kalbyella* und RUNNEGAR & JELL (1976) unter dem Namen *Helcionopsis* ein Gehäuse ab, welches hinsichtlich seiner Gestalt und Skulptur der rezenten *Phenacolepas* recht ähnlich ist (Abb. 78). Wie bei *Phenacolepas* sind Muskelabdrücke auf dem Steinkern (Gehäuseinnenseite) nicht sichtbar und der Apex überragt den schmalen Schalenrand an einer Seite. Die Skulptur besteht aus radialen und konzentrischen Rippen. Es kommt noch hinzu, daß die Abbildungen in Fig. 4 von BERGMADSEN & PEEL und von Fig. 9A, 8-9 von RUNNEGAR & JELL zeigen, daß das Gehäuse nur annähernd symmetrisch ist und der Apex eine schwache Einkrümmung nach links aufweist (Abb. 78). Wäre also *Kalbyella/Helcionopsis* nicht kambrischen Alters, sondern jünger, so würde man diese Fossilien, deren frühontogenetische Schalenteile nicht erhalten sind, auf Grund der Gehäuseähnlichkeiten ohne weiteres auch zu den *Phenacolepadiden* stellen

können.

Der Apex soll hier, wie allgemein, bei Tryblidiiden, nach vorne weisen, wie bei den rezenten Monoplacophoren *Vema* und *Neopilina* und nicht nach hinten, wie bei *Phenacolepas*. Bei *Kalbyella/Helcionopsis* ist die Entscheidung, ob der Apex vorne oder hinten lag, in das Ermessen des Bearbeiters gestellt und davon abhängig, ob man zur Rekonstruktion der Weichteile eine Monoplacophore vom Typ der rezenten Formen heranzieht oder eine Gastropode. Nimmt man letztere, so bleibt immer noch unklar, was denn vorne und was hinten ist an diesem Fossil, denn es gibt hier beide Möglichkeiten. Zieht man allerdings altpaläozoische Monoplacophoren mit in die Überlegungen zur Rekonstruktion ein, und zwar nur solche Formen, die sich durch die Erhaltung von seriellen Muskeleindrücken eindeutig als solche ausweisen, so findet man auch hier Formen mit den verschiedensten Apexlagen (KNIGHT & YOCHELSON 1960).

Bei *Phenacolepas* treten auch Arten auf, deren Apex näher an der Mitte liegen als bei *P. hamillei*. *Patella caerulea*-Jugendstadien aus dem Mittelmeer besitzen ein Gehäuse, dessen Apex sich über dem Kopf aufwölbt, also vorne gelegen ist. Bei ausgewachsenen Tieren ist der Apex dann in

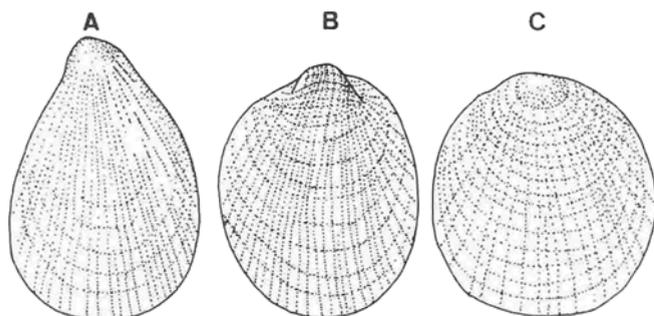


Abb. 78. Die Gehäuse von *Kalbyella* (A) aus dem Kambrium, der rezenten *Phenacolepas* (B) aus der Karibischen See und der Monoplacophore *Vema* (C) aus dem Pazifik zeigen große Ähnlichkeiten hinsichtlich der Gehäusegestalt. Das macht es praktisch unmöglich, eine systematische Einordnung durchzuführen, wenn nicht andere Merkmale hinzukommen.

The conchs of *Kalbyella* (A) from the Cambrian, the recent neritacean *Phenacolepas* (B), and the recent monoplacophore *Vema* (C) are very similar in shape and sculpture and can not be used to differentiate these molluscs from each other without the aid of further data.

der Mitte gelegen. Bei *Patella*, *Helcion*, *Lottia* sowie auch *Propilidium* liegt der Apex oft vorne, bei den meisten Patelliden liegt er im mittleren Gehäusebereich und bei vielen Vertretern der Gattung *Acmaea* oder auch bei *Cocculina* ist er nach hinten gebogen. Die Apexlage ist hier sowohl innerhalb der Ontogenese einer Art als auch bei nahe verwandten Arten unterschiedlich entwickelt. Das zeigt deutlich, daß die Lage des Apex als Merkmal zur systematischen Beurteilung eines Fossils wenig Aussagekraft besitzt.

Frühontogenetisches Gehäuse: Die Literaturangaben über frühontogenetische Gehäuse rezenter Monoplacophoren sind widersprüchlich. Nur von *Neopilina* ist von LEMCHE (1957) eine Anfangswindung beschrieben worden. Der Abbildung LEMCHE's zufolge besteht diese aus 2,5 konvoluten, spiraligen Windungen, die der vorne gelegenen Schalen Spitze aufsitzen. Danach wäre *Neopilina* mit einem rechtsgewundenen Gehäuse versehen (Abb. 79). Es bleibt ungelöst, in welcher Weise das jugendliche Tier von *Neopilina* das Gehäuse über seinem Fuß getragen hat und LEMCHE & WINGSTRAND's (1959) Interpretation der Verhältnisse ist keineswegs die

einzigste Möglichkeit (Abb. 79). GÖTTING (1980) sieht in der spiraligen Anfangswindung des Gehäuses von *Neopilina* ein Verbindungsglied der Monoplacophoren zu den Gastropoden. MCLEAN (1979) dagegen stellt zur Diskussion, daß MENZIES (1968) von kleinen Gehäusen einer unbestimmten Art von *Neopilina* einen kugeligen Apex beschrieb. Das frühontogenetische Gehäuse der rezenten Monoplacophoren ist also noch nicht zweifelsfrei bekannt.

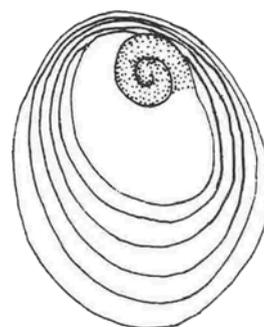


Abb. 79. Das frühontogenetische Gehäuse von *Neopilina galathea*, wie es von LEMCHE (1957) dargestellt und beschrieben wurde, ist trochospiral aufgewunden.

The early shell of the conch of *Neopilina galathea*, as presented by LEMCHE (1957), is trochospirally coiled.

Für paläozoische Monoplacophoren ist der Kenntnisstand keineswegs besser. PROJETA & RUNNEGAR (1976) beschrieben das frühontogenetische Gehäuse paläozoischer Monoplacophoren als bilateralsymmetrisch und gebläht-gerundet. Als Beleg bildeten sie das Gehäuse einer Art der mittelordovizischen Gattung *Macroscenella* ab. Die Anfangswindung ist hier noch recht gut sichtbar, die Details sind aber auf Grund der Umkristallisation der Schale nur schlecht zu erkennen. Der Vergleich mit einer napfförmigen Archaeogastropode zeigt jedoch, daß dieses ordovizische Fossil sehr gut einer Gastropode zugerechnet werden könnte. Das Primärgehäuse würde dann etwa 0,3 mm im Durchmesser aufweisen. Die eingefaltete Flanke des Primärgehäuses ist auf der Abbildung (Taf. 15/4) des Fossils durchaus noch auszumachen (Abb. 80).

Das frühontogenetische Gehäuse der Monoplacophoren kann also noch nicht als

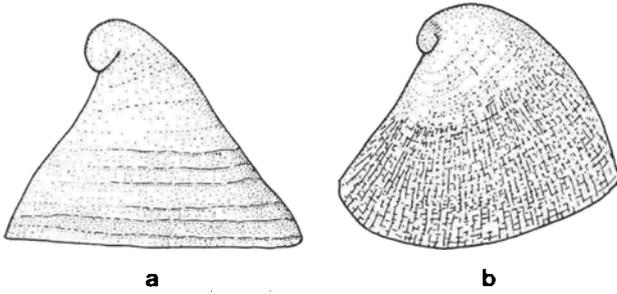


Abb. 80. Das frühontogenetische Gehäuse der mittelordovizischen *?Macroscenella* (A) (umgezeichnet nach POJETA & RUNNEGAR, 1976) mit 2,6 mm hohem Gehäuse und *Cocculina* cf. *spinigera* (B) aus dem tiefen Wasser vor der amerikanischen Ostküste mit 1,3 mm hohem Gehäuse sind einander recht ähnlich. Es muß also offen bleiben, ob *?Macroscenella* eine Monoplacophore war, wie RUNNEGAR & POJETA annehmen, oder ob es sich um eine Archaeogastropode handelte.

The great similarity of the early ontogenetic shell of *?Macroscenella* (A) and *Cocculina* cf. *spinigera* (B) casts doubt on the placement of the former into the monoplacophores.

Unterscheidungsmerkmal herangezogen werden, um Gastropoden und Monoplacophoren voneinander zu trennen. Bei den Gastropoden sind die Verhältnisse günstiger. Das soll mit einigen Beispielen belegt werden.

Phenacolepas besitzt ein sehr typisches frühontogenetisches Gehäuse der Neritaceen mit freier Larvalphase. Als Besonderheiten, die dieses Gehäuse von denen der anderen Gastropoden abhebt, sind die Anwachsstreifung des napfförmigen Sekundärgehäuses zu nennen, welches tief in das Tertiärgehäuse eingesenkt ist (Abb. 81). Das von der planktonischen Larve gebildete Tertiärgehäuse ist stark konvolut eingerollt und daher fast kugelig in seiner Gestalt (Taf. 21/7).

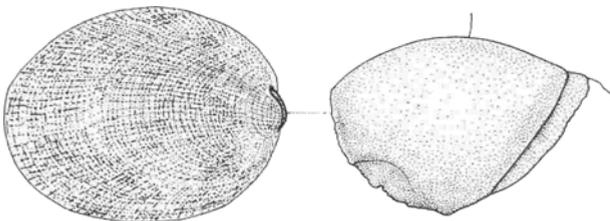


Abb. 81. Das Larvalgehäuse von *Phenacolepas* ist in das Adultgehäuse eingesenkt.

The larval shell of *Phenacolepas* is partly encrusted by the adult shell.

Die charakteristische Gestalt des Pa-tellaceen-Primärgehäuses unterscheidet sich deutlich von der von *Phenacolepas* (Kapitel 2.4). Bezeichnend ist die vom Sekundärgehäuse deutlich abgesetzte, fast oder ganz planispiralige, beinahe eine Windung umfassende Primärschale auf die unmittelbar, ohne Zwischenschaltung einer "Larvalschale", das konische Gehäuse des kriechenden Tieres folgt (Abb. 26).

Mesogastropoden mit napfförmiger Gestalt besitzen einen eingerollten Anfangsteil, der je nach der Art der Entwicklung der Larven ausgebildet ist. Als Beispiel sollen zwei Arten der Gattung *Hipponix* herangezogen werden. Bei *Hipponix conicus* folgt auf das Primärgehäuse mit feinem Netzwerk-muster ein Sekundärgehäuse (=Larvalgehäuse) mit spiralstreifiger Skulptur (Abb. 82a). Primär- und Sekundärgehäuse sind beide deutlich trochoform im Gegensatz zur napfförmigen Adultschale. Fällt die planktonische Phase aus, wie dies bei *Hipponix antiquatus* der Fall ist (BANDEL 1975), dann ist der napfförmigen Adultschale nur eine Windung des Primärgehäuses aufgesetzt. Diese eine Windung ist aber deutlich von der der Neritaceen und Archaeogastropoden unterschieden (Abb. 82b).

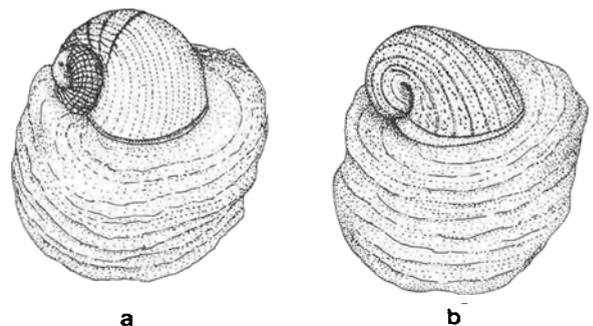


Abb. 82. a) *Hipponix conicus* besitzt ein trochospirales Embryonal- und Larvalgehäuse. b) Bei *Hipponix antiquatus* folgt auf das trochospirale Embryonalgehäuse gleich das napfförmige Adultgehäuse.

Hipponix conicus (a) shows a trochospiral embryonic and a differently sculptured larval shell, while *Hipponix antiquatus* (b) possesses only an embryonic shell before the limpet-like adult shell forms.

Bei marinen Pulmonaten, wie etwa *Williamia krebsii*, die eine freie larvale Entwicklungsphase besitzen, ist die Anfangswindung links gewunden (Abb. 83). Das Adultgehäuse ist dann fast oder ganz symmetrisch. Das Primärgehäuse (=Embryonalgehäuse) ist vom Sekundärgehäuse (=Larvalgehäuse) durch Anwachsstreifen getrennt. Das Gehäuse einiger *Aeroloxus*- und *Ancylus*-Arten (Pulmonaten), die im Süßwasser leben, weist allerdings keine aufgewundenen Anfangswindungen mehr auf, sondern sind von Anfang an napfförmig. Es gleicht in dieser Hinsicht sehr den Gehäusen der altpaläozoischen Helcionellaceen, die RUNNEGAR & JELL (1976, Fig. 11) abbilden (Abb. 84).

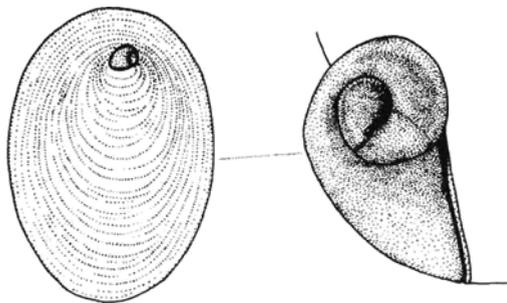


Abb. 83. Das Embryonal- und Larvalgehäuse von *Williamia krebsii* ist linksgewunden trochospiral.

The embryonic and larval shell of *Williamia krebsii* is coiled to the left.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß napfförmigen Gastropoden, deren Entwicklung über eine freischwimmende Larve

erfolgt, eine typische Anfangswindung bzw. typische Anfangswindungen besitzen, die es erlauben, ihren Besitzer systematisch einzuordnen. Bei Arten, deren Embryonalentwicklung vollständig im Ei abgeschlossen wird und die als kleine Napfschnecken kriechend schlüpfen, ist eine solche Unterscheidung auf Grund dieses Merkmals nicht, oder nur mit Unsicherheit behaftet, zu treffen. Es scheint sogar so zu sein, daß einige der primitivsten Mollusken (Helcionellaceen) sich hierin nicht von weit abgewandelten und in der Entwicklungsgeschichte erst spät auftretenden napfförmigen pulmonaten Gastropoden (Ancylaceen) unterscheiden lassen.

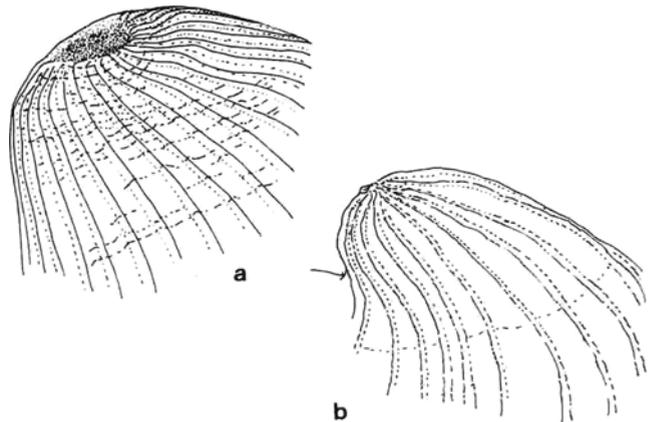


Abb. 84. Das Embryonalgehäuse der rezenten pulmonaten Gastropode *Ancylus* (a) unterscheidet sich nur geringfügig vom frühontogenetischen Gehäuse der mittelkambrischen Molluske *Yochelcionella* (b) (umgezeichnet nach POJETA & RUNNEGAR, 1976, Taf. 1).

The embryonic shell of the recent pulmonate gastropod *Ancylus* (a) is only slightly different from that of the Middle Cambrian mollusc *Yochelcionella* (b).

5 INDIVIDUALENTWICKLUNG UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE - ONTOGENY AND PHYLOGENY

5.1 DIE EMBRYONALENTWICKLUNG EINIGER AUSGEWÄHLTER HÖHERER GASTROPODEN - A SELECTION OF EMBRYONIC DEVELOPMENTS OF SOME HIGHER GASTROPODS

The embryonic and larval development of *Thais haemastoma* is quite representative for that of many marine Meso- and Neogastro-

pods with a planktotrophic larval stage. Many embryos develop within each egg capsule. The shell gland and the first shell form when there is no body opening. When the primary shell has grown to cover the whole visceral mass, foot with operculum, mouth, anus and retractor muscle have also developed. Now the shell detaches from the gland cells and only tissue shell attachment is made

by the functional retractor muscle. The shell is only thinly mineralized when the plankton feeding larva hatches. During its long planktonic life a larval (secondary) shell forms which shows growth lines and deep lobes at the aperture. Transitional larval organs as the large velum with its food groove, a larval heart and the light larval shell enable the animal to swim continuously and feed on phytoplankton. With change to benthic life, the mode of feeding changes drastically and larval organs are replaced by adult ones. A clearly different embryonic shell, larval shell and adult shell is found.

Littorina saxatilis spends its larval phase within the egg capsule feeding on grains of yolk. Here the shell gland forms on an embryo without body openings and with a trochospiral twist. When the shell covers the body, it detaches from the gland cells and is now attached to the soft body by tissue which later will become the retractor muscle. A complete intestine has formed and yolk feeding with help of the food groove of the velum enlarges the visceral mass more rapidly than shell can grow. Before the retractor muscle is differentiated and becomes functional the primary shell is mineralized and embryonic secondary shell is added with growth increments. A miniature adult hatches from the egg with only growth increments differentiating primary from secondary shell. A fair number of hatchlings show different shell shapes from trochospiral coiling but are selectively eradicated after hatching.

The embryos of *Viviparus viviparus* feed on liquid yolk present within the large egg capsules. Feeding starts in the trochophora stage through the primary body opening by ciliary action. Shell gland and secondary body opening (mouth) form afterwards. Food transport is then reversed in direction and the primary mouth becomes the anus. At early stages the thin primary shell detaches from the gland cells and is connected to the body tissue from outside the apertural rim by cells of the muscle mantle. Growth of the secondary shell is characterized by

increments and periostracal spines and mineralized shell. The muscle mantle attachment to the outside migrates back into the shell before the young hatch and a horse-shoe-shaped retractor muscle is differentiated and attached to the inner lip. The embryonic shell is very similar to the adult shell in shape and sculpture.

The embryos of *Buccinum undatum* and *Turbinella angulata* feed on nurse eggs. Here a mouth is differentiated together with the shell gland. When the shell has grown to cover the visceral mass gland cells do not detach from the shell margin but continue to secrete an elastic organic shell, which serves as nurse egg sac. Nurse eggs are swallowed as a whole and expand the visceral mass and the shell. *Buccinum* forms an anus before feeding starts, *Turbinella* forms it afterwards. After all nurse eggs have been devoured the tissue of the visceral mass slowly shapes the balloon-shaped nurse egg sac and the primary shell is lost (*Turbinella*) or folded (*Buccinum*) before a mineral cover is secreted. Secondary shell forms before the visceral mass is covered by a final shell, in extreme so in *Turbinella* where young hatch from the egg capsule before the visceral mass is totally covered by shell. Here an emergency shell is secreted and the egg mass provides additional shelter after capsule desintegration.

The fresh water pulmonates *Radix balthica*, *Succinea putris* and *Physa fontinalis* develop within egg capsules which are rich with liquid yolk. Here the mouth forms first in *Radix* or mouth and anus form at the same time in *Physa* and *Succinea*, before the shell gland is differentiated close to the cells of the anus. Before shell formation the gland cells are surrounded by a ring of muscle mantle cells which in the case of *Succinea* have closed over the gland. Thus, here first shell formed is internal. Gland cells detach from the primary shell, when only a tiny disc has formed and shell is mineralized. During growth of the secondary shell, characterized by increments, the tissue holds the shell from the outside through the muscle

mantle. Very late, shortly before hatching, this attachment is replaced by a retractor muscle, and before, in the case of *Succinea*, the cover of the muscle mantle opens above the shell and it becomes external.

Cepaea and related pulmonate land snails have embryos that develop in egg capsules with liquid yolk and a calcareous shell. The first stages of embryogenesis are very similar to those of the fresh water pulmonates. Again the muscle mantle develops before a shell is secreted and in some species may close over the shell gland. The shell is detached early from the gland cells, is held from the outside by the muscle and is mineralized early. Elaborate transitional body liquid pumps are developed in the split end of the foot, implemented by a fast beating larval heart. Shell-muscle attachment develops late, when the internal tissue organization is more or less adult like.

In *Arion*, a naked pulmonate, the shell remains internal and the muscle mantle cover of the gland cells remains closed. Body liquid pumping here is very conspicuous between a periodically contracted balloon-shaped foot end synchronous with the contraction of a large head balloon. Here the muscle mantle and the visceral mass below it are the only parts of the body that are torted and the shell has changed its function from a shelter to a calcium carbonate storage place.

5.1.1 THAIS HAEMASTOMA

Die Neogastropode lebt im flachen Küstenwasser des Karibischen Meeres und des Atlantiks als Molluskenräuber. Sie reproduziert bei günstiger Ernährungslage mehrere Male im Jahr Gelege, die aus 50 - 120 einzelnen Eikapseln bestehen (D'ASARO, 1966, BANDEL, 1976). Die stäbchenförmigen Kapseln enthalten 150 bis 800 Eier. Die Anzahl der Eier ist von der Größe und der Ernährung des Weibchens abhängig. Alle Eier entwickeln sich.

Entwicklung bis zum Schlüpfen: Die Furchung der Eier ist ungleich und führt zur Bildung einer von der animalen Keimscheibe umwachsenen, mit Dotterzellen gefüllten Kugel (Stereoblastula), ähnlich wie bei *Littorina saxatilis* (Abb. 88), jedoch rascher (in 4 Tagen). Die anfangs runde, von einer geschlossenen Zellschicht (Ektoderm) umhüllte Dotterkugel flacht an einer Seite dort ab, wo sich Zellen der Keimhülle zu Mantelzellen umbilden. Auf Grund der starken Zellvermehrung wölbt sich dieser Bereich rasch in den Keim ein. Gleichzeitig bildet sich ein Wimperkranz (Prototroch) mit dessen Hilfe der längliche Embryo in der Kapsel flüssigkeit rotiert. Der Körper beginnt sich bereits trochoform einzukrümmen.

Der Wimperkranz bildet sich in zwei Velarlappen um. Zur gleichen Zeit wird durch eine Ausdehnung der Körperoberfläche durch Innendruckerhöhung die Mantelregion gestreckt und scheidet während des Auseinanderrückens den ersten Teil des Primärschälchens aus (am 6. Entwicklungstag) (Abb. 85). In den folgenden drei Tagen rückt der Mantelrand über den trochospiralig eingekrümmten und glatten Eingeweidetasch vor und scheidet das Primärgehäuse aus. Gleichzeitig beginnt das Wachstum des Fußes, die Ausscheidung des Operculums und die Eintiefung des Mundes zwischen Fuß und Velarlappen. Vor der Ablösung des Mantelrandes vom Primärgehäuserand hat sich ein Retraktormuskel gebildet, sodaß sofort nach Ablösung des Mantelrandes von der Schale der Weichkörper vollständig in das Gehäuse zurückgezogen werden und das Operculum die Öffnung verschließen kann.

Am 11. Tag wird die Primärschale durch eine sehr dünne Lage von Aragonitkristalliten von innen her mineralisiert und bräunlich verfärbt. Das Velum ist voll ausgewachsen und dient sowohl als Schwimmorgan als auch zur Aufnahme von Eiklar aus der Kapsel flüssigkeit. Die Mantelhöhle bildet sich, ein larvales Herz nimmt seine Funktion auf und der Enddarm öffnet sich in die Mantelhöhle hinein. Damit wird der Veliger schlüpfbereit. D'ASARO beobachtete, daß Veligerlarven von *Thais haemastoma* aus

Florida am 15. Tag ihrer Entwicklung schlüpfen, BANDEL dagegen fand, daß diese dazu in der Karibik von Kolumbien 24-28 Tage brauchen.

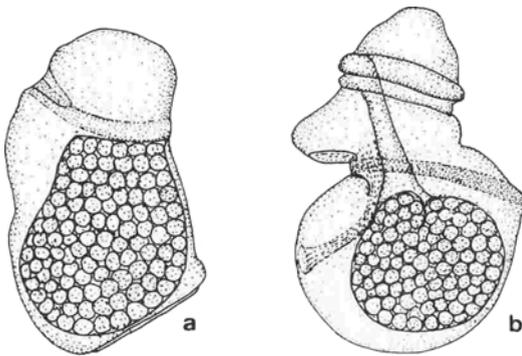


Abb. 85. *Thais haemastoma* - Embryonen in der Phase der Bildung des Primärgehäuses: a) Stadium der Entstehung der ersten Schalenkappe. b) Kurz vor der Ablösung des Primärgehäuserandes vom Schalenrand, Muskelstrang, Operculum und Vorderdarm haben sich bereits gebildet.

Embryos of *Thais haemastoma* during formation of the first shell cap (a) and shortly before shell detaches from gland cells (b).

Das Embryonalgehäuse: Der Unterschied in der Entwicklungsdauer zwischen Individuen aus Florida einerseits, und Kolumbien andererseits, wird erklärlich, wenn man die Gehäusegröße der Schlüpflinge in Betracht zieht. D'ASARO (1966) nennt einen Gehäusedurchmesser von 0,13 mm, während die karibischen Vertreter 0,24 mm große Embryonalgehäuse besitzen (BANDEL 1975a). Das Gehäuse weist eindreiviertel Windungen auf und ist in seiner Form kräftig gebläht, fast planispiralig und konvolut. Auf dem glatten Untergrund finden sich Tuberkel, deren Größe und Zusammensetzung in den verschiedenen geographischen Formen dieser Schneckenart etwas schwankt. Die Tuberkel sind aus 2 - 40 Knoten zusammengesetzt, wobei jeder Knoten einen Aragonitkristalliten enthält. Die Tuberkel sind zu Spiralstreifen organisiert. Anwachsstreifen zeigen den Zeitpunkt der Ablösung vom Mantelrand deutlich an und treten nur ganz kurz vor dem Rand der Apertur auf. Letztere ist breiter als hoch und ihre Außenlippe besitzt einen flachen Lobus, der ein wenig zur apikalen Seite hin verschoben ist. Der Ansatz zum Siphonalkanal ist ebenfalls bereits sichtbar. Das Gehäuse ist schwach mineralisiert.

Entwicklung bis zum Übergang zum Bodenleben:
D'ASARO (1966) fand, daß das Gehäusewachstum

gleich nach dem Schlüpfen wieder aufgenommen wird. Vom 9. Entwicklungstag an findet im Inneren der Eikapsel kein oder kaum Wachstum statt. Das Wachstum auf der Außenseite ist am stärksten und es bilden sich zwei tiefe Buchten, eine tiefere auf der umbilikalen Seite und eine etwas weniger tiefe auf der apikalen Seite.

Die Larve besitzt anfangs noch Dotterreserven, die in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen aufgebraucht werden. Es wird aber sofort nach dem Schlüpfen mit der Nahrungsaufnahme begonnen. Mit dem Zilienapparat des Velums werden Phytoplankton-Organismen gefangen und zum Mund geleitet. Hierzu ist eine besondere Nahrungsgrube neben den langen Zilien des Velumrandes entwickelt (FRETTER & MONTGOMERY 1968).

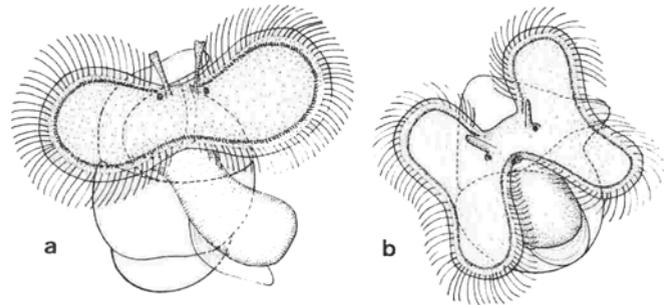


Abb. 86. Zwei typische planktonfressende Veligerlarven: a) *Petalocochus erectus* (Mesogastropode, Vermetide); b) *Ocenebra intermedia* (Neogastropode, Muricide) nach BANDEL 1975a).

Two characteristic plankton-feeding larva of *Petalocochus erectus* (a) and *Ocenebra intermedia* (b).

Während des Larvallebens wird das anfangs 2-lappige Velum vergrößert bis es schließlich 4-lappig geworden ist (RICHTER & THORSON 1975). Das Velum dient nicht nur als sehr brauchbares Organ des Nahrungserwerbes, sondern auch als fähiges Lokomotionsorgan. SCHELTEMA (1971) errechnete aus Planktonfängen im offenen Atlantik, daß *Thais haemastoma*-Larven erst nach etwa zweimonatigem Aufenthalt im Plankton bereit sind, ins benthonische Leben überzugehen. Wenn sich hierfür ein geeignetes Biotop anbietet, so nehmen sie ihre kriechende Lebensweise auf. Dabei wird das Velum resorbiert und das Larvalgehäuse massiv verkalkt. Nach langen Wachstumsstopp

tritt der erste Gehäusebau im Stil des erwachsenen Tieres auf. Ist kein geeignetes Substrat für den Übergang zum Bodenleben vorhanden, kann die Larve noch etwa einen weiteren Monat im Plankton verbleiben. Während dieser Zeit wird am Gehäuse nichts verändert.

Die Larvalschale: Das Gehäuse einer ausgewachsenen Larve von *Thais haemastoma* ist in Textfigur 87 dargestellt. Das Gehäuse wurde bereits von SCHELTEMA (1971) sowie vor RICHTER & THORSON (1975) beschrieben. Neben dem Primärgehäuse (=Embryonalgehäuse) hat die Larve noch ein vier Windungen umfassendes Sekundärgehäuse sezerniert. Die gerundeten Windungen nehmen rasch im Durchmesser zu. Sie sind von Radiärrippen bedeckt, die anfangs von einer, auf der dritten Windung von zwei und auf der letzten Windung von vier Spiralleisten gekreuzt werden. Die Außenlippe der Mündung trägt einen weit vorspringenden eckigen Larvalhaken. Das Gehäuse ist vornehmlich organisch, in den Rippen und als dünne Innenlage sind aragonitische Kristallite ausgebildet.

5.1.2 LITTORINA SAXATILIS

Die im Spritzwasserbereich lebende Mesogastropode *Littorina saxatilis* der Oosterschelde (Nordsee) trägt das aus vielen Kapseln zusammengesetzte Gelege in einer Brutkammer. Embryonen unterschiedlicher Entwicklungsstufe sind darin enthalten. FRETTER & GRAHAM (1962, Fig. 187) haben die Lage des Eikapselklumpens im Endabschnitt des Eileiters (über dem Nacken des Tieres) abgebildet. Jede etwas oval eiförmige und etwa 0,42 mm breite Eikapsel enthält ein etwa 0,2 mm großes Ei, welches von einer feinkörnigen Dotterhülle umkleidet ist (Abb. 88).

Entwicklung bis zur Fertigstellung des Primärgehäuses: Bei der Furchung bilden sich am animalen Pol (oben) kleine, protoplasmareiche Zellen, die sich rasch teilen und am vegetativen Pol große, dotterreiche Zellen, die sich langsam teilen. Die Zellen des animalen Pols umwachsen die Dotterzellen und treffen schließlich mit ihren

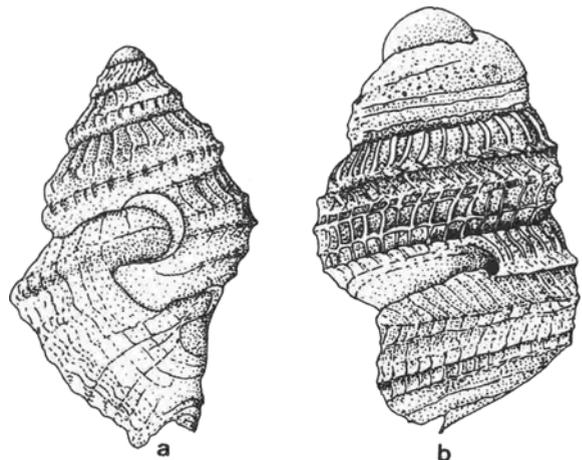


Abb. 87. Die Gehäuse planktonfressender Prosobranchierlarven besitzen eine typische Gestalt, die sowohl vom Embryonalgehäuse (hier erste Windung), wie auch vom Gehäuse des bodenlebenden Tieres deutlich abgesetzt sind. Das zeigen die Larvalgehäuse von *Thais haemastoma* (a) mit erstem Ansatz des Adultgehäuses und von *Cerithium litteratum* (b) (Mesogastropode) aus der Karibischen See.

The conch of plankton-feeding prosobranch larvae shows characteristic shape and sculpture different from that of the embryonic shell and the adult shell. a) *Thais haemastoma*; b) *Cerithium litteratum*.

Rändern am animalen Pol aufeinander und die Zellhülle schließt sich hier (am Blastoporus). Danach streckt sich der Embryo und es tritt eine Abplattung an einer Schmalseite auf, die durch die Einwölbung dotterhaltiger Entodermzellen entsteht. Im Anschluß krümmt sich der Embryo, sodaß die spiralige Einrollung bereits in diesem frühen Stadium erfolgt, indem er noch nicht viel mehr darstellt, als einen von einer Zellschicht des Ektoderms umhüllter Dottersack.

In der nächsten Entwicklungsstufe bilden sich drei Ausbeulungen am Vorderteil, die zu den beiden Velumflügeln sowie zum Fuß auswachsen. Auf der dem Kopfbereich gegenüberliegenden Oberfläche des Eingeweidesakkes differenzieren sich nun Ektodermzellen zu Mantelzellen um, indem sie sich rasch teilen und langgestreckt hohe Gestalt annehmen. In der Folge erhöht sich der Innendruck des Embryos und seine Körperoberfläche wird ausgeglättet. Das Mantelgewebe wird dabei ringförmig auseinandergezogen und

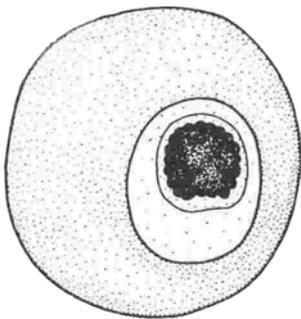


Abb. 88, *Littorina saxatilis*-Eikapsel in deren Inneren sich der Embryo in der der Trochophoraphase entsprechenden Entwicklungsstufe befindet. Der gerundete Keim ist völlig mit dotterreichen Zellen gefüllt.

Egg capsule of *Littorina saxatilis* holding one embryo in the phase of a trochophora with yolk rich cells.

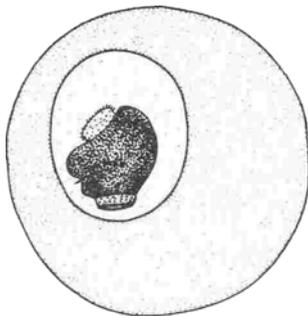


Abb. 89, *Littorina saxatilis*-Eikapsel mit Embryo der begonnen hat, ein erstes Schälchen abzuscheiden. Außerdem zeigt sich die Auswölbung des Fußes mit Operculum sowie ein kleines Velum. Mit der Nahrungsaufnahme ist noch nicht begonnen worden.

Egg capsule of *Littorina saxatilis* with embryo that has started to produce the first shell and has developed a foot and operculum as well as a small velum. It does not yet feed.

scheidet gleichzeitig ein erstes organisches Schälchen aus (Abb. 89). Zugleich treten auf beiden Velumflügeln kurze Zilien in Erscheinung und der Fuß scheidet ein Operculum ab. Der Ring der Mantelrandzellen vergrößert sich zunehmend und umwächst so den trochospiralig gekrümmten Eingeweidesack. Gleichzeitig scheiden die Mantelrandzellen das Schälchen aus, welches in den Drüsenzellen des Mantelrandes seine Verankerung zum Weichkörper findet. Die Velarzilien vergrößern sich und der Embryo beginnt zu rotieren. Zwischen Velumflügeln und Fuß entsteht der Mund und der Vorderdarm bildet eine Röhre in den Körper hinein.

Sobald der Eingeweidesack vollständig vom Mantelgewebe umwachsen ist, löst sich der Mantelrand vom Schalenrand ab. Ein deutlicher Muskelstrang, der das Gehäuse mit dem Weichkörper verbindet, ist noch nicht auszumachen, doch der Eingeweidesack ist auf der rechten Mitte des Gehäuseendes mit der Schale verbunden. Nun beginnt auch die Aufnahme von Dotterplättchen aus der Dotterschicht der Eikapsel. Das Tier kann sich nicht in die Schale zurückziehen, weil der Eingeweidesack die Schale schon fast vollständig ausfüllt, noch ehe die Aufnahme des Dotters richtig angefangen hat.

Entwicklung des Sekundärgehäuses bis zum Schlüpfen: Schon kurz nach der Ablösung des Mantelsaumes vom Gehäuseerand und fast ohne Unterbrechung wird das Gehäuse weiter vergrößert. Nun bildet sich die durch deutliche Anwachsstreifung gekennzeichnete Sekundärschale. Gleichzeitig wird die Primärschale durch eine Aragonit-Kristallschicht mineralisiert und unterlagert. Wuchsinkremente am Aperturrand sind im folgenden verkalkt. Daneben tritt eine deutliche Vertiefung im Bereich zwischen Kopf und Mantelrand auf und hier bildet sich die Mantelhöhle. Es treten auch klar erkennbare Muskelfasern in Erscheinung, die dort an der Schale ansetzen, wo vorher nur eine Gewebeanheftung des Mantels zu beobachten war. Die Embryonen beginnen auf Störungen durch Rückzug in das Gehäuse zu reagieren (Abb. 90).

Unter fortwährender Dotteraufnahme scheidet der Embryo noch 1,5 Schalenwindungen des Sekundärgehäuses aus, ehe die Dotterreserven der Eikapsel erschöpft sind. Mantelhöhle, Kiemen, Enddarmmündung und Augen treten in Erscheinung und das Velum wird resorbiert. Nach mehrmonatiger Entwicklung im Winter ist der Embryo zum adult-ähnlichen Jungtier herangewachsen und verläßt die Eikapsel und die Bruthöhle der Mutter.

Ein recht hoher Prozentsatz der Embryonen entwickelt sich aberrant (THORSON, 1946). Bei Gelegen von der Oosterschelde sind neben gestreckten Gehäusen auch offen

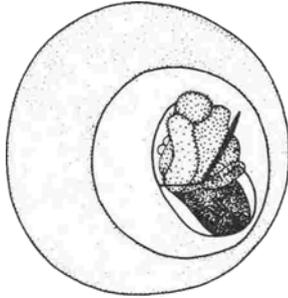


Abb. 90, *Littorina saxatilis*-Eikapsel mit Embryo, dessen Mantelrand sich vom Schalenrand gelöst hat und der mit der Nahrungsaufnahme begonnen hat. Die Dotterpartikelchen werden mit Hilfe des Velums zum Mund geführt. Der Körper ist mit der Schale durch einen Muskel verbunden.

Egg capsule of *Littorina saxatilis* with embryo in which shell margin and mantle cells have become detached from each other and tissue shell are now connected to each other by a muscle only. Yolk feeding has started.

aufgerollte Gehäuse vertreten (Abb. 91). An einem Individuum mit offen aufgerollter Gehäusegestalt, welches in seiner Entwicklung fast den Zeitpunkt des Schlüpfens erreicht hatte, ließ sich erkennen, daß dieses Tier sich völlig normal entwickelt hatte und offensichtlich lebensfähig war. Der Körper ist hier gestreckt, der Eingeweidessack nicht eingerollt und die U-förmige Verbiegung des Darmes dennoch vollzogen. Das schlüpfende Tier sollte also lebensfähig sein, wird jedoch nach dem Schlüpfen in der Natur ausgemerzt.

Das Embryonalgehäuse: Das Gehäuse des Schlüpfhings wurde von BANDEL (1975, Fig. 9-11) beschrieben und abgebildet. Der napfförmige Gehäusebeginn (Protoconch) ist 0,12 - 0,14 mm breit und zeigt oft eine feine Runzelung sowie konzentrische und radiale Verfaltung. Das Ende des eine halbe Gehäusewindung umfassenden Primärgehäuses setzt sich von dem folgenden Sekundärgehäuse durch den Beginn von Anwachsstreifung ab. Die glatt erscheinende Oberfläche zeigt bei hoher Vergrößerung ein feines Furchenmuster, welches ein Netzwerk bildet, dessen 1 - 4 µm weite Maschen von flachen Wülsten eingenommen werden. Das Sekundärgehäuse hat feine, regelmäßig Anwachsstreifen, ist meist glatt und hat manchmal ganz feine, schwache Spiralstreifen. Es ist beim Schlüpf-

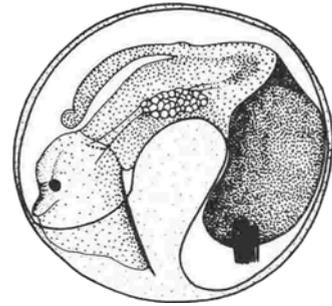


Abb. 91, *Littorina saxatilis*-Eikapsel mit fast schlüpfbereitem aberranten Embryo, der eine offen aufgerollte Schale trägt. Der dottergefüllte Eingeweidessack ist mit einem Muskel am Gehäuse verbunden. Der Darm sowie die Nieren sind erkennbar. Der Enddarm endet in der Mantelhöhle.

Littorina saxatilis egg capsule with aberrant embryo ready to hatch. The shell is openly coiled, a retractor muscle and the mantle cavity are present. Upon hatching the animal is able to live but is eradicated by selection.

fen zwischen 0,4 und 0,5 mm groß. Das Adultgehäuse hebt sich durch eine sehr kräftige Anwachsstreifung vom Embryonalgehäuse ab, ist anfangs von diesem, hinsichtlich seiner Skulptur, kaum unterschieden.

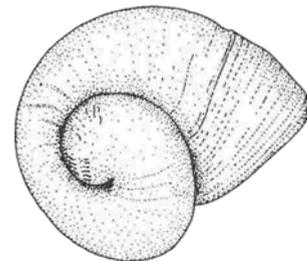


Abb. 92. Embryonalgehäuse und erster Bereich des Adultgehäuses von *Littorina saxatilis*. Bis zur ersten Anwachsstreifung, die nach einer halben Windung auftritt, war das Gehäuse fest mit dem Mantelrand verbunden (Primärgehäuse). Danach wurde es vom freien Mantelrand noch im Eikapselinneren gebildet (Sekundärgehäuse) ehe es in gleicher Weise vom geschlüpften Tier sekretiert wurde. Der Schlüpfzeitpunkt ist durch starke Anwachsstreifung gekennzeichnet.

Embryonic shell and first portion of the adult shell of *Littorina saxatilis* can be differentiated by the intensity of growth line patterns. The half whorl secreted when the shell edge was attached to the gland cells shows no growth lines. Thus primary smooth shell can be differentiated from secondary shell with increments of growth visible.

5.1.3 VIVIPARUS VIVIPARUS

Der Süßwasser-Mesogastropode *Viviparus viviparus* aus den Niederlanden behält seine Eier im Schutz einer Brutkammer, die neben der Mantelhöhle gelegen ist und zu der der erweiterte Teil der Gebärmutter wird. Die Embryonen ernähren sich von einer eiweißhaltigen Flüssigkeit, die in großen, weichen Eikapseln enthalten ist. Ein Weibchen trägt in der Regel Embryonen unterschiedlicher Entwicklungsstufen in seiner Brutkammer. Die Embryonalentwicklung wurde von OTTO & TÖNNIGES (1906) und DAUTERT (1929) bereits beschrieben, wobei allerdings der Schalenbildung wenig Aufmerksamkeit gewidmet wurde.

Embryonalentwicklung: Die Eier sind kleiner als 0,03 mm und dotterarm. Die Zellteilung verläuft sehr gleichförmig, am animalen Pol in gleicher Weise wie am vegetativen Pol des Keims. Es bildet sich eine geschlossene Zellkugel, die schon vom 24-Zellen-Stadium an eine Hohlkugel ist. Mit dem 32-Zellen-Stadium flacht sich der Keim am vegetativen Pol (unten) ab, bläht sich auf und die Zellen dieses Bereichs wachsen nach innen. So entsteht eine radialsymmetrische Gastrula, deren Urmund offen bleibt und die nur aus zwei Zellschichten, dem Ektoderm und Entoderm besteht (Abb. 93). Durch den Urmund nimmt der Keim Nährflüssigkeit auf und vergrößert sich rasch um das 10fache. Auf der Außenseite des Keimes, etwas zum animalen Pol hin verlagert, bildet sich ein Wimperkranz, sodaß anfangs eine vollständig radialsymmetrische Trochophoralarve entsteht.

Die Trochophoralarve formt sich in eine Veligerlarve um, indem zwei runde Velarlappen gebildet werden. Gleichzeitig wölbt sich auf der einen Seite des Embryos zwischen den Velarlappen ein Höcker vor, der spätere Fuß. Ihm gegenüber, auf der anderen Seite des Keims beginnen ektodermale Zellen sich zu Mantelzellen umzuwandeln, indem sie schmal und hoch werden und eine rasche Teilung durchmachen. Hierbei entsteht ein im Zentrum schwach eingewölbt, rundes Zellpolster. Gleichzeitig beginnt sich zwischen

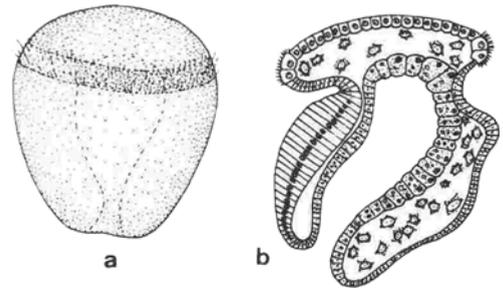


Abb. 93. *Viviparus viviparus*-Embryo in der Entwicklungsstufe der Trochophora (a) mit offenem Urmund, durch den Nahrung aufgenommen wird. Nach der Herausbildung des Mantel-epithels (b: links unten) und eines Mundes und Fußes (b: rechts oben und unten) ist das Veligerstadium erreicht (Medianschnitt, umgezeichnet nach OTTO & TÖNNIGES, 1906).

Embryo of *Viviparus viviparus* in the trochophora stage of development, during which it feeds with the primary body opening (a). A section after the begin of mouth and foot (right) and shell gland (left) formation.

Fußhöcker und den Velumflügeln der Mund von außen her einzuwölben. Nachdem dieser über den Vorderdarm in den Urdarm durchgebrochen ist, wird der Urmund zum After und die Nahrung geht nun den umgekehrten Weg (Abb. 93, 94).

Die Schalendrüse scheidet ein erstes zartes rein organisches Schälchen aus. In der Folge wird die über den Körper vorwandernde Periostracumgrube von Muskelmantelzellen überwachsen. Die Verbindung zwischen Primärschälchen und Schalenbildungszellen reißt ab. Der Mantelrand wird in Wellen gelegt bis schließlich tentakelartige Auswüchse entstehen, in denen Periostracumstachel gebildet werden. Erst jetzt beginnt die Schale zu verkalken. Mit 1,5 Schalenwindungen löst sich der Muskelmantel vom Schalenrand ab und die Gewebe-Schale Verbindung verlagert sich auf die Innenlippe der Apertur zurück, wo sie auch beim erwachsenen Tier noch zu finden ist. Der hinter dieser Muskel-Schalenverbindung gelegene Körper ist nicht mit der Schale verankert. Die Mantelhöhle wölbt sich zuerst an der Seite ein und wandert mit der immer stärkeren trochospiralen Einrollung des Weichkörpers über den Kopf. Damit wandert auch die Urmund-After-Öffnung in die Mantelhöhle zurück.

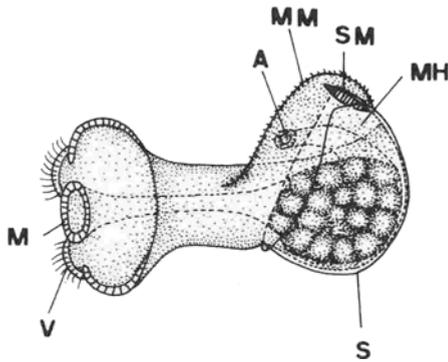


Abb. 94. Embryo von *Viviparus viviparus* im Stadium der noch unverkalkten Schale (S) und vor der Ablösung der Drüsenzellen (SM) vom Gehäuserand. Der Darmverlauf ist sehr einfach (Mund = M, Anus = A) und kleine Velumhöcker (V) links und rechts des Mundes, sowie der bewimperte Muskelmantel (MM) treiben den Keim durch die Kapsel­flüssigkeit. Die Mantelhöhle (MH) entsteht bereits.

Embryo of *Viviparus viviparus* with a purely organic shell (S) that has not yet become detached from the gland cells (SM) but is held from the outside by cells of the muscle mantle (MM). The mantle edge as well as the velum (V) near the mouth (M) are ciliated and propel the embryo through the interior of the capsule. The intestine forms a simple loop ending with the anus (A) at the edge of the forming mantle cavity (MH).

Das Embryonalgehäuse: Das Embryonalgehäuse von schlüpfbereiten Exemplaren aus dem Alt­wasser des Niederrheins umfaßt 3,5 Windungen und ist fast 5 mm hoch. Die Zunahme des Windungsquerschnittes erfolgt sehr rasch, sodaß die letzte Windung mehr als die Hälfte der Gesamthöhe einnimmt. Das Primärgehäuse besteht aus einer uhr­glasförmigen, symmetrischen Schüssel von 0,19 mm Breite. Es weist als Skulpturelement konzentrische Runzeln auf oder ist glatt. Das Sekundärgehäuse hat eine feine regelmäßige Anwachsstreifung.

5.1.4 BUCCINUM UNDATUM und TURBINELLA ANGULATA

Buccinum undatum aus der Nordsee und *Turbinella (=Xancus) angulata* aus der Karibischen See sind großwüchsige Neogastropoden, die einmal im Jahr ein großes Gelege produzieren. Bei *Buccinum* handelt es sich hierbei um einen Gelegeturm, der aus einzelnen kissenförmigen Kapseln zusammenge-

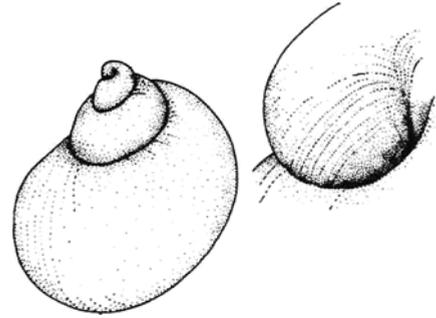


Abb. 95. Das Embryonalgehäuse von *Viviparus viviparus* umfaßt beinahe 3,5 Windungen, deren Durchmesser rasch zunimmt. Das im engen Verbund mit dem Mantelrand gebildete symmetrische Primärgehäuse umfaßt nur eine flache Kappe (rechts) und das folgende Sekundärgehäuse hat deutliche Anwachsstreifen.

Embryonic shell of *Viviparus viviparus* with almost 3,5 whorls. The primary shell formed when gland cells were attached to the shell and consists of a small cup only. Later shell formed with muscle mantle attached at first, later with muscle mantle free, and shows increments of growth throughout.

setzt ist (SCHÄFER, 1955). *Turbinella*-Gelege bestehen aus einer Reihe von Kapseln, die an ihrer Basis über einen Strang miteinander verbunden sind. Die Kapseln umfassen sich randlich, sodaß zwischen jeder einzelnen Kapsel noch ein zusätzlicher Raum entsteht, in den Meerwasser Zutritt findet (BANDEL 1975c, Abb. 1; 1975d). Von den 500 bis 2000 Eiern, die sich in jeder *Buccinum*-Eikapsel befinden, entwickeln sich nur 10 - 40 Embryonen, während alle anderen als Nähreier dienen.

Embryonalentwicklung bis zur Nähreieraufnahme: Während der Furchung des etwa 0,25 mm großen Eies entstehen unterschiedlich große, dotterreiche Zellen (Makromeren) am vegetativen Pol und kleine, protoplasmareiche Zellen (Mikromeren) am animalen Pol. Letztere vermehren sich schneller als erstere und umwachsen die dotterreichen Zellen. Sobald die Zellkugel von einer durchgehenden Zellschicht umgeben ist, wird sie in ihrer Längsachse gestreckt. Die Herausbildung einzelner Organe tritt bei *Buccinum* nach etwa 17 - 18 Tagen ein. Gegenüber dem Mundbereich auf der anderen Seite des Keimes, differenziert sich ein Teil des Ektoderms in hochzelliges Mantelgewebe um.

Am Anfang der vierten Woche beginnt sich bei *Buccinum* zusammen mit einer erneuten Vergrößerung des Embryos das Primärgehäuse zu bilden. Gleichzeitig treten die beiden Velarlappen als Auswölbungen in Erscheinung, auch Mund und Vorderdarm entstehen. Mit dem allmählichen Vorrücken des ringförmigen Mantelwulstes über den Eingeweidesack entsteht bei *Buccinum* auch der Fuß, welcher bald ein Operculum ausbildet. Bei *Turbinella* ist in dieser Entwicklungsphase der Fuß nur als ein Höcker vorgewölbt und bildet noch kein Operculum (Abb. 96). Der Mantelwulst hat in diesem Stadium den Bereich der Verengung zwischen Kopf und Eingeweidesack erreicht, löst sich aber nicht von der Schale. Das Velum besitzt lange Zilien und eine Nahrungsrinne. Bei *Buccinum* öffnet sich in diesem Stadium der Enddarm nach außen, wobei der Anus unter dem Fuß und nicht hinter dem Kopf gelegen ist. Bei *Turbinella* bricht der Enddarm während dieser Phase noch nicht nach außen durch. Damit endet die Entwicklungsphase in deren Verlauf der Embryo auf die eigene Dotterreserve angewiesen ist.

Nähreiaufnahme und Fixierung der Gestalt des Embryonalgehäuses: Nach etwa vier Wochen Entwicklung beginnen *Buccinum*-Embryonen mit der Nähreieraufnahme. Die Nähreier werden als Ganzes verschlungen, wobei jeder Embryo zwischen 80 und 90 Eier frisst. Jeder *Turbinella*-Embryo dagegen verschlingt über tausend Nähreier. In beiden Fällen fängt das Primärgehäuse die Belastung dadurch auf, daß es sich stark dehnt und zudem rasch vergrößert wird. Die Bildungsgeschwindigkeit der Schale ist am inneren Mantelrand niedriger als hinter dem Kopf (außen). Dadurch erfährt der Eingeweidesack eine schwach trochospiralige Aufrollung. Das Lumen des Eingeweidesackes wird nicht dadurch erweitert, daß die Nähreier die Epithelien und die Schale ausdehnen, sondern durch eine Erhöhung des Innendruckes, sodaß vor Aufnahme der Nähreier der Platz hierfür vorhanden ist. Dies zeigen *Turbinella*-Embryonen im Entwicklungsstadium der Nähreieraufnahme ganz deutlich dadurch an, daß vor einem Freßvorgang ein offener Raum im sonst dottergefüllten Eingeweidesack in

Erscheinung tritt. Deswegen ist auch die Außenform des Eingeweidesackes regelmäßig gerundet (Abb. 96).

GIESE (1978) meinte, daß die Primärschale, obgleich biegsam und zart, kaum dehnungsfähig und daher formstabil ist. Seiner Meinung nach stellt sie die Gußform für die Nähreiermasse dar, da weder das ausgedünnte Darmepithel, noch das ebenfalls stark gestreckte Ektoderm diese bilden können. Nach Abbau des Innendruckes bleibt aber das Primärschälchen nicht formbeständig, sondern legt sich vielmehr stark verfaltet auf die neue Körperoberfläche (bei *Buccinum*) (BANDEL, 1975, 1975, Taf. 6/1). Bei *Turbinella* wird es nach der Differenzierung der Epithelien des Eingeweidesackes nutzlos und bald abgestreift.

Die Formgebung des Eingeweidesackes erfolgt in der Freßphase primär dadurch, daß der Innendruck erhöht wird. Dieser Druck wird wie bei einem Luftballon durch die dehnbare Hülle aufgefangen, die hier aus den Epithelien des Darms und der Mantelhülle sowie dem mit dem Mantelrand fest verbundenen Primärschälchen besteht. Bei *Buccinum* wird das Primärgehäuse nach seiner Abscheidung durch den Mantelrand um mindestens ein Drittel seiner ursprünglichen Weite gedehnt, bei *Turbinella* um mehr als das Dreifache (Abb. 96).

Bei *Turbinella* öffnet sich noch während der Nähreieraufnahme der Enddarm nach außen. Ein Larvalherz hat seine Tätigkeit aufgenommen und pulsiert im Boden einer flachen Mantelhöhle. Das Velum und der Fuß vergrößern sich zunehmend. Bei *Buccinum* tieft die Mantelhöhle sich erst nach Abschluß der Nähreieraufnahme ein, und das Larvalherz nimmt dann erst seine Tätigkeit auf. Nach Abschluß der Nähreieraufnahme erreicht das Velum von *Turbinella*-Embryonen seine größte Ausdehnung. Der Nähreiersack ist gerundet und bis zu 10 mm lang und nur geringfügig eingekrümmt. Die Mantelhöhle wird eingetieft, und es treten Kiemen in Erscheinung, der Fuß sezerniert ein Operculum, am Kopf entstehen Augen und Tentakel. Anschließend beginnt der Eingeweidesack sich

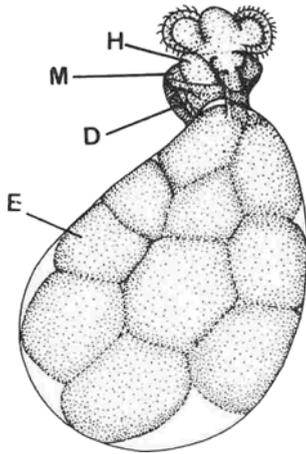


Abb. 96, Embryo von *Turbinella angulata* in der "Nähreierfressphase". Der vom dehnbaren Primärgehäuse umhüllte Eingeweidesack bläht sich vor der Aufnahme eines Nähreles auf, um für dieses Platz zu schaffen. M: Mantelhöhle, H: Larvalherz, D: Enddarm, E: Nährei.

Embryo of *Turbinella angulata* during phase of nurse egg feeding. The elastic primary shell covers the visceral mass and becomes blown up to make place for nurse eggs. M: pallial cavity; H: larval heart; D: intestine and anus; E: nurse egg.

in lockere Windungen zu legen.

Bei *Buccinum* erfolgt nach Abschluß der Nähreieraufnahme ebenfalls eine Verstärkung der trochospiralen Einrollung des dottergefüllten Eingeweidesackes. Dann löst sich der Mantelrand vom Primärgehäuserand.

Die Gestalt des Eingeweidesackes wird in der Phase der Loslösung des Primärgehäuses vom Mantelrand, sowohl bei *Buccinum* als auch bei *Turbinella* durch die Epithelien des Mantelgewebes und des Darmes bestimmt. Diese haben sich aus dem Zustand der extremen Streckung durch weitere Zellteilung gelöst und können nun formbestimmend werden. Diesem schrumpfenden Eingeweidesack liegt das zu weit gewordene Primärgehäuse locker und verfaltete auf. Nach der Ablösung des Mantelrandes wird bei *Buccinum* innerhalb weniger Stunden das verfaltete Primärgehäuse von einer festen, aragonitischen Kalkschale unterlagert (BANDEL 1975d, Taf. 6, Fig. 2,3). Im folgenden baut *Buccinum* das Sekundärgehäuse, welches noch 1 - 1,5 weitere Windungen umfaßt. Aus dem Gelege schlüpfen nach etwa 2,5 Monaten Entwicklungszeit kriechende Jungtiere, die den

erwachsenen Tieren weitgehend gleichen.

Bei *Turbinella* liegen die Verhältnisse auf Grund der sehr großen Menge von Nähreiern, die im Eingeweidesack gespeichert wurden, etwas anders. Auch hier löst sich der Mantelrand vom Primärgehäuserand, und es erfolgt die Ausscheidung eines ersten Teils des Sekundärgehäuses als feiner, mineralisierter Ring. Im Unterschied zu *Buccinum* wird aber der Bereich der Eingeweidesackhülle noch nicht mineralisiert.

Der Fuß nimmt seine Funktion auf und das Velum wird reduziert. Das endgültige Herz tritt neben dem Larvenherz auf und eine Muskelverbindung zwischen mineralischer Schale und Mantel-Fuß-Bereich erfolgt, so daß sich der Mantelrand in den mineralisierten Bereich des Gehäuses zurückziehen kann. Nun schreitet der Vorbau der mineralischen Schale, nicht nur in apikaler Richtung, allmählich voran. Das Primärgehäuse bildet aber nicht das Substrat für die Mineralisierung des Gehäuses, denn es liegt verfaltete der glatten Mineralschale auf und wird später vom kriechenden Tier leicht abgestreift. Nur der Bereich des Eingeweidesackes, in den die Mineralisierung allmählich hineinwandert, ist geregelt helicoid eingerollt, während der dahinterliegende Eingeweidesack noch eine lockere, spirale Einrollung zeigt. Es werden so in der Regel zwei weitere Windungen nach hinten und eine Windung nach vorne abgeschieden, ehe das Gelege sich, nach 2 - 3monatiger Entwicklung öffnet.

Das Notgehäuse von *Turbinella (=Xancus) angulata*: Die Eikapsel im *Turbinella*-Gelege öffnet sich, indem die Schlüpflochmembran zerfällt. Die Embryonen haben zu diesem Zeitpunkt ein 0,5 - 1,5 cm langes Gehäuse von 1,5 - 2,5 Windungen abgeschieden. Die große Variabilität in der Gehäusegröße beruht darauf, daß die verschiedenen Individuen einer Kapselgemeinschaft eine unterschiedliche Anzahl von Nähreiern gefressen haben. Nachdem sich die Eikapsel geöffnet hat, verlassen die Jungtiere aber noch keineswegs das Gelege, sondern verbleiben im Innenraum der Eikapsel oder in dem vom

Kapselrand nach außen hin abgeschlossenen Raum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kapseln im Gelegestrang. Der Sinn dieser Vorsichtsmaßnahme wird deutlich, wenn man in Rechnung stellt, daß bei fast allen Schlüpflingen das Gehäuseende noch nicht abgeschlossen ist. Der Vorwuchs der mineralischen Schale nach hinten hat in der Regel noch nicht den ganzen Eingeweidessack erfaßt, und dottergefüllter Weichkörper ragt apikal noch aus der Schale heraus. Dieser Bereich ist zwar oft noch vom lockeren und viel zu weit gewordenen Rest des Primärgehäuses umhüllt, doch ist dieses nutzlos gewordene Gehäuse bei den meisten Individuen in dieser Entwicklungsphase bereits abgestreift. Das Körperende ist dann nur Eingeweidessack, vom Mantelgewebe bedeckt.

Das Mantelgewebe scheidet nun eine Not- schale aus, die in einem Vorgang, der nur wenige Stunden umfaßt, den gesamten Bereich des noch ungeschützten Eingeweidessackes abschließt. Hierzu wird eine Schleims substanz ausgeschieden, in der rasch und ungeordnet Aragonitkristalle sprießen, welche durch organische Fibrillen und Lamellen miteinander zu einem Gehäuse verbunden werden. Die offene Windung des Körperendes wird dabei einfach abgeprägt. In seiner Zusammensetzung und Bildungsweise ist dieses Notgehäuse eher einer Schalenreparatur ähnlich als einem normalen Gehäuse (BANDEL 1975, Taf. 1, Fig. 4,5,6). Bis auf den Raum, der von der letzten Windung, d.h. dem Sekundärgehäuse, gebildet wird, ist der apikale Gehäuseteil im Bereich des ehemaligen Primärgehäuses vollständig mit Dotter gefüllt. Fuß, Kopf und Mantel sind dennoch bereits in das Gehäuse zurückziehbar, doch sitzt der Kolumellarmuskel dem Gehäuse im apikalen Teil der letzten Windung an und nicht im Notgehäuse oder auch nicht in den Bereichen, die nach hinten allmählich mineralisiert wurden, als die Eikapsel noch geschlossen war.

Die Jungtiere verbleiben noch viele Tage im schützenden Gelegestrang, zu dessen Innenräumen normales Meerwasser über die Spalten zwischen den Kapseln ungehindert Zugang

findet. Die Jungtiere sind nicht auf von außen kommende Nahrung angewiesen und überleben mit Hilfe der in der Regel großen Dotterreserve. Im vorderen Gehäusebereich werden in der Folge noch 2 - 3 Windungen der Adultschale hinzugebaut. Diese sind solide verkalkt und sehr widerstandsfähig. Hierbei wird Dotter verbraucht. Der dadurch freiwerdende apikale Gehäuseraum wird vom Eingeweidessack verlassen, der sich nach vorne verlagert. Sein Ende scheidet ein festes Septum ab. Eine ganze Anzahl solcher apikaler Septen kann im Laufe der Zeit gebildet werden.

Noch bevor die Dotterreserven der Jungtiere erschöpft sind, beginnt der Gelegestrang zu zerfallen, in der Regel einige Wochen nach dem sich die Kapseln geöffnet haben. Die hierbei ins vagile Bodenleben entlassenen Jungtiere weisen mehrere massiv verkalkte Gehäusewindungen auf, und das Notgehäuse wie auch Teile des Embryonalgehäuses sind in dieser Phase bereits durch Septen abgeschlossen und meist auch abgebrochen. Das apikale Gehäuseende ist dann durch Septen gebildet.

Gehäusemorphologie: Jedes Gelege entläßt nach seinem Zerfall zwischen 100 und 200 Jungtiere, deren Gehäuse im wesentlichen aus den letzten Windungen besteht und in einem Septum enden. Da sich dieses regelmäßig gewölbte Septum kaum von einem Apikalende unterscheidet, wenn die Bruchränder etwas abgeschliffen sind, ergibt sich der Anschein, als besäße diese Schnecke nur ein Adultgehäuse. Das noch im Kapselinneren gebildete Sekundärgehäuse gleicht in seiner Skulptur weitgehend dem Adultgehäuse, ist aber beim Schlüpfen viel dünner als dieses. Es wird jedoch dann rasch durch Innenauf lagerungen mineralischer Schichten verdickt. Die Grenze zwischen Sekundärgehäuse und nach hinten vorgebautem Ersatzgehäuse (die Primärschale bildet ja für diese Windungen keine Mineralisationsbasis) ist sehr scharf durch den Skulpturverlust gekennzeichnet. Das Ersatzgehäuse ist deutlich von Anwachsstreifen gegliedert und regelmäßig hochtrochoform aufgerollt. Das nach dem Schlüpfen gebildete Notgehäuse ist vom Ersatzge-

häuse durch eine Furche abgetrennt und in seiner Form sehr unregelmäßig ausgebildet. Es stellt einen Abguß des Eingeweidessackes dar, der bei jedem Individuum im Gelege eines Weibchens etwas anders aussieht. Die ersten Windungen des Gehäuses von *Turbinealla angulata* können nur erhalten bleiben, wenn der normale Entwicklungsverlauf gestört wird, was wohl zum Tode der Jungtiere führt. Dieser Teil des Gehäuses kann als ein "transitorisches" Organ angesehen werden.

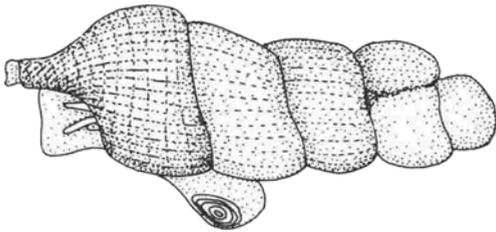


Abb. 97. Aus der Kapsel aber noch nicht aus dem Gelege geschlüpftes Jungtier von *Turbinella angulata*. Die 5. Gehäusewindung entstand zuerst, die erste zuletzt.

Juvenile of *Turbinella angulata* hatched from the capsule but not from the egg mass. The fifth whorl formed first, the first formed last.

5.1.5 RADIX BALTHICA, SUCCINEA PUTRIS und PHYSA FONTINALIS

Die Süßwasserschnecke (Basammatophora, Pulmonate) *Radix balthica* und *Physa fontinalis* leben in Bächen und Flüssen. Sie scheiden ei- bis bohnenförmige Gallertgelege ab, welche an Pflanzen und Steine angeklebt werden. Die amphibische *Succinea putris* klebt ihr Gelege an feuchten Untergrund. Die großen, quellfähigen Eikapseln enthalten je ein zwischen 0,11 und 0,15 mm großes Ei. Die frühe Embryonalentwicklung von *Radix* und *Succinea* verläuft ganz ähnlich wie die von *Physa fontinalis*, die von WIERZEJSKI (1905) beschrieben wurde.

Embryonalentwicklung: Die ersten Furchungsschritte lassen eine Zellkugel entstehen, in der die Zellen des animalen Pols nur wenig kleiner sind als die Zellen des vege-

tativen Pols. WIERZEJSKI wies nach, daß Mesoderm- und Entodermzellen schon nach dem 28 - 29 - Zellen-Stadium in dieser Zellkugel auftreten, eine radiale Symmetrie des Keimes noch bis zum 41 - Zellen-Stadium anzutreffen ist. Durch die weitere Differenzierung von Entoderm und Mesoderm wird der Keim in der Folge bilateralsymmetrisch. Sobald der Embryo von *Physa* etwa aus 100 Zellen besteht, flacht er sich ab und vom animalen Pol her wölbt sich der Darm ein.

Bei *Physa* und *Succinea* entsteht gleichzeitig auch die Einwölbung, die in der Folge zum After und Enddarm wird, während bei *Radix* der After etwas später in Erscheinung tritt. Im Anschluß an die Bildung des Mundes und Darmes beginnt eine starke Aufnahme von Eiklar. Dabei nehmen die Darmzellen Dotter auf, blähen sich auf und werden gelb. Die Außenwand des Keims löst sich, bis auf einen Bereich der dem Mund gegenüber liegt, vom Darm ab. Es bilden sich dabei zwei mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume, die von Muskelfasern durchzogen werden, welche die Außenwand mit der Darmwand verbinden. Danach beginnt der Embryo sich aktiv im Kapselraum zu bewegen, indem er vornehmlich auf der Stelle rotiert. Die Bewegung erfolgt mit Hilfe der Zilien des flachen Velums, welches dem Keim anliegt. Der Embryo frißt Eiklar und hat bald seine Größe verdoppelt. Nun erfolgt eine bilateralsymmetrische Einkrümmung und Verlängerung des Keims, welche später rasch schwach trochospiralig wird (Abb. 98).

Die vordere Seite des Keims bildet eine Blase, aus der in der Folge der Fuß wird, auf dessen Oberseite der Kopf entsteht. Der Darm ist zweigeteilt, indem sein Lumen dort, wo der Mundschlauch einmündet, eingezogen ist. Es entstehen ein kleinerer hinterer und ein größerer vorderer Dottersack. Direkt neben der Ausmündung des Afters entstehen in einem ovalen Bereich Mantelzellen (Schalendrüse). Bei Beginn der Sekretion der Primärschale ist das Zellpolster bei *Radix* gleichförmig, bei *Physa* greift der Muskelmantel über den Drüsenzellbereich herüber und bei *Succinea* schließt sich der Muskelmantel über dem Drüsenpolster. Das

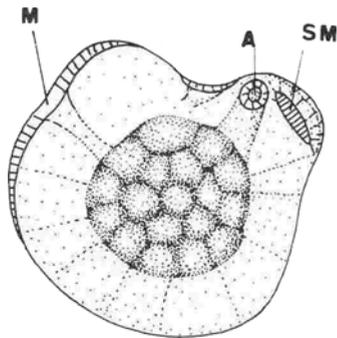


Abb. 98. Embryo von *Succinea putris* in der Entwicklungsphase der Veligerlarve. Die Schalendrüse (SM) ist vor der Bildung des Primärschälchens vom Muskelmantel überdeckt. Der Darm ist durchgehend und über Mund (M) und After (A) nach außen offen.

Embryo of *Succinea putris* in the early veliger stage of development. The shell gland (SM) has become covered by the muscle mantle before primary shell is secreted. Mouth (M) and anus (A) connect the intestine to the outside.

Primärschälchen löst sich rasch vom Bildungsgewebe und wird von einer aragonitischen Mineralschicht unterlagert. Schale und Gewebe stehen über den Muskelmantel miteinander in Verbindung, der auch bei *Radix* nur über die Schalenkante greift. Das *Succinea*-Primärgehäuse ist in diesem Stadium eine Innenschale.

Der hintere Dottersack vergrößert sich und füllt nun den Teil des Eingeweidesackes, der in der Schale gelegen ist. Sobald eine erste, tassenförmige Schale ausgeschieden ist, differenzieren sich eine Reihe von Organen wie Mantel-Lungenhöhle, Augen, Tentakel, Radula, Kriechfuß und ein zweikammeriges Herz. Das Velum ist verschwunden, dafür haben sich am Mantelrand und in verstärktem Maß um die Mantelhöhle herum Zilien gebildet. Daher findet im Eingang zur Mantelhöhle eine kräftige Wasserströmung statt. Bei *Succinea* weicht nach Bildung von etwas weniger als einer Gehäusewindung die Muskelmantelhülle zurück und gibt so einen Teil der Schale frei, die damit zur Außenschale wird. Die Mantelhöhle ist während des trochospiralen Wachstums der Schale von der rechten Seite allmählich auf die linke Seite des Gehäuses herübergewandert, wobei sich ihre Position in Bezug auf den Kopf nicht verändert hat. Der Gehäuserand ist noch fest mit dem Mantelrand verbunden.

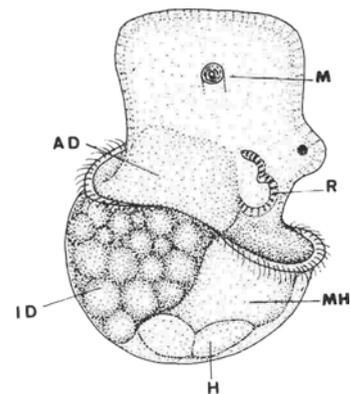


Abb. 99. Embryo von *Radix balthica* nach Bildung der Mantelhöhle (MH), an deren Basis das Herz (H) pulsiert. ID = Innerer Dottersack; AD = Äußerer Dottersack; M = Mund; R = Radula; A = Anus.

Embryo of *Radix balthica* after formation of the pallial cavity (MH), with the heart pumping near its base (H). ID = inner yolk reserve; AD = outer yolk reserve; M = mouth; A = anus; R = radula.

Erst kurz vor dem Schlüpfen löst sich der Mantelrand von der Schale. Nun ist der Weichkörper über Muskelstränge mit der Gehäuseinnenseite verbunden. Das Gehäuse hat jetzt eine Schalenwindung und füllt die Eikapsel fast ganz aus. Zwei Drittel des Gehäuselumens sind immer noch von Dotterzellen eingenommen, der Körper kann sich gerade in das Gehäuse zurückziehen.

Embryonalgehäuse: Das Primärgehäuse von *Radix balthica* weist neben Runzeln und girlandenartigen Falten von Anfang an eine deutliche Anwachsstreifung auf. Der Übergang vom Primär- zum Sekundärgehäuse ist meist an einer Zone dichter, kräftiger Anwachsstreifung erkennbar. Es gleicht dem Embryonalgehäuse von *Lymnaea stagnalis* (Abb. 100) weitgehend. Das Embryonalgehäuse von *Physa fontinalis* ist linksgewunden, aber ansonsten ähnlich aufgebaut, wie das von *Radix*. Bei *Physa* ist oft ein leicht gestreifter, fast glatter Anfangsteil von weniger als einer halben Windung vom folgenden Gehäuse durch das Einsetzen einer kräftigeren Anwachsstreifung abgesetzt, die den Zeitpunkt bezeichnet, indem der Muskelmantel die Verankerung zur Schale übernimmt. *Lymnaea*-, *Succinea*-, *Radix*- und *Physa*-Schlüpflinge besitzen ein Gehäuse, welches durch eine

dünne aber feste Kreuzlammellenschicht mineralisiert ist.

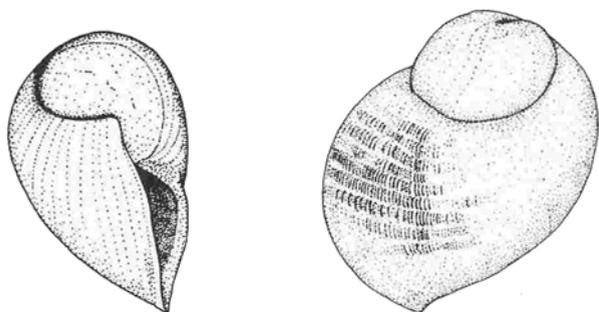


Abb. 100. Embryonalgehäuse von *Physa fontinalis* (A) und *Lymnaea stagnalis* (B). Charakteristisch für die Bildung eines mit dem Mantelrand verbundenen und bereits verkalkten Embryonalgehäuses ist die girlandenartige Skulptur in Verbindung mit Anwachsstreifung.

Embryonic shells of *Physa fontinalis* (A) and *Lymnaea stagnalis* (B). The shell is during its formation fixed to the soft parts of the body by the muscle mantle. Characteristic features of its sculpture are crescentic growth lines.

5.1.6 CEPEA, ENA, OXYCHILUS und MONACHOIDES

Diese terrestrischen Pulmonaten Mitteleuropas produzieren Eier, die mit einer kalkigen Hülle umgeben sind und in feuchten Bereichen auf oder im Boden abgelegt werden.

Embryonalentwicklung: Die Eizelle mißt zwischen 0,10 und 0,14 mm im Durchmesser und schwimmt in viel Eiklar in der 1-3 mm großen Eikapsel. Die bei den ersten Zellteilungen entstehenden Zellen enthalten Dotter in etwa gleichem Maße. Schon rasch führt die Zellteilung zur Bildung einer gleichförmigen Zellkugel (Blastula), die schon in diesem Stadium über vakuolenreiche Zellen Eiklar aufnehmen kann, wie MOOR (1977) für *Bradybaena fruticosa* nachweisen konnte. In die Zellkugel wachsen an zwei einander etwas schräg gegenüberliegenden Stellen Zellen in den Innenraum vor, die sich im Inneren treffen und hier den Darm bilden. So sind gleichzeitig Mund, Anus und Darm entstanden. Sofort beginnt die verstärkte Aufnahme von Eiklar über den Mund unter

Zuhilfenahme der kleinen links und rechts des Mundes gelegenen bewimperten Bereiche (Velum). Dotter wird in Eiklarzellen gespeichert, welche die Darmwand zusammensetzen und der Embryo wächst rasch zu doppelter Größe heran. An der schmalen Seite zwischen Mund und Anus wölbt sich rasch der Fuß vor, während die andere Seite des Keims durch ein Flüssigkeitspolster zwischen Darm und Keimaußenwand abgebläht wird und so zur Kopfblase wird

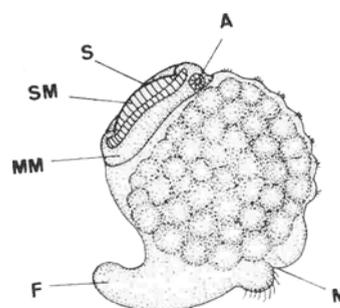


Abb. 101. Embryo von *Cepaea hortensis* in der Phase der ersten Gehäusebildung. Die Primärschale (S) ist noch fest mit dem schalenabscheidenden Drüsenmantel (SM) verbunden, wird aber bereits vom Muskelmantel (MM) von außen fixiert. Der Darm ist durchgehend und über Mund (M) und Anus (A) nach außen offen. Der Fuß entsteht (F).

Embryo of *Cepaea hortensis* during first shell secretion. The primary shell (S) is attached to the gland cells of the mantle (SM) and overgrown and attached also by the cells of the muscle mantle (MM) from the outside. The intestine opens to the outside with the mouth (M) and the anus (A). A foot grows (F).

Die Schalendrüse tritt nun nahe dem After in Erscheinung und die charakteristischen hohen Zellen des Drüsenbereiches gleichen im mikroskopischen Bild weitgehend den Zellen, die den After umrahmen und das Enddarmrohr bilden, sodaß sie beide Bereiche leicht miteinander verwechselt werden können, was in der Literatur auch vielfach vorgekommen ist. Mit den Drüsenzellen gleichzeitig wird ein diese Zellen umgebender Muskelmantel ausgeschieden, welcher bei *Cepaea hortensis* und *Monachoides rubiginosa* einen Wulst um das Drüsenzellpolster herum bildet, bei *Oxychilus cellarius* sich über dem Drüsenzellpolster fast und bei *Ena montana* ganz schließt. Nun wird das erste organische

Schalenkäppchen ausgeschieden, nach dessen Bildung der Kontakt zwischen Periostracumzellen und Schale gelöst wird und der Muskelmantel die Schale von außen mit dem Gewebe verankert. Weiterer Schalenwuchs erfolgt in Anwachszonen und die organische Kappe der Primärschale, wie auch die weitere embryonale Sekundärschale, wird durch Aragonitunterlagerung mineralisiert,

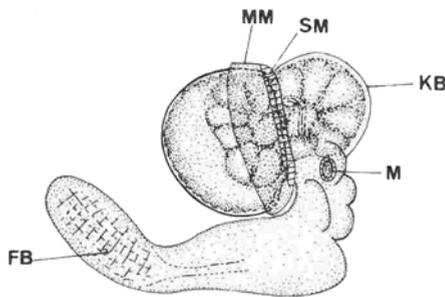


Abb. 102. Embryo von *Monachoides rubiginosa* mit großem Eiklarsack über dem Kopf (KB) und Fußblase am Hinterende des Fußes (FB). Die Schale ist nicht mehr mit den Drüsenzellen des Mantels (SM) verbunden, wird aber vom Muskelmantel (MM) im breiten Saum von außen fixiert. Die organische Schale ist nun von Kalk unterlagert.

Embryo of *Monachoides rubiginosa* with large yolk-reserve above the head (KB) and balloon-like foot-pump (FB). The shell is mineralized and no longer attached to the gland cells of the mantle (SM) but fixed with the tissue by the muscle mantle (MM) from the outside.

Das Gehäuse umwächst allmählich den Eingeweidesack und tritt auch bei *Ena montana* wieder aus der Muskelmantelumhüllung heraus. Der Fuß wächst am Ende zu zwei langen, bei den 4 Arten etwas unterschiedlich großen und verschieden geformten Hohlgebilden heran, die vermittels kontraktiver Fasern zusammengezogen werden können und so Körperflüssigkeit durch den hohlen Fuß in den Bereich der Kopfblase pumpen. Dort, wo die Kopfblase unter den Muskelmantel in die sich bildende Mantel-Lungenhöhle reicht, entsteht eine Gegenpumpe, das Larvalherz. Die durch diese Pumpaktion der Körperflüssigkeit gekennzeichnete Entwicklungsstufe fällt mit dem Zeitpunkt zusammen, zu dem schon ein wesentlicher Teil des Körpers mit mineralisierter Schale bedeckt ist. Das CaCO_3 für die Schalenverkalkung wird

der Kalkhülle der Eikapsel entnommen, die zunehmend dünner wird. Erst kurze Zeit vor dem Schlüpfen löst sich der Muskelmantel von der Schale und die Verbindung zwischen Weichkörper und Schale ist nun im Gehäuseinneren gelegen. Nicht weit hinter dem Mündungsrand an der Seite der Innenlippe setzt ein Retraktormuskel an. Die larvalen Pumporgane sind abgebaut, der Fuß ist zum Kriechfuß geworden, und die Körperflüssigkeit wird durch das neugebildete endgültige Herz bewegt.

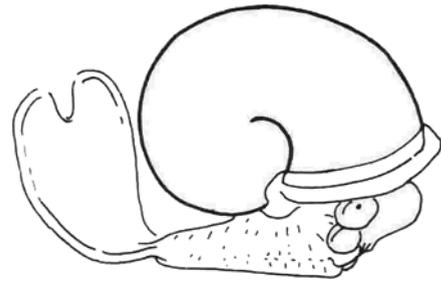


Abb. 103. Embryo von *Bradybaena fruticum* kurz vor der Ablösung des Muskel-Mantelrandes vom Gehäuserand. Das Tier besitzt noch eine große Fußblase (umgezeichnet nach MOOR, 1977, Abb. 15b).

Embryo of *Bradybaena fruticum* shortly before detachment of the muscle mantle from the outside of the shell. A foot pump is still present.

Embryonalgehäuse: Das flach trochospiralig aufgewundene Embryonalgehäuse läßt sich in zwei Abteilungen untergliedern. Die erste wird von dem Bereich eingenommen, in dem das Primärgehäuse im festen Kontakt zum Mantelrand ausgeschieden wurde. Dieser Bereich umfaßt bei *Cepaea* und verwandten Landschnecken nur eine flache Kuppe. Als Skulpturelemente treten Runzeln und Falten auf, die in radiärer und in spiraler Richtung verlaufen (Abb. 104). Eine Anwachsstreifung fehlt hier. Diese tritt dort auf, wo sich das Sekundärgehäuse an das Primärgehäuse anschließt. Das Sekundärgehäuse weist neben der Anwachsstreifung auch bereits Merkmale der Adultskulptur auf, sodaß der Zeitpunkt des Schlüpfens aus dem Ei nur durch besonders dichte und kräftige Anwachsstreifung gekennzeichnet wird. Die Dimension des apikalen Gehäuseendes (Protoconch) liegt

bei etwa 0,25 mm, das Primärgehäuse mißt 0,5 bis 0,8 mm im Durchmesser und der Schlüpfling besitzt ein etwa einen Millimeter großes Gehäuse.

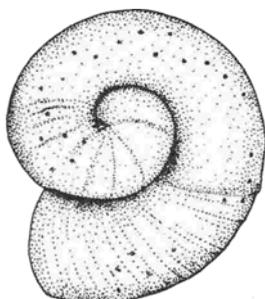


Abb. 104. Frühontogenetisches Gehäuse von *Bradybaena fruticum* mit durch starke Zunahme der Anwachsstreifung gekennzeichnetem Übergang zum Adultgehäuse. Das Primärgehäuse stellt nur einen kleinen Napf dar, der durch die erste schwache Anwachsstreifung vom Sekundärgehäuse getrennt ist.

Embryonic shell of *Bradybaena fruticum* showing the small primary shell cup without growth lines, followed by the embryonic shell with few and minor visible increments and the onset of the adult shell documented by strong growth lines.

5.1.7 ARION HORTENSIS

Die terrestrische Nacktschnecke *Arion hortensis* (Stylommatophora, Pulmonate) bildet kleine Gelege, welche aus 6 - 12 etwa 1 mm großen, ovalen Eikapseln bestehen, die an feuchten Stellen abgelegt werden. Das in der durchsichtigen Eikapsel enthaltene Ei mißt zwischen 0,13 und 0,15 mm im Durchmesser und schwimmt im Eiklar. Die Embryonalentwicklung ist stark temperaturabhängig und dauert von der Eiablage bis zum Schlüpfen etwa drei Wochen.

Nach den ersten Furchungsstadien entsteht eine Zellkugel, deren Innenlumen vollständig von Zellen eingenommen wird. MEISENHEIMER (1898) beobachtete bei *Limax maximus*, daß schon vom 16-Zellen-Stadium an vom Keim über Zellvakuolen Eiklar aufgenommen werden kann. Dann wird der Keim etwas unregelmäßig abgeflacht. Eine Auswölbung, der spätere Fuß, ist sichtbar. In diesem Stadium wölbt sich der Darm an zwei schräg entgegengesetzten Orten ein. Noch vor sei-

ner Ausformung beginnt der Embryo, mit Hilfe von Zilien, im Eiklar zu rotieren.

Mit der Funktionsaufnahme des Darms, anfangs nur über den Mund, dann aber rasch auch über Enddarm und After (Abb. 105), erfolgt ein rasches Wachstum. Die das Darm-lumen umgebenden Zellen nehmen an Durchmesser stark zu und werden zu gelblichen Dotterzellen. Der Keim wird, abgesehen von der Auswölbung des Fußes, kugelig und diese Tendenz verstärkt sich noch dadurch, daß sich das Gewebe der Außenhülle von der sich erweiternden Dotterzellen-Darmwand abhebt und zur Kopfblase wird. Sowohl die Epidermis des Fußes, als auch die der Kopfblase ist von zahlreichen Muskelzellen durchsetzt. Muskelzellen durchspannen auch die Hohlräume, die in beiden vorhanden sind. Die Schalendrüse tritt nahe dem Anus als rundes Zellpolster in Erscheinung. Muskelmantelzellen wachsen über dem sich ausdifferenzierenden Drüsenzellpolster zusammen.

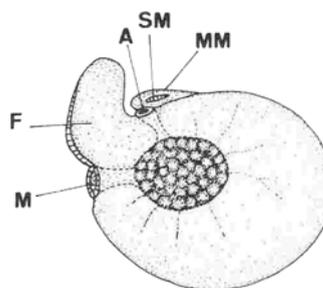


Abb. 105. Der Embryo von *Arion hortensis* zur Zeit des ersten Erscheinens mineralischer Schalenablagerungen, die durch den Schalenmantel (SM) unter der geschlossenen Hülle des Muskelmantels (MM) abgeschieden werden. Der Darm bildet einen einfachen Bogen (M = Mund, A = Anus) mit dem Fuß dazwischen (F).

Embryo of *Arion hortensis* at the time of the first appearance of shell secreted by the gland cells (SM) and covered by the muscle mantle (MM). The intestine forms a simple loop between mouth (M) and anus (A). F = foot.

Arion scheidet in diese Schalendrüsenscheidungen hinein gleich nach ihrem Verschluß Kalzitkristalle unter ein sehr zartes organisches Schälchen aus, die nur allmählich größer werden und unregelmäßig bleiben.

(Abb. 105). Die Umhüllung der abgeschlossenen Schalendrüse bildet ein Gewebe, welches von MEISENHEIMER (1897) "Mantel" genannt wird. Dieser Bereich des Körpers ist der einzige, der so etwas wie eine Torsion durchmacht und zu einer Windung umgeformt wird. Der Vorderrand dieses "Mantels" hebt sich allmählich ab und bildet den Hohlraum (Mantelhöhle), in den hinein sich der Enddarm öffnet. Das Hinterende des Fußes besteht aus einer langen, von einer dünnen muskeldurchsetzten Epidermis umgebenen Blase. Die Fußblase ist vom eigentlichen Fuß durch eine Abschnürung deutlich getrennt.

Die Kopfblase wird anfangs vornehmlich von den großen Dotterzellen gefüllt, welche die Darmwand bilden. Sie hebt sich immer mehr von dieser ab. Die Kopfblasenepidermis ist von vielen Muskelzellen durchsetzt, die über Muskelfasern mit den Dotterzellen des Darms in Verbindung stehen. Die Fußblase beginnt mit der Aufnahme ihrer Tätigkeit als Pumpe der Körperflüssigkeit vor der Kopfblase. Diese pumpt erst dann mit, wenn eine Radula erkennbar ist und sich der Kopf am Vorderende des Fußes in drei hintereinanderliegenden Falten differenziert hat.

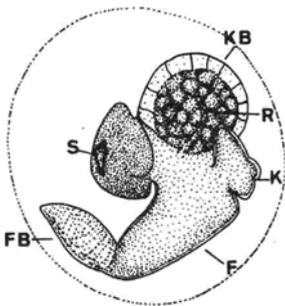


Abb. 106, *Arion hortensis*-Embryo in seiner Eikapsel in der Phase der Pumpstätigkeit der Kopfblase (KB) und der Fußblase (FB). Die Schale (S) liegt unter der Hülle des "Mantels". Der Kopf (K) und der eigentliche Fuß (F) sind von den kontraktilen, transitorischen Organen abgesetzt, R = Radula.

Arion hortensis embryo within its egg capsule during phase of pumping of body liquid between foot-tip (FB) and head (KB). The shell (S) is covered by muscle mantle and the actual head (K) and foot (F) develop besides transitional head (KB) and foot (FB).

Sobald die Kopfblase mit ihrer rhythmischen Kontraktion beginnt, bildet sich ein ganz regelmäßiger, kraftvoller Pendelschlag zwischen Fußblasen- und Kopfblasenkontraktion heraus, durch den die Körperflüssigkeit in ganz gleichmäßigem Strom durch den ganzen Embryo gepumpt wird (Abb. 106). Die Fußblase ist in diesem Stadium der Embryonalentwicklung oft fast so lang, wie der restliche Keim, die Kopfblase ist groß und rund. In diesem Stadium füllt der Embryo das Innere der Kapsel weitgehend aus und die Nährflüssigkeit ist aufgezehrt. Der "Mantel" wölbt sich über der Kopfblase auf und letztere wandert allmählich in diese Höhlung zurück, bei gleichzeitigem Abbau der Dotterreserven in ihrem Inneren. Die Fußblase wird abgebaut. Zum Schlüpfzeitpunkt ist aus dem "Mantel" der vordere Schild geworden unter dem die Lungen gelegen sind. Im Schild innen liegt das Schalenrudiment, welches während des gesamten Lebens aus unregelmäßigen Kalzitkristallen besteht (Abb. 107) und die Funktion einer Kalkreserve übernommen hat (FOURNIÉ 1979).

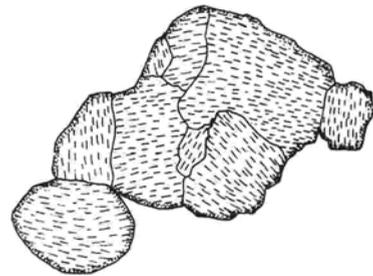


Abb. 107. Das Embryonalschälchen von *Arion hortensis* besteht zum Schlüpfzeitpunkt aus einer flachen, unregelmäßig begrenzten Platte einzelner Kalzitkristalle.

The embryonic shell of *Arion hortensis* consists of flattened calcite crystals fused into irregular shape.

5.2 ONTOGENETISCHE ENTWICKLUNGSSCHRITTE
UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER
MOLLUSKEN - ONTOGENY AND PHYLOGENY
WITHIN MOLLUSCS

Fertilization of the egg cell is originally external and has become internal only within higher gastropods. Egg brooding has developed independently in all mollusc groups. Cephalopods fertilize their eggs still within their body, but only after the eggs have been surrounded by the egg capsule membranes and liquids. Only egg capsules of higher gastropods including Neritacea can be sufficiently impermeable to organic substances to allow the inclusion of substantial amounts of nutrients stored around the egg. Here many fertilized eggs can be included within a single capsule which enables the development of nurse egg feeding.

Cleavage in general follows the spiral pattern within all molluscs, but its realization depends on the yolk content of the egg. Spiral cleavage can be masked as in the Neritacea and many other gastropods and may be almost non-existent on the extremely yolk rich eggs of cephalopods. In general true spiral cleavage in most molluscs is masked from the 8 cell stage onwards, when smaller upper yolk poor and larger lower yolk rich cells develop.

It is not possible to place molluscs into either within protostome or deuterostome type of development, since during ontogenies of individual species the mouth or the anus may form as first body opening and function in taking up food. Often both openings form at the same time.

The trochophore represents the first possible phase of development during which free swimming can be accomplished in the sea or in egg capsule liquid. This phase can be absent, or it can serve as a means of spreading only (Polyplacophora), or to extract food from the sea (*Teredo*), or to suck in capsule liquid (*Viviparus*). With formation of the shell gland the trochophore

changes into the veliger. This gland is present only on embryonic conchifera, not in polyplacophores. In the later the trochophore is the only swimming phase which directly develops into the crawling young. Shell is formed by a simple kind of mineralization within a mucus cuticula. Gland cells produce periostracum only after first mineralization of the cuticula.

The shell gland of conchiferan molluscs forms within the early ontogeny right after ectoderm and endoderm have differentiated and in most cases before or together as first ciliary locomotion occurs. With its first appearance, probably at the late Cambrian, modern molluscs developed. Early Cambrian molluscan fossils should be related to modern Aplacophora and Placophora. Ancient Monoplacophora are mysterious. As a group non-conchiferan molluscs and Conchifera are united by presence of a radula, a structure in existence since the onset of the Cambrian. The relationship to other invertebrate phyla remains problematic and controversial.

The shell gland and the mantle developing from its growth across the visceral mass, consists of three functionally and morphologically different types of cells. Gland cells produce the primary organic shell and later become the cells of the periostracum groove secreting the outermost, highly organized organic shell. Simple mantle cells develop behind the ring of spreading gland cells and finally cover the whole visceral mass. These cells are responsible for the production of the extrapallial fluid from which highly organized mineral and organic shell forms. Muscle mantle cells produce the outer edge of the mantle and provide the matrix on which the products of the periostracum cells are formed. The muscle mantle can fuse over the two other types of cells before the shell is secreted, or can become attached to the shell and can secrete simple carbonate deposits only. Muscle mantle cells form the muscle mantle of modern coleoids. The cell types of the shell gland may be present from onset of shell secretion or they may appear one after another in

variable arrangements during ontogeny. Onset of shell secretion is accompanied by a stretching of the cells of the shell gland due to pressure increase within the embryo, or the tissue below the gland. The veliger larva, the typical free swimming conchiferan larva, is a modification of the trochophora due to shell formation. The soft body construction must be reorganized to insure gas exchange, locomotion, excretion when the posterior part of the body changes into the visceral mass and becomes covered by shell. The most simple type of veliger is bilaterally symmetrical, it secondarily becomes trochospiral in gastropods and may secondarily be transformed into a true larva feeding on planktonic organisms. A veliger may not be developed where later ontogenetic stages allow swimming as in cephalopods. It may be lost where its development is strongly altered as in fresh water and land molluscs. The primary shell in bivalves as well as scaphopods consists of a single simple plate, which in the case of the bivalves is folded along a middle line by action of a muscle. Right after this musculature is reorganized into that of the following veliger stage. Calcification of the primary shell depends upon the following development, but covers only the valves, not the fold line.

Torsion of the gastropod shell and torsion of the body are independent from each other. Muscles are not responsible for torsion of the body, but retract the body into its shell and may be an aid for the transformation of a bilaterally symmetrical shell into a trochospiral shell (archaeogastropods). An operculum is considered to be a feature that has a shelter function of the embryonic shell of the ancestor to all modern conchifers. It is retained in gastropods where ever there is a free swimming embryonic or larval phase. It may be homologous to the byssus of bivalves and it is lost where the foot is transformed into a funnel (cephalopods), into a pumping device for body liquid (many embryonic pulmonates) and where two shell openings are developed (scaphopods). The development of a siphuncular system separates the cephalopods from

all other conchifers. This feature probably developed at the same time as torsion of the soft body in gastropods (Late Cambrian).

The embryonic development of archaeogastropods, polyplacophorans, scaphopods, proto-branch bivalves, and cephalopods follows a direct course towards adult-organization. This course is obviously direct in cephalopods and masked in others, where during a part of the development the embryo is free swimming.

The development of higher gastropods and most bivalves follows an indirect course with a larval phase between embryo and adult. During a free larval stage, food is collected with the aid of the velum or other ciliary means and a number of special adaptations regarding hard and soft parts of the body occur. Before benthic life is taken up, therefore, both shell and body must be rearranged for the new needs. Metamorphosis characterized this development, which in many ways may be masked when the development occurs within the egg capsule and food for the larval stage is provided by stored nutrients or nurse eggs.

5.2.1 TABELLARISCHE DARSTELLUNG

Eizelle: a) Befruchtung außerhalb des Körpers ist ursprünglich (seit Präkambrium), z.B. Polyplacophoren, Bivalvier, Scaphopoden, Archaeogastropoden. Alle können einfache Brutpflege entwickeln.

b) Befruchtung innerhalb des Körpers (Nachkambrium):

- bei Cephalopoden über Spezialisierung des Arms und Bildung von Spermakapseln,
- bei Gastropoden über Bildung eines Penis.

Eikapsel: a) Bleibt bei Außenbefruchtern einfach und durchlässig (auch bei Cephalopoden).

b) Ermöglicht bei echten Innenbefruchtern (höhere Gastropoden) Sonderbildungen (ab ?Silur):

- Beigabe flüssigen Nährdotters (z.B. *Radix*, *Arion*),
- Nähreier (z.B. *Buccinum*, *Turbinella*),

- Schutz durch undurchlässige Kapselhüllen (z.B. *Neritina*, *Cepaea*).

Furchung: Spiralfurchung ist ursprünglich, wird durch Dottergehalt abgewandelt:

- Verzögerung der Zellteilung am vegetativen Pol (sehr häufig),
- Zellkappentypus (z.B. *Neritina*, *Theodoxus*),
- Keimscheibentypus (z.B. *Sepia*, *Nautilus*), Verlust der Spiralfurchung.

Entodermbildung: a) Unmaskiert, ohne Dotter im Typus der Deuterostomie (z.B. *Viviparus*)

b) Maskiert durch Dotter:

- Urmund schließt sich nach Gastrulabbildung (z.B. *Bithynia*),
- es entsteht kein Urmund mehr (z.B. *Littorina*),
- Entoderm wandert in Körperhöhle vor ihrem Verschluss ein (z.B. *Neritina*),
- Entoderm unterschichtet Ektodermscheibe (z.B. *Sepia*).

Trochophoralarve: Erstmögliche freischwimmende Larvenform der Mollusken.

1. Grundtypus: bei Polyplacophora

2. Abwandlungen:

- a) Hüllglockenlarve bei Vertretern der Solenogastres, Protobranchia, Scaphopoda,
- b) Larve zur Aufnahme von Nährflüssigkeit (z.B. *Viviparus*) oder freischwimmend und Plankton-fressend (z.B. *Teredo*)

3. Bei vielen Mollusken nur kurz oder nicht entwickelt. Wenn nur eine Darmöffnung vorhanden ist, liegt sie am vegetativen Pol (Urmund), wenn beide Öffnungen vorhanden sind, sind dies Mund und After.

Mantelranddrüse: a) Polyplacophoren: erst nach Bildung der ersten Mineralschale und nach Übergang zum Bodenleben.

b) Conchifera: Bildung in der Schalendrüse des Embryos, vor dem erstmöglichen Erscheinen einer Kalkschale.

Schalendrüse: a) Nicht vorhanden bei Caudofoveata, Solenogastres und Polyplacophora, b) vorhanden bei conchiferen Mollusken. Entsteht beim ersten Zusammentreffen von Ento- und Ectodermzellen, unabhängig vom Entwicklungstyp. (? Oberes Kambrium).

Veligerlarve: 1. Typische Larvalform der Conchifera (seit Oberkambrium),

Weichkörper:

a) ursprünglich bilateralsymmetrisch,

b) sekundär trochospiralig,

c) zum Planktonfang umgeformt (höhere Muscheln und Schnecken).

2. Fällt dort aus, wo spätere Schwimmphase auftritt (Cephalopoda) oder wenn keine Larvalphase mehr möglich ist (viele Land- und Süßwassermollusken).

Primärgehäuse: Conchiferentypisches Exoskelett der Larve.

1. a) Grundtyp: bilateralsymmetrisch, einteilig (Scaphopoda),

b) Sekundär zweiteilig (Muscheln),

c) Sekundär trochospiralig (Archaeogastropoden),

d) Trochospiralig (Höhere Gastropoden).

2. Abwandlungen bei Aufgabe des freien Larvallebens:

a) bleibt bis zum Schlüpfen mit Mantelrand verbunden (z.B. Ammonitella),

b) wird elastische Nöhreiersackwand (z.B. *Buccinum*, *Turbinella*),

c) löst sich rasch vom Mantelrand und wird von außen vom Muskelmantel gehalten (z.B. *Sepia*, *Nautilus*, *Radia*) oder über Muskelgewebe von innen verankert (z.B. *Theodoxus*).

Retraktormuskel: Dient dem Rückzug ins Primärgehäuse.

1. Ursprüngliche Form: 1 Paar (Muscheln, Archaeogastropoden);

2. Veränderungen:

a) Trochospirales Gehäuse: ein Spindelmuskel,

b) Bei Aufgabe des Rückzugs ins Gehäuse: breite Gewebefestigung (z.B. *Sepia*, *Spirula*, *Viviparus*, *Physa*).

Operculum: 1. Ursprünglicher Aperturverschluss des Larvalgehäuses (ab ? Oberkambrium); 2. Umwandlung bei Verlust dieser Aufgabe: Muscheln (Klappen schließen Gehäuse) wird zur Byssusdrüse (Oberkambrium);

3. Verlust bei Funktionswechsel des Fußes: a) Trichterbildung (Cephalopoden) (Ordovizium),

b) Fußblasenbildung (Süßwasser und Landpulmonaten) (Spätpaläozoikum).

Torsion: Spaltet die Gastropoden von den restlichen Conchifera (? Oberkambrium):

a) Typus der Weichkörper torsion vor Schalentorsion (Archaeogastropoda) (seit Oberkambrium),

b) Weichkörper torsion in Zusammenklang mit Schaleneindrehung (höhere Gastropoden) (? Silur).

Siphonalsystem: Spaltet die Cephalopoden von den restlichen Conchifera (im Oberkambrium).

Primärgehäuseumbau: a) Scheidet Archaeogastropoden von restlichen Gastropoden, b) Spaltet die Muscheln von den restlichen Conchifera.

Larvale Nahrungsaufnahme: a) nicht vorhanden bei Scaphopoden, Archaeogastropoden, Protobranchiern, b) vorhanden bei höheren Muscheln (Ordovizium) und höheren Gastropoden (? Silur).

Freischwimmende Larve: Velum besitzt Nahrungsrinne, transitorische Organe wie Larvalschale, Larvalherz, Larvalniere entwickeln sich. Ermöglicht Entwicklung von Langzeitveligern, z.B. Tonnaceen (Jura) und pelagische Schnecken z.B. Pteropoden, (Kreide), Heteropoden (Jura).

Kapselentwicklung: a) Bei marinen höheren Schnecken: ähnlich wie bei freier Larvalphase. Meist reversibel, b) Bei Land- und Süßwasserschnecken: weg vom freien Larvalstadium. Irreversibel.

Metamorphose: a) Vorhanden bei Formen mit larvaler Nahrungsaufnahme, b) Nicht vorhanden bei niederen Schnecken und Muscheln, Scaphopoden und Cephalopoden.

Radula: Adulttypisches Organ zur Nahrungsaufnahme. Verlust bei Muscheln (Filterierer) und einigen Schnecken (Parasiten).

5.2.2 EIZELLE UND EIKAPSEL

Die Befruchtung der Eizelle erfolgt bei Archaeogastropoden meist außerhalb des Körpers. Die männlichen Zellen (Spermatozoen) müssen, bevor sie sich mit den Eizellen vereinigen können, deren gallertige Außenhülle, die Kapselhülle und die dünne Membran des Eies durchdringen (Kapitel 2.2.1). Diese Art der Befruchtung außerhalb des Körpers ist die ursprüngliche. Sie ist nicht nur bei Archaeogastropoden anzutreffen, sondern auch bei Polyplacophoren, Scaphopoden, Bivalviern, etwas abgewandelt bei Cephalopoden und wahrscheinlich auch bei Monoplacophoren die Regel. Bei Cephalopoden findet die Befruchtung des Eies im Schutz der Mantelhöhle und im Bereich des

Uterusausganges statt. Die frühen Formen der Mollusken waren aller Wahrscheinlichkeit nach in der Regel getrenntgeschlechtlich.

Eine einfache Form der Brutpflege tritt bei manchen Patellaceen und Fissurellaceen auf. Hier verbleiben die Eier in der Mantelhöhle oder in einer besonderen Bruthöhle des Weibchens und werden von Spermatozoen befruchtet, die mit dem Atemwasserstrom herangeführt werden (Kapitel 2.2.1). Solche Brutpflege ist auch bei einigen Polyplacophoren (PEARSE 1979) und Muscheln (SASTRY 1979) bekannt. Bei Muscheln sind besonders manche Arten des Süßwassers (Sphaeriidae) auf eine weitere Ernährung durch die Mutter angewiesen oder haben eine parasitische Larvalphase (Unionidae) entwickelt.

Nur bei höheren Gastropoden (Neritaceen, Meso- und Neogastropoden, Opisthobranchiern und Pulmonaten) sowie bei Cephalopoden werden die Eier im Körperinneren befruchtet. Sie können nach der Befruchtung einzeln oder zu mehreren zusammen in Kapseln und Gelehen zusammengepackt werden, deren Außenwände relativ undurchlässig sind. Damit kann zwischen Ei und Kapselwand relativ dünnflüssiges Nährmaterial, sogenanntes Eiklar mitgegeben werden und zwar bei den meisten höheren Prosobranchiern (Meso- und Neogastropoden) in sehr unterschiedlicher Menge bei marinen Opisthobranchiern und Pulmonaten in geringer Menge und bei Land- und Süßwasserpulmonaten in großer Menge (Kapitel 5.1.5). Auch Dotterhüllen werden gebildet, wie im Falle von *Littorina saxatilis* (Kapitel 5.1.1). In Eikapseln, deren Innenraum mehrere Eier enthält, können einige Embryonen sich auf Kosten anderer durch Kannibalismus Nahrung verschaffen (z.B. *Theodoxus*, Kapitel 4.3), oder eine Anzahl von Eiern kann von vorne herein als Nähreier vorausbestimmt sein (bei Meso-Neogastropoden, Kapitel 5.1.4). Die um das befruchtete Ei ausgeschiedene Kapsel kann sehr derb und fast undurchlässig werden, wie im Falle der Neritaceen (Kapitel 4.2), bei vielen höheren Mesogastropoden (BANDEL 1976a) und Neogastropoden (BANDEL 1976a,b). Bei Pulmonaten können die Eier von einer Kalkhülle umgeben sein (Kapitel 5.1.6). Bei Süßwasser- und Landpulmo-

naten ist nur ein Ei pro Kapsel vorhanden, sodaß die Entwicklung von Nähreiern hier nicht vorkommt. Bei höheren Prosobranchiern (Neritaceen, Meso- und Neogastropoden) treten häufig Kapseln mit vielen Eiern auf. Hier kann es dazu kommen, daß Nähreier gefressen werden (FIORONI 1967, BANDEL 1975a).

5.2.3 FURCHUNG UND DOTTERGEHALT DER EIER

Die Furchungsschritte, die von der Eizelle zu einer Zellkugel oder Keimscheibe führen sind sehr verschieden ausgebildet. Das extrem kleine Ei von *Viviparus viviparus* teilt sich in ungefähr gleichgroße Zellen auf, sodaß sich schon rasch eine Hohlkugel bildet, deren Außenhaut aus völlig gleichartigen Zellen besteht (Kapitel 5.1.2). Das extrem große Ei von *Sepia* hingegen wird nicht gefurcht, sondern jeder Furchungsschritt ist hier beendet, sobald die jeweilige Furche das Cytoplasma der Keimscheibe durchschnitten hat und die darunterliegende Dottermasse erreicht ist (Kapitel 3.4.1). Zwischen diesen beiden Extremen scheint es kaum eine Verbindungsmöglichkeit zu geben. Die Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden und der Gastropoden lehrt jedoch, daß die Vorfahren beider Gruppen der Mollusken oberkambrische Formen sind, deren Eier denen von heutigen Archaeogastropoden ähnlich waren (Kapitel 3.6).

Bei Gastropoden sind die Eizellen in der Regel größer als jene von *Viviparus viviparus*, was darauf beruht, daß sie mehr Dotter enthalten. Bei der Furchung entstehen keine gleichgroßen Zellen, sondern die ersten vier Zellen des vegetativen Pols im Acht-Zellen-Stadium des Keims sind größer als die vier Zellen des animalen Pols. In den vier größeren Zellen ist Dottersubstanz angereichert und dadurch verläuft ihre Teilung langsamer, als in den protoplasmareichen, dotterarmen Zellen des animalen Pols. Wo dieser Unterschied gering ist, wie bei *Radix* und *Physa* (Kapitel 5.1.5 und 5.1.7) oder bei den mediterranen Trochaceenarten (Kapitel 2.1) erfolgt die Teilung noch streng nach dem Spiraliertyp. Jede Mikromere (Zelle des animalen Pols)

ist gegen die zugehörige Makromere (Zelle des vegetativen Pols) im Acht-Zellen-Stadium nach rechts verschoben. Bei weiterer Teilung entsteht daher ein regelmäßiges Muster, von dem WIERZEJSKI (1905) meinte, daß es die beste Form der Zellteilung darstellt, bei der der Raum möglichst gut ausgenutzt wird und gleichzeitig der Kontakt zwischen den Zellen sehr eng ist. Daher ist die Energieübertragung von Zelle zu Zelle gut gewährleistet. WIERZEJSKI vertrat die Auffassung, daß sich dieser Typus der Zellteilung bei verschiedenen Tiergruppen unabhängig voneinander ausgebildet hat. Das Ei braucht seiner Meinung nach keinen besonderen Stoff, der diesen Typus der Zellorganisation vorherbestimmt.

Demgegenüber vertritt GÖTTING (1974) die Auffassung, daß die spätere Morphogenese bereits in der Oocyte begründet ist. Schon vor der Befruchtung zoniert sich, seiner Meinung nach, das Oocytoplasma. Dieser Prozeß der chemischen und strukturellen Differenzierung soll nach der Befruchtung und während der ersten Furchungsschritte weiterlaufen. Das Verteilungsmuster soll hierbei von Substanzen hervorgerufen werden, die die Lage der Kernspindel beeinflussen und den Furchungsablauf damit bestimmen. GÖTTING vertrat folglich die Auffassung, daß die Spiralfurchung phylogenetisch nur einmal entstanden sei. Diese beiden konträren Auffassungen über die phylogenetische Aussagekraft der Furchung vom Spiraliertypus bestehen im biologischen Schrifttum gleichwertig nebeneinander.

In den Zellen des vegetativen Pols kann nach der Ausbildung des Acht-Zellen-Stadiums so viel Dotter angereichert sein, daß, wie im Falle von *Neritina* und *Theodoxus* (Kapitel 4.3.1), keine weitere Teilung dieser Zellen stattfindet. Die Dotterzellen selber werden nicht mehr vollständig gefurcht, sondern von ihnen lösen sich im Laufe der Embryonalentwicklung nur oberflächlich kleinere Dotterkörper ab, bis sie aufgebraucht sind.

Dottermakromeren am vegetativen Pol sind auch bei anderen höheren Gastropoden anzu-

treffen. Vier etwa gleiche Makromeren besitzt die Mesogastropode *Crepidula* (CONKLIN, 1897) oder die Neogastropoden *Fusus* (FIORONI & PORTMANN 1968) und *Buccinum undatum* (GIESE 1978). Die Dotterzellen können auch verschieden groß sein, wie bei der Mesogastropode *Bursa corrugata* (D'ASARO 1969), oder nur eine Zelle wird besonders mit Dotter befrachtet, wie bei *Thais haemastoma* (D'ASARO 1966). In all diesen Fällen umwachsen die kleinen Zellen des animalen Pols die in ihrer Teilung verlangsamten Zellen des vegetativen Pols, bis sich die Zellkappe über ihnen geschlossen hat. Der Zeitpunkt des Verschlusses ist dabei von der Größe und Konsistenz des zu umwachsenden Makromerenkörpers abhängig. Bei großer Dotterdichte innerhalb der Makromeren, wie bei *Neritina*, bleiben die Makromeren ungeteilt. Bei kleinerer Dotterdichte teilen sich die Makromeren weiterhin vollständig, wenn auch in der Zeit gegenüber den Mikromeren verzögert, wie bei den Archaeogastropoden und bei *Buccinum undatum* (GIESE 1978).

Die strenge Spiralfurchung ist bei Formen mit sehr dotterreichen Zellen, über die Acht-Zellen-Phase hinaus, bei vielen Gastropoden nicht mehr verwirklicht. Bei Cephalopoden wird der Spirallertypus bis auf geringe Spuren in der Anlage der ersten Furchen schon von Anfang an aufgegeben. Die Unterschiede zwischen der flachen einschichtigen Zellscheibe, die bei *Neritina* und *Theodoxus* oder auch bei *Fusus* (FIORNI & PORTMANN 1968) sich über den vier Dottermakromeren des vegetativen Pols ausbreitet, zu der einschichtigen Zellscheibe, die sich auf dem Cephalopodenei anfangs bildet, sind nur graduell. FIORNI (1974) vertritt demgegenüber die Ansicht, daß die partielle Discoidalfurchung der Cephalopoden und die totale Spiralfurchung der übrigen Mollusken keine Übergänge zeigen. Er betrachtet die Cephalopoden als einen Unterstamm der Mollusken, der sich so stark von den anderen absetzt, daß er den auf Weichtier-niveau gebliebenen Klassen gleichwertig gegenüberzustellen sei.

5.2.4 URMUND UND URDARM

Der Prozeß der Bildung des Urmundes und Urdarms wird oft Gastrulation genannt. In der Literatur werden bei der Beschreibung der Embryonalentwicklung der Mollusken diese drei Begriffe in sehr unterschiedlicher Weise angewandt. Die erste Ausdifferenzierung von Entodermzellen ist bei einer Reihe von Embryonalentwicklungen eindeutig beobachtet worden. Sie erfolgt immer recht früh, nämlich in der Phase, in der die Achse des ursprünglichen Keims mit animalen Pol oben und vegetativem Pol unten erhalten ist. Bei *Gibbula* entsteht Entoderm nach der Vierundsechzig-Zellen-Phase (ROBERT 1902), bei *Viviparus viviparus* nach der Vierundzwanzig-Zellen-Phase (Kapitel 5.1.3), bei *Physa* nach der Achtundzwanzig/Neunundzwanzig-Zellen-Phase (Kapitel 5.1.5). Die Bildung der ersten Entodermzellen fällt oft mit dem Verschuß der äußeren Zellhülle um die dotterreichen Zellen des vegetativen Pols zusammen (D'ASARO 1966, 1969), kann aber auch lange vorher erfolgen, wie bei *Neritina* und *Theodoxus* (Kapitel 4.3.1) oder ist, wie bei Cephalopoden und Pulmonaten, unabhängig davon (Kapitel 3.5 und 5.1.5 bis 5.1.7). Bei *Sepia* ist dieser Zeitpunkt erreicht, wenn die einschichtige Ektodermscheibe vom Rand der Keimscheibe mit Entodermzellen unterschichtet wird.

Damit ist auch die Lage dieser ersten Entodermzellen ganz unterschiedlich ausgebildet. Bei *Viviparus viviparus* beginnt sich nach der Vierundzwanzig-Zellen-Phase der vegetative Pol der Hohlkugel einzuwölben und mit der Zweiunddreißig-Zellen-Phase allmählich einen Darm zu bilden. Die für die Entwicklung dieses extrem kleinen Keims benötigte Energie kann nun durch Nahrungsaufnahme durch den Urmund hindurch sichergestellt werden.

Die Molluskeneier enthalten aber in der Regel genug Dottersubstanz und damit Energie, sodaß während dieser Entwicklungsphase noch keine Energiezufuhr von außen gebraucht wird. Das ist nicht nur bei Formen der Fall, die dotterreiche Makromeren besitzen, sondern auch dort, wo sich anfangs eine Zellhohlkugel

gebildet hat, deren Entoderm sich ebenfalls in einer Einwölbung des vegetativen Pols gebildet hat, wie es bei *Bithynia tentaculata* der Fall ist. Bei dieser Süßwassermesogastropode beobachtete HESS (1956), wie sich der Urmund nach der Einwölbung des Urdarmes wieder schließt. Die Bildung eines Urdarmes bei *Viviparus* und auch bei *Bithynia* erfolgt rasch und ist schon nach zwei Tagen abgeschlossen. Bei Gastropoden, deren Urdarm sich in einem dottergefüllten Keim bildet, ist dieser Vorgang langsamer. Bei Land- und Süßwassergastropoden wie *Radix* (Kapitel 5.1,5) bleiben die Entodermzellen auf der Außenhülle des Keimes bis sie sich schließlich, bei der Einwölbung des endgültigen Mundes und Enddarms, ins Körperinnere verlagern. Obwohl die Eier dieser beiden Süßwasserschnecken recht klein sind, können sie auf die schnelle Bildung eines Darmes verzichten, da sie in der Lage sind, über Zellvakuolen Eiklar aufzunehmen. Das ist nicht nur bei Pulmonaten so, sondern kann auch bei anderen Süßwasser- und Landformen der Gastropoden ähnlich sein (FIORONI & SCHMEKEL 1975).

Der Ablauf der Ontogenese wird durch die phylogenetische Vergangenheit der betreffenden Tierform beeinflusst. SALVINI-PLAWEN (1969) äußerte daher die Meinung, daß bei den meisten ursprünglichen Larven der Mollusken, zu denen er auch die der Archaeogastropoden (*Patella*) zählt, der Enddarm fehlt und erst während der Metamorphose durchbricht. Der Autor schließt aus der späten Anlage des Enddarms bei Mollusken, daß sich hier im Sinne der "Biogenetischen Regel", auf afterlose, den Turbellarien ähnliche Ahnen schließen ließe. Bei anderen Mollusken soll der Enddarm bereits genetisch stärker fixiert sein und daher in der Anlage auch ontogenetisch vorgezogen werden.

Die Entwicklung des Entoderms bei Archaeogastropoden ist jedoch in keiner Weise von den höheren Gastropoden mit etwa gleichgroßen Eiern trennbar. Man kann also auch mit gleicher Berechtigung den umgekehrten Schluß ziehen, daß nämlich die dotterärme-

ren Eier von *Viviparus* und *Bithynia* den ursprünglicheren Typus der Ontogenese darstellen und damit die Entwicklungsgeschichte der Mollusken widerspiegeln. Demnach wären die Mollusken dann Deuterostomier, bei denen der Urmund zum After wird. Das läßt sich auch nicht einfach umkehren, wenn man, wie FIORONI (1979), davon spricht, daß *Viviparus*-Embryonen in der Gastrulaphase durch den Anus Eiklar aufnehmen. Wenn sie durch diese Öffnung hindurch Nahrung aufnehmen, so ist das zu dieser Phase der Mund, auch wenn er später zum Anus wird. SALVINI-PLAWEN (1969) wertet Deuterostomie auch als "ein an sich nicht abtrennendes Merkmal", weil auch seiner Ansicht nach *Viviparus* deuterostom ist. Gegen die Annahme, daß der Urmund bei *Viviparus* ein vorgezogenes, nur den höheren Mollusken zukommendes Merkmal ist, spricht zweierlei. Einmal bildet sich der Urmund auch bei anderen Arten als *Viviparus*, wird aber wieder verschlossen, und zum anderen sind während seiner Bildung bei *Viviparus* noch keinerlei andere Organanlagen vorhanden. Falls man den Fall von *Bithynia* und *Viviparus* als den ursprünglichen betrachten möchte, so ergäbe sich aus den gleichen "Biogenetischen Regel", daß sich die Mollusken von Vorfahren herleiten, deren Mund zum After wurde und die einen durchgehenden Darm besaßen, also keinesfalls den Turbellarien ähnlich waren.

Die Stammesgeschichte ist als Folge von abgewandelten Embryonalentwicklungen zu verstehen, die im Sinne der Anpassung an das Entwicklungsmilieu verändert wurden (BONIK, GRASSHOFF & GUTMANN 1979). WIERZEJSKI (1905) drückte das so aus: "In der tierischen Ontogenie wird das Passende und Ausgiebigste unter möglichster Schonung des Kräftevorrats geleistet. Hierdurch werden nicht nur passende Organisationen, sondern auch ontogenetische Entwicklungsweisen gezüchtet". Beherzigt man diese Aussagen, so wird es einem nicht leicht gemacht, mit der Entscheidung darüber, welche der beiden Anwendungen der "Biogenetischen Regel" vorzuziehen ist (Kapitel 5,2,7).

5.2.5 TROCHOPHORALARVE

Der Begriff "Trochophora" stammt ursprünglich von HATSCHEK (1878) und benennt die mit zwei Wimperreihen versehene Larve der Anneliden. Die Trochophoralarve im eigentlichen Sinne ist die Larvenform im Meere lebender Anneliden. Innerhalb der Gastropoden tritt eine Trochophoralarve, GÖTTING (1974) zufolge, nur bei Archaeogastropoden als freischwimmende Larve auf. Dann soll sie nur für ganz kurze Zeit der Trochophora der Anneliden ähneln, ehe sie sich durch die Anlage des Fußes und der Schalendrüse eindeutig als Molluskenlarve zu erkennen gibt. Auch FIORONI (1979) nimmt an, daß bis zur Bildung einer symmetrischen Trochophoralarve die Entwicklung der Anneliden mit der der Mollusken gleichartig verläuft und daß sie anschließend auseinandergehen.

SALVINI-PLAWEN (1980) meinte hingegen, daß die Anneliden-Trochophora in keiner Phase mit der Trochophora-Larve der Mollusken gleichzusetzen sei. Die Trochophoralarve der Mollusken stelle im Gegensatz zur echten Trochophora nur ein lokomotorisches und gleichgewichtsstabilisiertes Gebilde dar, welches mit seinem Ziliensystem keine Nahrung aufnehmen kann. Er nennt die Trochophoralarve der Mollusken daher eine Pseudotrochophora. Unter den symmetrischen Larven der Mollusken sollen, seiner Meinung nach, die Hüllglockenlarven den ursprünglichen Larventypus darstellen, da sie bei systematisch so weit entfernten Gruppen wie Solenogastres, Protobranchia und etwas abgewandelt bei Scaphopoden auftreten. Aus diesem Typus der Larve soll sich die Trochophoralarve (Pseudotrochophora) und der Veligertypus entwickelt haben, indem die bewimperte Hülle auf ein oder zwei Wimperkränze schrumpfte.

Eine symmetrische Trochophoralarve tritt bei Mollusken aber nicht nur dort auf, wo sie der Verbreitung im Raume dient, wie bei einigen Muscheln, etwa den Protobranchiern, den Polyplacophoren und den Solenogastres, sondern auch bei *Viviparus*, wo eine Larve mit gleicher Gestalt dazu dient,

den Embryo durch die Nährflüssigkeit zu bewegen. Hier ist die Larve anfangs radialsymmetrisch bis die Mesodermzellen einen ventralen Streifen ausbilden, womit eine Bilateralsymmetrie erreicht wird. Frei im Meer schwimmende Larven der Muschel *Teredo* in der Entwicklungsphase der Trochophora können ebenfalls Nahrungspartikel aufnehmen, noch ehe eine Schalendrüse in Erscheinung tritt und noch vor dem Umbau zur Veligerlarve.

Bei Gastropoden ist die Phase einer freien, symmetrischen Trochophoralarve nirgends entwickelt. Trochophoraähnliche Larven sind eigentlich schon Veligerlarven, da eine Schalendrüse vorhanden ist. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen auch bei vielen höheren Muscheln vor (WALLER, 1981), wo sich der Wimperkranz der Larve kurz vor oder kurz nach der Schalendrüse bildet (Kapitel 5.2.11).

BONIK, GRASSHOFF & GUTMANN (1979) zeigten, daß auf Grund der gleichen Selektionsbedingungen stammesgeschichtlich sehr entfernt verwandte Tiergruppen zu sehr ähnlichen Larven gekommen sein können. Das Fehlen oder Auftreten der Trochophoralarve ist, ihren Analysen zufolge, nicht von großer phylogenetischer Bedeutung. Dieser Aussage ist für die Mollusken voll zuzustimmen. Eine Trochophoralarve kann hier auftreten oder auch nicht, sie kann ohne Nahrungsaufnahme nur der Verbreitung dienen, oder auch Nahrung aufnehmen.

5.2.6 SCHALENBILDUNG OHNE SCHALENDRÜSE

Die Polyplacophoren besitzen keine Schalendrüse und bilden dennoch im Übergang vom larvalen Leben als Trochophoralarve zum Bodenleben als Käferschnecke eine feste Schale aus, die das kriechende Tier vollständig bedeckt.

Die Trochophoralarve der Polyplacophoren entwickelt sich aus dotterreichen Eiern ganz ähnlicher Dimension, wie bei Archaeogastropoden. Die Embryonalentwicklung kann sich im Ei vollziehen oder als freischwimmende Trochophoralarve verlaufen, wobei die zur

Entwicklung nötige Energie als Dotter im Ei gespeichert ist. Die im Ei ablaufende oder sogar in die Brutkammer des Weibchens verlegte Embryonalentwicklung unterscheidet sich nur unwesentlich von der Entwicklung bei freischwimmenden Larven, wie auch bei den Archaeogastropoden.

Bei der Herausbildung der rundlichen Trochophoralarve entwickelt sich in den dotterreichen Eiern kein offener Urmund (KOWALEVSKY 1883). Vor dem Übergang zum Bodenleben streckt sich die Larve entlang ihrer Längsachse und bildet eine plane Seite (die Kriechsohle) und eine gewölbte Seite (den Rücken). Die Zellen des Rückens scheiden eine Kutikula ab, die anfangs nur den hinteren Teil des Rückens bedeckt (Abb. 108). Der Wimperkranz des Prototrochs ist in dieser Phase noch vorhanden und das Tier kann sowohl schwimmen als auch kriechen. Eine mineralisierte Radula markiert den Mund, und Augen sind links und rechts auf den Seiten unter dem Wimperkranz anzutreffen.

Die von den Zellen des Rückens ausgebildete Kutikula wird anschließend durch sieben organische Querspangen gegliedert (PEARSE 1979, Fig. 17); (Abb. 108B). Als erste mineralische Bildung treten randliche Aragonitstachel auf, dann bilden sich sieben mineralische Querspangen (Abb. 108C). Die Vergrößerung besonders der vorderen Spangen geht mit einer Verlagerung des Wimperkranzes nach vorne einher, sodaß die Zilien schließlich verschwinden und die Kutikula sich über die Oberfläche des Vorderteils ausbreitet (Abb. 108). Damit ist das Tier endgültig benthonisch geworden und hat eine mineralische Schalenkappe gebildet, die nach der nachgezogenen Bildung der achten Spange im zuletzt bedeckten Kopfbereich aus acht Spangen und einem stachelbesetzten Gürtel besteht.

In der organischen Kutikula bilden sich zuerst die mineralischen Schalenspannen und erst im Anschluß daran differenziert das Gewebe des Rückens eine Periostracumgrube aus (HAAS, KRIESTEN & WATABE 1979), die nach Meinung von HAAS (1972, 1982) und

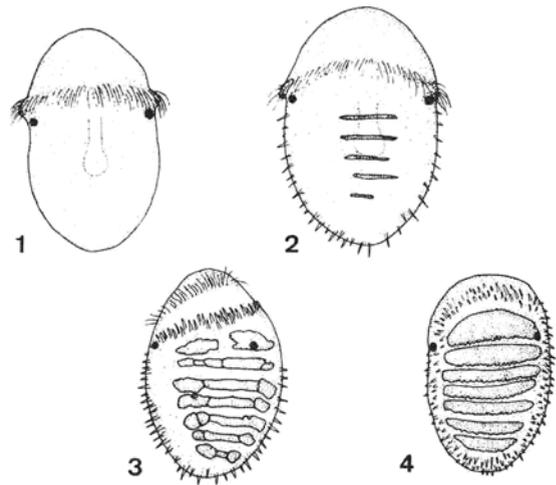


Abb. 108. Aufeinanderfolgende Stadien der Schalenbildung bei *Ischnochiton* aus dem Mittelmeer. Der Rücken bedeckt sich im hinteren Teil mit einer Kutikula (1), die Querstreifen ausbildet (2). Im Bereich dieser Streifen erfolgt eine erste, unregelmäßige Kristallisation von Aragonit (3), die zu geordneten Querstangen werden (4).

Consecutive stages of shell formation in *Ischnochiton* with an organic cuticula at first (1), which develops transversal ridges (2), into which aragonite crystallites grow (3), which only later unite to a regular shell (4).

HAAS & KRIESTEN (1974) der Periostracumgrube der Conchiferen entspricht. Der Mantelrand nimmt in der Folge seine Funktion auf und scheidet eine organische Außenschicht ab, unter deren Schutz die Kalkschale gebildet wird. Sie ersetzt somit beim heranwachsenden und adulten Tier die Kutikula, die die Larve im Übergang zum Bodenleben ausgeschieden hatte.

5.2.7 DISKUSSION DER MODELLVORSTELLUNGEN ZUR HERLEITUNG DER ERSTEN MOLLUSKEN

POJETA & RUNNEGAR (1976) legten dar, daß die Mollusken im frühen Kambrium bereits durch napfförmige Schälchen vertreten sind. Die Vorfahren der ersten fossil erhaltenen Mollusken lebten demnach bereits vor dem Anbruch des Kambriums. Zur Herleitung dieser noch schalenlosen, auf jeden Fall kalkschalenlosen, ersten Mollusken gibt es zwei grundsätzlich verschiedene Vorstellungen. Das eine Modell wird durch SALVINI-PLAWEN (1980) vertreten und von RUNNEGAR & POJETA, wie auch von YOCHELSON (1978), im wesentlichen akzeptiert. Die Vorfahren der Mollusken

sollen demnach den Plattwürmern ähnliche, unsegmentierte Tiere gewesen sein. Das andere Modell, in jüngster Zeit, vor allem durch GUTMANN (1974) und einer Reihe von Mitarbeitern vertreten, leitet die Mollusken aus segmentierten, den Anneliden ähnlichen Vorfahren ab. Was für den einen Segmentationsreste sind, sind für den anderen sekundär vervielfältigte Organe. Eine große Belebung hat die Diskussion durch die Entdeckung der rezenten Monoplacophoren, einer immer noch recht problematischen Gruppe, erfahren, doch sind die Argumente im wesentlichen gleich geblieben.

SALVINI-PLAWEN sieht eine kontinuierliche Differenzierungsreihe, die von axialen Protostomiern, wie seiner Ansicht nach die Cnidarier sie bilden, über die verlagerte Protostomie ohne Anus, wie sie bei den Plathelminthes anzutreffen ist, zu den Mollusken mit einer verlagerten Protostomie mit Anus führt. Die Abänderung der Achsenverhältnisse und damit die Verlagerung des Blastoporus aus der Primärachse (vom animalen zum vegetativen Pol) heraus nach vorne und unten entsteht, seinen Vorstellungen zufolge, in Abhängigkeit zur Anpassung an die Nahrungsaufnahme benthischer Organismen.

SALVINI-PLAWEN hat sich bei seiner Ableitung vornehmlich von der Organisation der wurmförmigen rezenten Molluskenklassen Caudofoveata und Solenogastres leiten lassen, die keine fossile Geschichte hinterlassen haben. Er stellt sich die hypothetische Urmolluske als einen wurmförmigen, langgezogenen Organismus vor, der eine unten gelegene, flache Gleitoberfläche besitzt und eine oben gelegene, gerundete, kutikuläre Körperhülle, in der Aragonit-schuppen und Nadeln eingelagert sind. In diesem hypothetischen Tier soll die Mantelhöhle hinten in der Nähe des Anus gelegen, der Darm gestreckt und der Mund mit einer Radula versehen sein. Das Tier soll sich über eine Hüllglockenlarve entwickelt haben.

Dieser hypothetischen Urmolluske folgte in der nächst höheren, ebenfalls hypothetischen Organisationsphase, ein schon den

Solenogastres und Polyplacophoren ähnliches Tier, in dem sich die basale Gleitfläche (Fuß) vom Kopfbereich absetzt und der Mantelsaum sich nach vorne erweitert. Durch eine Konzentration der Aragonitkristallisation in der dorsalen Schalenhülle sollen sich einerseits sieben mineralische Streifen herausgebildet haben, die, miteinander verschmolzen, die sieben bis acht Schalenplatten der Polyplacophoren bilden, andererseits sollen sich die Mineraleinlagerungen der Kutikula zu einem napfförmigen Schälchen zusammengefügt haben. Damit wäre, SALVINI-PLAWEN's Auffassung nach, die von HAAS (1982) noch untermauert wurde, der erste Vertreter der Conchifera entstanden. Da diese Formen aus einem Organisationsbereich der Tierwelt entstammt sein sollen, die der Ausbildung segmentierter Organismen, wie der Anneliden vorgeschaltet sind, soll auch die Hüllglockenlarve (Pericalymna) ein Relikt aus dieser Zeit sein. Aus ihr sollen sich dann unabhängig voneinander die Larve der Anneliden, der Sipunculiden und der Mollusken herausgebildet haben, indem die Hülle zu einem oder mehreren Ringen reduziert wurde.

Aus der Vielzahl der Varianten hierzu sei das Modell von STASEK (1972) und STASEK & MCWILLIAMS (1973) erwähnt. Diese meinten, daß ein frei lebender Plattwurm auf seinem Rücken eine Schleimschale entwickelt habe, die zunehmend fester zu einer Kutikula wurde und schließlich verkalkte. Die Überdeckung der Körperhülle soll dann zur Folge gehabt haben, daß die Weichteile sich umorganisieren mußten und hinsichtlich der Muskulatur und des Gasaustausches Neuerungen geschaffen werden mußten. Dabei sei Herz, Coelom und Kiemen entstanden. Um die Beweglichkeit zu erleichtern, habe sich die Kutikula von der Unterseite des Körpers abgehoben, wodurch die Mantelfalte, die Mantelhöhle und der abgesetzte Fuß entstanden.

Hinsichtlich der Larve dieser vorkambri-schen hypothetischen Mollusken hat STRATHMANN (1978) ein eigenwilliges Modell entwickelt. Daraus, daß Muscheln und Schnecken den Mechanismus des gegenläufigen Zilienbandes in ihren Veligern besitzen,

schließt er, daß beide von gemeinsamen Vorfahren herstammen. Dieser Mechanismus soll nämlich schon im frühen Kambrium ausgebildet gewesen sein und auch im Lebenszyklus der Monoplacophoren vorhanden gewesen sein. Diese sind, seinen Vorstellungen nach, die wahrscheinlichen Vorfahren der Käferschnecken, wie auch der anderen Conchiferen. Das gegenläufige Zilienband soll einen primitiven Nahrungserwerb der Spiraler-Trochophora widerspiegeln und bei Protostomlern, Scaphopoden und Archaeogastropoden sekundär wieder verloren gegangen sein.

Das Modell von GUTMANN (1974) ist zwar auch spekulativ und geht von rein hypothetischen Organismen aus, ist aber biomechanisch detailliert durchdacht und beruht nicht nur auf Formenvergleich. Ein vielkerniger Einzeller soll sich zu einem "Gallertoid"-Organismus mit Zilienbesatz umgeformt haben (BONIK et al. 1976, 1979). Der muskelverspannte Gallertoid soll sich schrittweise mit einem zentralen Darmrohr versehen haben. Eine Organisation dieser Art ist in den heutigen Ctenophoren verwirklicht. Der Übergang zum Bodenleben soll durch die Schlängelbewegung erleichtert worden sein. Hierzu mußte sich der Körper in die Länge strecken und dreidimensional durch Muskeln verspannt werden, damit keine unkontrollierte Körperverformung stattfinden konnte. Damit die Schlängelbewegung nicht durch die steife Gallerte behindert wurde, soll das Tier in der Folge neben dem Darm Flüssigkeitsräume eingebaut haben (späteres Coelom), die wegen der Notwendigkeit der Querverspannung und Darmaufhängung nur segmentär angeordnet werden konnten. So sei ein radialsymmetrisches, segmentäres Tier entstanden. Auf dem Boden lebend, ist nur die horizontale Schlängelbewegung sinnvoll. Daher wurden die Flüssigkeitsräume nur links und rechts vom Darm eingebaut. Das Tier wäre bilateralsymmetrisch geworden. Das hypothetische Wesen soll sieben bis neun gleiche Segmente aufgewiesen haben. Im Übergang zur Urmolluske bildet sich, dieser Vorstellung nach, eine Kriechsohle, denn der schlängelnde Vorfahr konnte nur schlecht auf Hartboden kriechen, da er sich nur un-

zulänglich abzuflachen vermochte (BONIK, GRASSHOFF, GUTMAN & KLEIN-RÖDDER 1977). Durch die gitterartige Verstärkung der Muskeln an der Bauchseite bildet sich ein Kriechfuß, eine Radula (das Raspelorgan der Mollusken) entsteht, und auf der Rückseite bilden sich Schalenteile in metamerer Ausbildung. Diese dienten einerseits der Versteifung und halfen daher eine rückwärtige Muskelwand einzusparen, andererseits als Schutz. Die Segmente konnten sich zu einer einheitlichen Schale zusammenschließen. Das Coelom wird dorsal verdrängt und teilweise reduziert (GUTMANN 1974).

5.2.8 BILDUNG DER SCHALENDRÜSE

Das Ende der Trochophoraphase ist durch das Auftreten einer Schalendrüse gekennzeichnet. In einem Bereich des dorsalen Ektoderms zwischen Zilienkranz am animalen Pol und Urmund am vegetativen Pol verändert sich das Gewebe in einer Weise, daß es zur Schalendrüse wird. Dieses Gewebe unterscheidet sich durch die Form seiner Zellen deutlich vom restlichen Ektoderm. Die Zellen sind meist höher und enger nebeneinander gestellt, sodaß ein verdicktes Zellpolster in Erscheinung tritt.

RAVEN (1952) und HESS (1956) wiesen nach, daß die Schalendrüse dort entsteht, wo der Urdarm von innen die Außenwand des Embryos berührt. In der Regel tritt die Schalendrüse sehr früh in der Ontogenese auf, aber immer nach Bildung des Entoderms. Dies gilt für Archaeogastropoden, Neritaceen und höhere Gastropoden in gleicher Weise, wie für Cephalopoden.

Das Fehlen einer Schalendrüse setzt die Solenogastres, Caudofoveata und Polyplacophoren schon in diesem frühen Entwicklungsstadium der Embryonen endgültig von den Conchifera ab. Diese drei Molluskenklassen haben wohl nie Vorfahren besessen, die eine Schalendrüse ausbildeten (HAAS, 1982). Da mit Sicherheit seit der Auseinanderentwicklung der verschiedenen Gruppen der Conchifera eine Schalendrüse vorhanden war, ist ihr Entstehen zeitlich in das späte Kambrium, möglicherweise auch früher anzusetzen.

Den beiden Gruppen gemeinsame Merkmale, wie zum Beispiel das Vorhandensein einer Radula reichen in ihrer Entstehungsgeschichte noch weiter zurück.

5.2.9 FUNKTIONSAUFNAHME DER SCHALENDRÜSE

Die Schalendrüse (= Schalenfeld) ist bei verschiedenen Conchifera etwas unterschiedlich aufgebaut. Bei den meisten marinen Prosobranchien besteht sie aus einem verdickten Polster hoher Zellen. Bei *Radix*, *Physa* und *Cepaea* bildet der Hauptteil der Schalendrüse ein gewölbtes Polster von Drüsenzellen umgeben von einem Wulst von fibrillären Zellen (Muskelmantel). Bei *Sepia*, *Succinea* und *Arion* ist die ganze Schalendrüse von einem Wulst umwachsen und wird vor der Aufnahme ihrer Funktion nach außen hin überdacht.

Mit der Aufnahme der Schalensekretion wird das Schalenfeld gestreckt. Die erste Schale besteht aus einer winzigen Scheibe, die in der Regel anfangs in allseitigem Wachstum vergrößert wird. Die Drüsenzellen, die die Schale ausscheiden, wandern auseinander und bilden den Teil des Mantelrandes, der zur Periostracumgrube wird. Aus der runden Schalendrüse wird mit Beginn der Schalensekretion demnach der ringförmige Mantelrand.

Die unterschiedliche Gestalt der Schalendrüse beruht auf der verschiedenartigen Abfolge der Ausbildung der drei Mantelgewebetypen. Ist nur eines der Drüsengewebetypen verantwortlich für die Abscheidung der organischen Schale vorhanden, wie bei *Gibbula*, *Cantharidus*, *Neritina*, *Littorina*, *Thais* und *Buccinum*, so ist die Schalendrüse ein flaches, eventuell etwas eingewölbtes Gebilde. Ist neben dem Drüsengewebe schon ein Muskelmantel entwickelt, der das Drüsenzellpolster umgibt, so ist die Schalendrüse eine Grube (z.B. *Radix*, *Physa*, *Cepaea*). Hat sich der Muskelmantel über den Drüsenzellen geschlossen, so haben wir den Fall von *Sepia*, *Succinea* und *Arion*. Im ersteren Fall ist das anfänglich gebildete Schälchen mit den Drüsenzellen verbunden und wird durch sie am Weichkörper festgehalten. In

den beiden anderen Fällen löst sich nach der Bildung einer ersten organischen Kappe das Schälchen von den Drüsenzellen ab und die Gewebesohlenverankerung erfolgt über Zellen des Muskelmantels. Diese befestigen sich mit der Außenseite der Schale und die Schale wird von den Schalendrüsenzellen verkalkt. Für *Lymnaea stagnalis* sind diese Verhältnisse histochemisch (TIMMERMANS 1969) und ultrastrukturell (KNIPRATH 1975, 1977) dargestellt worden. TIMMERMANS zeigte auch, daß bei *Lymnaea* vor der Auswölbung bzw. Streckung des Schalenfeldes drei verschiedene Bereiche entwickelt sind, die auch in der Folge bestehen bleiben. KNIPRATH wies nach, daß auch die Funktion dieser Bereiche von Anfang an festgelegt ist.

Die verschiedenen Zonen des Schalenbildungsbereichs wandern unter Zellvermehrung auseinander. Hinter der Front der Drüsenzellen des Mantelrandes, die das Periostracum abscheiden, entstehen die Mantelzellen, die bei *Lymnaea*, *Radix*, *Physa* und anderen Pulmonaten sowie auch den Mesogastropoden *Marisa*, *Ampullarius* und *Bithynia* schon Kalk abscheiden, bei marinen Gastropoden, wie auch *Sepia*, aber erst später mit der Kalkbildung beginnen. Die Zellen des Muskelmantelsaumes entwickeln sich bei den Formen, deren Schalendrüse noch keinen Zelltypus dieser Art aufweist, später, meist erst nach der Ablösung der Schale vom Drüsenmantel. Die Schale wird bei diesen Arten auch nicht vom Muskelmantel mit dem Gewebe verankert, sondern von Muskelsträngen.

Die Ausglättung des Schalendrüsensbereichs, oft Schalendrüsenevagination genannt, erfolgt dadurch, daß die Körperoberfläche hier gespannt wird. Bei *Viviparus*, *Marisa*, *Radix*, *Lymnaea* und *Bradybaena* erfolgt dies durch Flüssigkeitspolster, die den Körperbereich zwischen Darm und Schalendrüse auswölben. Diese Polster werden aus der über den Darm aufgenommenen Nährflüssigkeit der Eikapsel gebildet. Bei *Gibbula*, *Cantharidus*, *Neritina*, *Theodoxus*, *Littorina*, *Thais*, *Buccinum* und *Turbinella* sowie vielen anderen marinen Gastropoden ermöglicht der Verschluss des Urmundes (Blastoporus) und die späte Ausbildung eines zum Urdarm vorstoßenden Mundes

und Vorderdarms die Aufblähung des Eingeweidesackes durch einfache Innendruckerrhöhung.

Bei *Sepia* bildet sich das erste Schälchen zur gleichen Zeit mit der Abhebung der Embryokappe vom Dotterei (Kapitel 3.4.1). Dabei wird das Epithel der Schalenhöhle gestreckt und das Schälchen ausgeschieden. Der Abschluß der Schalenhöhle erfolgt durch neben der Schalendrüse liegendes Gewebe und nicht durch Schalendrüsenzellen. Man kann also nicht davon sprechen, daß die Invagination der Schalendrüse bei *Sepia* im Gegensatz zu Mollusken mit Außenschale erhalten bleibt (FIORONI 1967, 1974).

5.2.10 SCHALE UND UMBAU DES WEICHKÖRPERS

Wenn ein Teil des Körpers des Embryos mit Mantelgewebe und einer von ihm ausgeschiedenen Schale bedeckt wird, paßt sich seine Organisation den neuen Verhältnissen an. Der von der Schale umhüllte Teil des Körpers wird zum Eingeweidesack und der aus der Schale hervorragende Teil zum Fuß-Kopf-Bereich. Der ursprüngliche Wimperkranz der Trochophoralarve kann keinen zum Schwimmen ausreichenden Wasserstrom mehr erzeugen, sodaß die Zilien sich auf zwei Auswüchse (die Velumlappen) verlagern. Der Fuß kann nicht mehr, wie bei den Polyplacophoren (Kapitel 5.2.6) entlang einer Seite gebildet werden, sondern kann nur im vorderen, nicht von Schale umhüllten Teil wachsen. Die Position des Urmundes oder Anus am vegetativen Pol, d.h. die ursprüngliche Protostomier-Achse im Sinne FIORONI's (1974) (? Deuterostomier-Achse) wird verlassen und der Darm wird eingekrümmt damit beide Darmöffnungen außerhalb der Schale gelegen sind.

Der Selektionswert des Exoskeletts einer Larve liegt darin, daß es den Weichkörper schützt. Damit der Körper sich in die Schale zurückziehen kann, braucht er geeignete Retraktormuskeln. Die Schale ist dabei nur im apikalen Gehäuseteil mit dem Weichkörper verankert. Der Schaleninnenraum ist groß genug, um den ganzen

Weichkörper aufzunehmen. Bei den Archaeogastropoden sind all diese Voraussetzungen erfüllt (Kapitel 2.1). Solange der Weichkörper noch nicht in die Schale hineinpaßt, bleibt diese noch fest mit ihrem Bildungsgewebe, dem Mantelrand, verbunden. Sobald sich die Schale vom Mantelrand löst, wird sie genutzt.

Bei den Neritaceen zeigt sich, daß vom ursprünglichen Entwicklungsablauf abgewichen werden kann, in der Zeit in der die Larve sich im Inneren der Eikapsel befindet (Kapitel 4.3.1). Der Mantelrand löst sich hier vom Schalenrand bevor das Gehäuse den Weichkörper aufnehmen kann. Beim Schlüpfen der Larve aus der Eikapsel ist aber auch hier ein Exoskelett mit voller Schutzfunktion vorhanden.

Bei marinen Arten der höheren Gastropoden, deren Junge als Veligerlarven schlüpfen, wird im allgemeinen das Primärgehäuse in fester Verbindung zum Mantelrand in seiner vollständigen Größe ausgeschieden (wie bei den Archaeogastropoden). Ein Retraktormuskel tritt erst in Erscheinung, wenn sich der Mantelrand löst und die volle Gehäusegröße des Schlüpfings erreicht ist. Das Gehäuse bleibt in der Regel unverkalkt oder enthält nur sehr geringe Kalkeinlagerungen. Es bleibt also leicht und an die freischwimmende Lebensweise der Larve angepaßt (Kapitel 5.1.1). Die späte Verkalkung des Primärgehäuses bleibt auch bei Formen mit im Gelegetinneren ablaufender Larvalphase erhalten (z.B. *Littorina saxatilis*, *Buccinum undatum*), obwohl es hier zu mannigfacher Abwandlung der Gehäusegestalt und -dimension kommen kann (Kapitel 5.1.2 und 5.1.4).

Bei Schnecken des Landes und des Süßwassers, wie auch bei Cephalopoden, nehmen die Abwandlungen vom ursprünglichen Konzept zu, da sie keine freischwimmende Larven haben,

5.2.11 SCHALENBILDUNG BEI MUSCHELN UND
SCAPHOPODEN

a) Muscheln: *Mytilus edulis* besitzt etwa 0,08 mm und *Ostrea edulis* etwa 0,15 mm große Eier. Hieraus entwickeln sich, wie bei den Archaeogastropoden, gefüllte Zellkugeln, die sich schnell teilenden Mikromeren umwachsen die dotterreichen Makromeren. Gleichzeitig mit der Ausformung eines Wimperkranzes entsteht eine Schalendrüse (SASTRY 1979, Fig. 39; WALLER 1981, Fig. 1). Die Trochophoraphase ist bei beiden Muschelarten nur im Ansatz ausgebildet und bereits in der Umformung zur Veligerlarve begriffen.

Die Schalendrüse beginnt beim Auseinanderwandern der Mantelzellen über den Eingeweidesack in ganz gleichförmiger Weise die Abscheidung einer organischen Primärschale von rundem bis ovalem Umriß. Sobald der Eingeweidesack von der Primärschale eingehüllt ist, löst sich der Mantelrand vom Schalenrand ab und der Weichkörper ist nur in zwei runden oder ovalen Bereichen auf dem rückwärtigen Teil der beiden Flanken der runden bis ovalen Primärschale verankert. Die Entstehung eines freien Mantelrandes in dieser Phase des Übergangs von der Primärschale (Prodissoconcha I) zur Sekundärschale (Prodissoconcha II) beobachtete auch OCKELMANN (1965). An den beiden Verankerungsstellen des Weichkörpers zum apikalen Ende der Schale wird in der Folge durch Muskelzellen ein Zug ausgeübt. Dies erfolgt bei den Larven von *Mytilus* und *Ostrea* in ähnlicher Weise, wie VOGEL & GUTMANN (1980, Fig. 2) in ihrer hypothetischen Rekonstruktion des Überganges vom Vorbivalvier mit einer einteiligen napfförmigen Schale zum Bivalvier mit zwei Klappen darstellten. Nur gingen sie davon aus, daß die Verformung des einteiligen Gehäuses zum zweiklappigen Gehäuse beim jugendlichen (nicht embryonalen) Tier erfolgte. Bei der Primärschale von *Mytilus* und *Ostrea* bewirkt dieser auf beiden Seiten gleichförmig ausgebildete Zug, daß die einteilige Schale eine Knicklinie bildet und somit in zwei D-förmige Klappen umgeformt wird. Der hierbei ausgeübte Zug hinterläßt

auf der organischen Schale Spuren. Bei *Mytilus edulis* bilden sich hierbei um die beiden Muskelansätze herum ringförmige Runzeln und zur Knickstelle hin verlaufen einzelne Falten (Abb. 109). Bei *Ostrea edulis* ist die Muskelnarbe weiter auf der Mitte der Klappen als ovales Anheftungsfeld entwickelt, von welchem zur Seite ausstrahlende Runzeln und Falten ausgehen (WALLER 1981, Fig. 90 - 97). Ähnliche Gebilde sind auch bei Cephalopoden (Kapitel 3.5.2) und Gastropoden (BANDEL 1975, Taf. 1, Fig. 4.5) dort zu finden, wo Muskeln Zug auf noch nicht verkalkte Gehäuse ausübten.

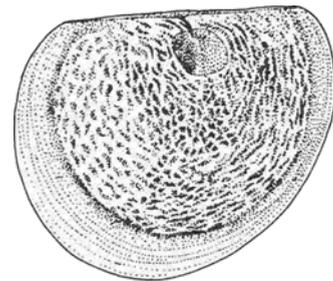


Abb. 109. Das Primärgehäuse (Prodissoconcha I) von *Mytilus edulis* aus der Nordsee weist eine deutliche Narbe dort auf, wo nach Ablösung des Mantelrandes vom Schalenrand das erste Muskelpaar ansetzte, welches die einteilige Schale zur Zweiklappigkeit umformte.

The primary shell of *Mytilus edulis* shows a scar where the first muscle was attached when the univalved shell was deformed into the bivalved shell.

Die Verkalkung der Klappen erfolgt bei *Mytilus* erst im Anschluß an die Verformung. Bei *Sphaerium* und *Pisidium* verkalken die Klappen bereits vor der Verbiegung des Primärgehäuses. Die Verkalkung geht bei den Muscheln von zwei Zentren aus und spart den geknickten oder kräftig zuknickenden Bereich aus, der biegsam bleibt und durch die Anlagerung des organischen Ligaments von innen verstärkt wird. Damit ist die Zweiklappigkeit fixiert und zudem das Primärgehäuse (Prodissoconcha I; MORRIS 1979) fertig. Nun kann die Schale der Muschellarve vollständig geschlossen werden und den Weichkörper schützen (WALLER 1981). Die Verkalkung des Primärgehäuses erfolgt bei *Mytilus edulis*, *Crassostrea virginica* (CARRIKER & PAL-

MER 1979) und *Ostrea edulis* (WALLER 1981) in ganz ähnlicher Weise, wie bei Archaeogastropoden. Prismatische Kristallite durchsetzen und ersetzen die organische Primärschale. Hierbei entsteht ein feines Netzmuster an der Oberfläche. Bei *Pisidium Sphaerium* wird die organische Schale dagegen von mineralischer Schale unterlagert und nicht durchsetzt, so wie es auch bei höheren Gastropoden der Fall ist.

Der weitere Ausbau der Schale erfolgt nun durch den freien Mantelrand und die Larvalschale (Prodissoconcha II) entsteht. Es bildet sich eine typische, von der anfänglichen abweichende Larvalmuskulatur und das Schloß. Auch die Verkalkung des Gehäuses erfolgt mit einer von der anfänglichen abweichenden gruppenspezifischen Struktur durch Aragonitkristallite.

b) *Scaphopoden*: Hier bildet sich ein anfangs sehr ähnliches Primärgehäuse wie bei den Muscheln (Taf. 22/3-5). Es wird allerdings in der Folge nicht verformt. Nach der Ablösung des Mantelrandes vom Primärgehäuserand beginnen die Scaphopoden mit der Ausbildung von Schalenringen, die sowohl in der Richtung der Apertur, wie auch nach hinten angefügt werden. Dadurch entsteht das Röhrengehäuse (LACAZE-DUTHIERS 1856/1857). Wie die Archaeogastropoden haben die Scaphopoden keine larvale Nahrungsaufnahme entwickelt, sodaß sie nach dem Verbrauch des Eidotters zum Bodenleben übergehen.

5.2.12 OPERCULUM

Bei Archaeogastropoden tritt das Operculum erst nach der Fertigstellung des bilateralsymmetrischen Primärgehäuses, aber noch vor seiner Verformung auf (Kapitel 2.1.2). SALVINI-PLAWEN (1980) äußerte die Vermutung, daß das Operculum in der Evolution in seiner Bildung mit der Körperdrehung verbunden sei und nach der Torsion entstanden sei. Damit soll das Operculum eine gastropodentypische Struktur darstellen. Die Bildung des Operculums setzt aber bei den Archaeogastropoden vor Beginn der Körperdrehung ein. Auch bei höheren Gastropoden

zeigt sich, daß keine Korrelation zwischen Körperdrehung und Operculumbildung besteht (Kapitel 5.1).

Der hohe Selektionswert, den der Verschluß der Larvalschale durch ein Operculum darstellt, zeigt sich bei den Gastropoden sehr deutlich. Hier haben auch solche Formen, die später kein Operculum mehr besitzen, während der Larvalphase ein funktionstüchtiges Operculum. Das trifft für alle Schnecken (außer Süßwasserpulmonaten) mit Napfgehäuse zu (Kapitel 2.4; 2.5; 4.5). Marine Nacktschnecken (Opisthobranchier) sowie die meisten mit Außengehäuse versehenen Opisthobranchier und marine Pulmonaten besitzen als Larve ein Operculum, welches nach dem Übergang zum Bodenleben verloren geht. Dies trifft auch auf die meisten derjenigen Arten zu, deren Larvalphase sich innerhalb des Geleges vollzieht. Der Verlust eines Operculums in der Ontogenese schließt wohl die Rückkehr zu einer freien Larvalphase aus.

Der dichte Verschluß des Gehäuses, den der Besitz eines Operculums mit sich bringt, wird bei den Muscheln durch die Verbiegung der Schale in zwei Klappen auch gewährleistet. Die auf dem hinteren Fuß gelegene Drüsenzzone welche das Operculum formt, könnte in die Byssusdrüse oder einen Teil davon umgewandelt worden sein. GÖTTING (1974) nahm an, daß die Byssusdrüse der Muscheln der schleimproduzierenden Fußdrüse der Gastropoden homolog sei. WALLER (1981) zeigte aber, daß sich bei *Ostrea edulis* zuerst das Hinterteil des Fußes bildet, auf dessen Oberfläche sich gleich die Byssusdrüse entwickelt. Die Entstehung einer organischen Material abscheidenden Fußdrüse erfolgt bei Muscheln in der gleichen Zeit der Embryonalentwicklung wie bei Archaeogastropoden.

Das Operculum geht da verloren, wo der Fuß eine Umwandlung erfährt, oder wo es nicht mehr sinnvoll eingesetzt werden kann. Bei Cephalopoden wird der Fuß in den für die Fortbewegung wichtigen Trichter umgewandelt. Bei Pulmonaten bläht sich der Fuß während der Embryonalentwicklung von Anfang an auf und wird zu einer muskelverstärkten Pumpe für die Körperflüssigkeit umgebaut (Kap. 5.1.5-7). Bei den Scaphopoden ent-

steht ein röhrenförmiger Ausbau der spangenförmigen Primärschale, sodaß eine zweite Öffnung auf der apikalen Seite entsteht. Damit ist der Weichkörper durch ein Operculum nicht mehr zu beschützen. Das Operculum optimiert den Selektionswert einer dem Weichkörper schützenden Außenschale der Larve. Archaeogastropoden besitzen seit dem Kambrium ein Operculum. Es ist daher möglich, daß sich das Operculum bereits bei den ersten Conchiferen entwickelte, die die Ausgangsformen für heutige Klassen darstellen.

5.2.13 TORSION

Die Ontogenese der Archaeogastropoden beweist, daß die trochospirale Einwindung der Schale und die des Weichkörpers zwei voneinander getrennte Vorgänge sind, die auch zeitlich voneinander geschieden sind (Kapitel 2.3). Bei höheren Gastropoden werden beide Prozesse miteinander verknüpft, wobei aber immer deutlich bleibt, daß sich die Gestalt der Schale auch bei sehr von der Norm abweichenden Ontogenesen, wie der von *Turbinella* (Kapitel 5.1.4), nach der des Weichkörpers richtet und nie umgekehrt. Im bilateralsymmetrischen Gastropodengehäuse, wie etwa dem von Pteropoden (Opisthobranchier), von *Caecum* (Mesogastropode), von Patellaceen (Kapitel 2.4), sitzt ein Weichkörper, der die spiralförmige Aufrollung vollzogen hat. Das ist auch dann noch so, wenn später in der Ontogenese die Körpereindrehung wieder rückgängig gemacht wird, wie bei opisthobranchiaten Nacktschnecken (BONAR & HADFIELD 1974).

Es sind auch Mollusken mit Weichkörpertorsion vorstellbar, deren Gehäuse nicht sekundär wieder bilateralsymmetrisch wurden, wie bei vielen Gastropoden der rezenten Fauna, sondern die primär bilateralsymmetrisch waren. Solche Gehäuse könnten bei den Bellerophontiden, wie auch bei napfförmigen Formen des Altpaläozoikums vertreten sein (YOCHELSON 1978).

Muskeln haben bei dem Vorgang der trochospiralen Einrollung des Körpers keine ausführende Funktion (Kapitel 2.3). Ihre

Zahl im Primärgehäuse ist wohl auf ein Paar beschränkt. Ob ein oder zwei Muskeln kurz vor der Ablösung des Primärgehäuses vom Mantelrand gebildet werden, ist weitgehend von der Gestalt des Gehäuses bestimmt und zudem von ihrer Aufgabe. Zum Rückzug in ein ovales, bilateralsymmetrisches oder fast bilateralsymmetrisches Gehäuse, wie bei Archaeogastropoden aber auch bei einigen höheren Gastropoden wie manchen Opisthobranchiern (z.B. *Phestilla sibogae* und ähnliche Formen: BONAR & HADFIELD 1974; THORSON 1946; gymnosomate Pteropoden: LALLI & CONOVER 1976), werden zwei Muskeln ausgebildet. Beim trochospiralen Gehäuse der meisten höheren Gastropoden entsteht nur ein Muskel (Kapitel 5.1). Solange keine Bewegung in das Gehäuse hinein vollzogen wird, bildet sich auch kein Muskel oder Muskelpaar aus, sondern nur eine Gewebeverankerung. Ein spätes Auftreten von Muskeln in der Ontogenese kann nicht mit einer späteren Torsion des Weichkörpers in Zusammenhang gebracht werden, wie dies FIORONI (1967) für Land- und Süßwassergastropoden annimmt. Hier ist die Torsion vollkommen unabhängig von der Bildung eines Retraktormuskels, der sich bei *Radix* erst kurz vor dem Schlüpfen bildet (Kapitel 5.1.5), obwohl bei beiden Formen vorher eine Torsion des Weichkörpers (*Radix*) oder Teilen des Weichkörpers (*Arion*) erfolgt. Wenn auf das anfangs trochospirale Gehäuse ein andersartig geformtes folgt, wie etwa bei Napfschnecken (Kapitel 2.5.3), so werden auch die Retraktormuskeln vollständig umgebaut. Dies ist weitgehend unabhängig von der systematischen Stellung der Schnecken. Das gilt auch für den Umbau des ersten Muskelpaares der Muscheln zur Larvalmuskulatur und der von dieser wiederum verschiedenen Adultmuskulatur. Verschiedene Anforderungen werden rasch durch eine verschiedene Muskulatur befriedigt.

Der Gegensatz zwischen BOETTGER's (1955) Auffassung, daß manche Mollusken eine sekundäre Metamerie ausgebildet haben und GÖTTING's (1980) Ansicht, daß Mollusken die Tendenz zur Reduktion der Metamerie noch deutlich in den rezenten Polyplacophoren wie auch den fossilen Monoplacophoren erkennen lassen, kann nicht mit der Anzahl

der Muskeln oder Muskelnarben bei rezenten und fossilen Mollusken ausgeräumt werden.

5.2.14 DIREKTE ENTWICKLUNG

Die Embryonalentwicklung der Archaeogastropoden, Polyplacophoren, Scaphopoden, Protobranchia und Cephalopoden verläuft ohne Nahrungsaufnahme von außen. Während bei den Formen deren Eier sich in totaler Weise furchen, die Menge der als Dotter gespeicherten Energie beschränkt bleibt, ist diese Sperre bei den Cephalopoden weggefallen (Kapitel 3,5; 3,6,3). Sie können daher eine sehr energieaufwendige Frühontogenese entwickeln, zumal auf Grund ihrer schwimmenden Lebensweise keine schwimmfähige Larven ausgebildet sind. Bei den Vertretern der anderen Gruppen hingegen kann man feststellen, daß auch dort, wo die Embryonen vollständig innerhalb der Eikapsel oder dem Brutraum der Mutter heranwachsen, ihre Entwicklung nicht wesentlich von der Norm abweicht, die durch die schwimmende Larve bestimmt wird. Der Verlust der Schwimmlarve scheint hier in den meisten Fällen reversibel zu sein.

Bei Cephalopoden hat sich der anfangs geschlossene Keim (wohl noch bei *Plectronoceras* und Verwandten Kapitel 3,6) bei der Dotterausbildung gleichsam geöffnet und ausgebreitet. Die Bauchseitenlage des Dotterkörpers wird dabei wegen der Schalen- und Mantelbildung (bei Endocochleaten) erklärlich (BONIK, GRASSHOFF & GUTMANN 1979).

Ontogenesestadien dienen dazu, die Adultorganisation vorzubereiten. Die kann ohne einschneidenden Bruch im Ontogeneseablauf erfolgen, indem larventypische Ausbildungen nur im geringen Maße ausgebildet werden. SALVINI-PLAWEN (1980) bezeichnete diesen Typus als direkte Entwicklung. Hierbei unterscheidet er zwei Untertypen. Der erste wird bei den Mollusken von den Cephalopoden eingenommen, bei denen die Adultorganisation Schritt für Schritt gebildet wird, ohne larveneigene Bedingungen. Der zweite Typus der direkten Entwicklung im Sinne von SALVINI-PLAWEN wird von den Archaeogastropoden vollzogen. Es ist dies eine

maskierte direkte Entwicklung bei der eine kontinuierliche Organausbildung von Larvenorganen überdeckt wird, diese aber nicht stört. Die ursprünglichere der beiden Formen der Entwicklung ist bei Mollusken sicherlich die maskierte direkte Entwicklung (Kapitel 3,6).

5.2.15 INDIREKTE ENTWICKLUNG

In SALVINI-PLAWEN's (1980) Einteilung steht der direkten die indirekte Entwicklung gegenüber. Die Larven werden mit einer ihnen eigenen Organisation ausgestattet, die nicht der des adulten Tieres entspricht. Diese dem Leben im freien Wasser dienende neue Organisation kann bei in die Kapsel verlegter Entwicklung abgewandelt und sekundär vereinfacht werden. Sie kann SALVINI-PLAWEN zufolge wieder in einer direkten Entwicklung ausmünden. Die höheren Gastropoden und Muscheln haben diesen Weg der indirekten Entwicklung in der Ontogenese eingeschlagen, bei den Muscheln möglicherweise schon im höheren Ordovizium (POJETA 1978), bei den Neritaceen möglicherweise im Silur und bei den Mesogastropoden im Devon.

Muscheln und Schnecken verlängern den Entwicklungsgang vom Embryo zum Adultus durch eine planktonfressende Larve. Die hierbei ausgebildeten Larvalorgane können in allen Stadien auch in den Dienst einer in der Kapsel bereitgestellten Nahrungsreserve gestellt werden. Der Übergang kann innerhalb einer Art vollzogen werden (BANDEL 1975). Hierbei ist zu beobachten, daß die marinen Gastropoden, die sich im Kapselinnenraum entwickeln, sich weniger weit vom Typus der planktonfressenden Larve entfernen, als es bei Süßwasser- und Landschnecken der Fall ist. Innerhalb aller systematischen Gruppen mariner Gastropoden treten Arten mit freien Larven auf, bei den meisten auch solche, die sich im Kapselinnenraum entwickeln (BANDEL 1975a). Arten mit freien Larven haben innerhalb der höheren Gastropoden wohl den Hauptentwicklungsgang getragen, während Kapselentwicklung letztendlich in der Entwicklungsgeschichte in Sackgassen führte. Dies ergibt sich zum einen daraus, daß sich im Laufe der Phylogenese keine größere Gruppe

mariner Gastropoden herausgebildet hat, deren Entwicklung nur im Kapselinnenraum stattfindet. Zum anderen weicht die Entwicklung innerhalb der Kapseln meist nicht weit von dem ab, was bei der freien Larve verwandter Formen anzutreffen ist.

Nur bei höheren Gastropoden ist der Entwicklungsmodus anzutreffen, bei dem die Furchung nur bis zum Acht-Zellen-Stadium gleichförmig verläuft und danach in den Zellen des vegetativen Pols endet oder sehr verlangsamt wird. Die Nutzung der extrem dotterreichen Makromeren benötigt wohl auch eine längere Entwicklungszeit, als den Archaeogastropoden zur Verfügung steht.

Ein wichtiges Larvalorgan des freien Veligers bei höheren Gastropoden ist die Larvalschale, deren Skulptur und Gestalt wesentlich von der des Embryonalgehäuses und des Adultgehäuses abweicht (Kapitel 4.4.4; 4.5; 5.1.1). HOARE & STURGEON (1978, Taf. 1) bildeten die frühontogenetischen Gehäuse von Vertretern der Familie Pseudozygopleuridae aus dem Oberkarbon der USA ab. Diese zeigen die typische Gehäusegestalt von Veligerlarven, die längere Zeit von Plankton leben. Es gibt folglich planktonfressende Gastropodenlarven mit Sicherheit seit dieser Zeit.

Das Fangorgan für planktonische Nahrung stellt das Velum dar, auf dem neben den großen Zilien eine mit kleineren Zilien versehene Nahrungsrinne ausgebildet ist (FRETTER & MONTGOMERY 1968). Die von den großen Zilien eingefangenen nanno- und mikroplanktonischen Algenzellen werden von den kurzen Zilien der Nahrungsrinne zum Mund transportiert (Kapitel 4.4.3; 5.1.3).

Im Übergang zum Bodenleben treten noch vorhandene Larvalorgane und schon gebildete Adultorgane oft nebeneinander auf. Im Prozeß der Metamorphose werden larvale Organe wie Larvalherz und Velum abgebaut und adulte Organe, wie Radula und Adultherz treten in Funktion. Der Fuß ist oft schon sehr früh funktionstüchtig, sodaß eine

Kriech- und Schwimmphase eingeschaltet ist. Veliconcha bei Gastropoden, Pediveliger bei Muscheln.

Larvale Organe können auch bei den Entwicklungen in der Kapsel an vielen Stellen auftreten. Hier sind es besonders zwei Faktoren, die starke Abwandlungen hervorrufen. Zum einen ist es die Dotterspeicherung und -aufnahme und zum anderen ist es der Gasaustausch und Flüssigkeitstransfer im Körper. So ist bei *Turbinella* das Primärgehäuse zur transitorischen, elastischen Nähreiersackhülle umgewandelt (Kapitel 5.1.4). Bei *Physa* dient der Fuß-Kopf-Bereich als Flüssigkeitspumpe bis zur vorgezogenen Bildung des Adultherzens (Kapitel 5.1.5). Bei *Bradybaena* ist eine große kontraktile Pumpblase am Fußende entwickelt (Kapitel 5.1.6) und bei *Arion* findet eine vorübergehende Koordinierung des Pumpvorganges zwischen Fußblase und vergrößertem Larvalherz statt (Kapitel 5.1.7). Dotterspeicher treten an unterschiedlichsten Stellen auf (FIORONI 1967; FIORONI & SCHMEKEL 1975). Bei *Bradybaena* und bei *Radix* im geringeren Umfang, wird neben einem inneren Dottersack auch ein äußerer Dottersack angelegt. Bei *Limax* und *Arion* liegt Dotter in einer Blase über dem Kopf, die später zum Larvalherz wird (Kapitel 5.1.7).

Die weitestgehenden Umwandlungen vom ursprünglichen Typus der planktonfressenden Larve sind bei Süßwasser- und Landschnecken erfolgt. Hier ist eine Vermischung von transitorischen und endgültigen Merkmalen erfolgt, wie etwa frühes Auftreten einer Radula oder einer Mantelhöhle, aber späte Loslösung des Mantelrandes vom Gehäuse (Kapitel 5.1.5 - 5.1.7). Die Organe entstehen nun in einer Reihenfolge, die sich auf die Ausbildung der adulten Organe andererseits ausgerichtet hat und mit der freien Larvalphase nicht mehr in Zusammenhang steht.

L I T E R A T U R

- ABBOTT, R.T. (1974): *American Seashells*, - 663 S., New York (Van Nostrand)
- ANDERSON, D.T. (1965): The reproduction and early life histories of the gastropods *Notoacmaea petterdi*, *Chiasacmaea flammea*, and *Patelloidea alticostata*, - Proc. Linn. Soc. New South Wales, 90, 242-251, 17 Abb.
- ANDREWS, E.A. (1936): Spherulites as specific characters in certain gastropods.- Trans. Amer. Microsc. Soc., 56, 237-242, 3 Abb., Lancaster
- AMIO, M. (1963): A comparative embryology of marine gastropods, with ecological considerations.- J. Shimonoseki Coll. Fish., 12(2,3), 229-353, 52 Abb., Shimonoseki
- ARKELL, W.J. (1957): Introduction to Mesozoic Ammonoidea.- Treatise on Invertebrate Paleontology, part L, Mollusca, 4, L81-L129, Lawrence (Univ. Kansas Press)
- BABIO, C.R. & THIRIOT-QUIEVREUX, C. (1975): Trochidae, Skeneidae et Skeneopsidae (Mollusca, Prosobranchia) de la region de Roscoff.- Cahiers Biol. Marine, 16, 521-530, 4 Taf.
- BANDEL, K. (1974): Fecal pellets of Amphineura and Prosobranchia (Mollusca) from the Caribbean Coast of Columbia (South America), - Senckenbergiana marit., 6, 1-31, 14 Abb., Frankfurt
- (1975a): Embryonalgehäuse karibischer Meso- und Neogastropoden (Mollusca).- Abh. Akad. Wiss. Lit., math.-naturwiss. Kl., 1975/1, 1-133, 21 Taf., 16 Abb., Wiesbaden
- (1975b): Embryonale und larvale Schale einiger Prosobranchier (Gastropoda, Mollusca) der Oosterschelde (Nordsee).- Hydrobiol. Bull., 9, 3-22, 26 Figs., Amsterdam
- (1975c): Das Embryonalgehäuse mariner Prosobranchier der Region von Banyuls-Sur-Mer. 1. Teil.- Vie et Milieu, 25, 83-118, 6 Taf., Banyuls-Sur-Mer
- (1975d): Entwicklung der Schale im Lebensablauf zweier Gastropodenarten; *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* (Prosobranchier, Neogastropoda).- Biomineralisation, 8, 67-91, 17. Abb., 8 Taf., Stuttgart
- (1976a): Morphologie der Gelege und ökologische Beobachtungen an Muriciden (Gastropoda) aus der südlichen Karibischen See.- Verh. Nat. Ges. Basel, 85, 1-32, 20 Abb., Basel
- (1976b): Morphologie der Gelege und ökologische Beobachtungen an Buccinaceen (Gastropoda) aus der südlichen Karibischen See.- Bonner Zool. Beitr., 27, 98-133, 19 Abb., Bonn
- (1976c): Die Gelege karibischer Vertreter aus den Überfamilien Strombacea, Naticacea und Tonnacea (Mesogastropoden, Mollusca).- Mitt. Inst. Colombo-Aleman Invest. Cient. Santa Marta (Kolumbien), 8, 105-139, 13 Abb., Giessen
- (1976d): Observation on spawn, embryonic development and ecology of some Caribbean higher Neogastropoda (Mollusca), Veliger, 19, 176-193, 17 Abb., Berkeley
- (1977a): Übergänge von der Perlmutter-Schicht zu prismatischen Schichttypen bei Mollusken.- Biomineralisation, 9, 28-47, 2 Abb., 5 Taf. Stuttgart
- (1977b): Die Herausbildung der Schraubenschicht der Pteropoden.- Biomineralisation, 9, 73-85, 4 Abb., 3 Taf., Stuttgart
- (1979a): Übergänge von einfacheren Strukturtypen zur Kreuzlamellenstruktur bei Gastropodenschalen.- Biomineralisation, 10, 9-37, 8 Taf., 5 Abb., Stuttgart
- (1979b): The nacreous layer in the shell of the gastropod-family Seguenziidae and its taxonomic significance.- Biomineralisation 10, 49-61, 3 Taf., Stuttgart
- (1981a): The structure and formation of the siphuncular tube of *Quenstedtoceras* compared with that of *Nautilus* (Cephalopoda).- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 161/2, 153-171, 9 Abb., Stuttgart
- (1981b): Struktur der Molluskenschale im Hinblick auf ihre Funktion.- Paläont. Kursbücher, 1, 25-48, 17 Abb., München (Paläont. Ges.)

- BANDEL, K. & BOLETZKY, S.V. (1979): A comparative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells.- *The Veliger* 21, 313-354, 99 Abb., Berkeley
- BANDEL, K. & CHRISTIAENS, J.: Fissurellacea and Patellacea from the Caribbean Sea (Columbia).- In Vorbereitung
- BANDEL, K. & HEMLEBEN, C. (1975): Anorganisches Kristallwachstum bei lebenden Mollusken.- *Paläont. Z.*, 49, 298-320, 38 Abb., Stuttgart
- BANDEL, K., LANDMAN, N. & WAAGE, K.M. (1981): Micro-ornament on early whorls of Mesozoic ammonites: Implications for early ontogeny.- *J. Paleont.* 56, 386-391, 2 Abb., Tulsa
- BATTEN, R.L. (1975): The Scissurellidae- are they neotenuously derived Fissurellids? (Archeogastropoda).- *Amer. Mus. Novitates*, 2567, 1-29, 37 Abb., New York
- BATTEN, R.L. & DUMONT, M.P. (1976): Shell ultrastructure of the Atlantidae (Heteropoda, Mesogastropoda) *Oxygurus* and *Protatlanta*, with comments on *Atlanta inclinata*.- *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 157/267-310, 60 Abb., New York
- BATTEN, R.L., ROLLINS, H.B. & GOULD, S.J. (1967): Comments on "The adaptive significance of gastropod torsion".- *Evolution*, 21, 405-406, Lawrence
- BIRKELUND, T. (1967): Submicroscopic structures in early growth-stages of Maastrichtian ammonites (*Saghalinites* and *Scaphites*).- *Medd. Dansk Geol. Forening.*, 17, 95-101, Taf. 1-4, Kopenhagen
- BIRKELUND, T. & HANSEN, H.J. (1968): Early shell growth and structure of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites.- *Medd. fra Dansk Geol. Forening.* 18, 71-78, Taf. 1-4, Kopenhagen
- (1974): Shell ultrastructure of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implications.- *Kong. Dansk. Vidensk. Sel. Biol. Skrift.* 20, 1-34, 7 Abb., 16 Taf., Kopenhagen
- BLIND, W. (1976): Die ontogenetische Entwicklung von *Nautilus pompilius* (LINNE).- *Palaeontographica*, Abt. A, 153, 117-160, Stuttgart
- BLOCHMANN, F. (1882): Über die Entwicklung der *Neritina fluviatilis*, Müll.- *Z. wiss. Zool.*, 36, 125-174, 8 Taf., Leipzig
- BOETTGER, C.R. (1955): Beiträge zur Systematik der Urmollusken (Amphineura).- *Zool. Anz. Suppl.* 19, 223-256, 5 Abb., Leipzig
- BOGGS, C.H. (1978): Development of Hawaiian *Diodora*.- *Hawaiian Shell News*, 26/10, 3-4, Honolulu
- BONAR, D.B. & HADFIELD, M.G (1974): Metamorphosis of the marine gastropod *Phestilla sibogae* Bergh (Nudibranchia, Aeolidacea).- *J. exp. Biol. Ecol.*, 16, 227-255, 18 Abb.
- BOLETZKY, S.v. (1974): The "larvae" of Cephalopoda: A review.- *Thalassis Jugosl.*, 10/1-2, 45-76, 13 Taf., Zagreb
- BONDESEN, P. (1940): Preliminary investigations into the development of *Neritina fluviatilis* L. in brackish and fresh water.- *Vidensk. Medd. Dansk. Nat. For.*, 104, 283-318, 5 Abb., Kopenhagen
- BONIK, K., GRASSHOFF, M. & GUTMANN, W.F. (1976): Die Evolution der Tierkonstruktionen I-IV.- *Natur und Museum*, 106/5,6,10, 129-143, 178-188, 303-316, Frankfurt
- (1979a): Selektionszwänge in der Ontogenese - Die Entwicklung dotterreicher Eier.- *Natur und Museum*, 109/8, 268-278, 6 Abb., Frankfurt
- BONIK, K., GRASSHOFF, M. & GUTMANN, W.F. (1979b): Die Evolution von Larven als Verbreitungsstadien bodenlebender Meerestiere.- *Natur und Museum*, 109/3, 70-79, 6 Abb., Frankfurt
- (1979c): Die Evolution der Zellteilung in den frühen Embryonalstadien.- *Natur und Museum*, 109/2, 52-59, 4 Abb., Frankfurt
- BONIK, K., GRASSHOFF, M., GUTMANN, W.F. & KLEIN-RÖDDER, R. (1977): Die Evolution der Tintenfische, ein Entwurf für das Schaumuseum.- *Natur und Museum*, 107/8, 244-250, 1 Abb., Frankfurt

- BOURNE, G. (1908): Contribution to the morphology of the group Neritacea of aspidobranch gastropods. I. The Neritidae.- Proc. Zool. Soc. London, 43, 810-887, London
- BOUTAN, L. (1885): Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle.- Arch. Zool. Exp. Gén., sér. 2, 3/4, 1-173, Paris
- BRANCO, W. (1880): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden.- Palaeontographica, 27, 12-81, Stuttgart
- CARRIKER, M.R. & PALMER, R.E. (1979): Ultrastructural morphogenesis of prodissoconch and early dissoconch valves of the Oyster *Crassostrea virginica*.- Proc. Nat. Shellfish. Assoc. 69, 103-128, 63 Abb., Philadelphia
- CONKLIN, E.G. (1897): The embryology of *Crepidula*.- J. Morphol., 13, 1-226
- COX, L.R.: General characteristics of Gastropoda.- Treatise on Invertebrate Paleontology, I (1), 184-1169, Lawrence
- CROFTS, D.R. (1929): *Haliotis*.- L.M.B.C. Mem. typ. Br. mar. Pl. Anim., 29, Liverpool (University Press)
- (1937): The development of *Haliotis tuberculata*, with special reference to the organogenesis during torsion.- Phil. Trans. Roy. Soc., B., 208, 219-268, London
- (1955): Muscle morphogenesis in primitive gastropods and its relation to torsion.- Proc. Zool. Soc. London, 125, 711-750, London
- D'ASARO, C.N. (1966): The egg capsules, embryogenesis, and early organogenesis of a common oyster predator, *Thais haemastoma floridana* (Gastropoda, Prosobranchia).- Bull. Mar. Sci., 16, 884-914, 10 Abb., Miami
- (1969): The comparative embryogenesis and early organogenesis of *Bursa corrugata* Perry and *Distorsio clathrata* Lamarck (Gastropoda, Prosobranchia).- Malacologia, 9, 349-389, 18 Abb., Ann Arbor
- DAUPHIN, Y. (1975): Anatomie de la Protoconque et des tours initiaux de *Beudanticeras beudanti* (Brongniart) et *Democeras latidorsatum* (Michelin).- Ann. Paléont. 61, 3-16, 4 Abb., Paris
- (1976): Microstructure des coquilles de Céphalopodes. I. *Spirula spirula* L. (Dibranchiata, Decapoda).- Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 3. ser., 382, 197-238, 23 Abb., Paris
- (1977): Anatomie de la Protoconque et des tours initiaux de *Uhligella walleranti* Jacob (Desmoceratidae, Ammonitina) Albien de Gourdon (Alpes-Maritimes).- Ann. Paléont. 63, 77-83, Paris
- (1979): Coquilles juvéniles de nautilus des îles Loyauté (Pacifique Sud).- Cahiers Indo-pacifique 1/4, 447-460, 6 Abb., Montreuil
- DAUTERT, E. (1929): Die Bildung der Keimblätter bei *Paludina*.- Zool. Jb. (Anat.), 50, 433-496, Leipzig
- DRUSHCHITS, V.V. & KHIAMI, N. (1969): Distinctive features in the early stages of ontogeny in certain early Cretaceous ammonites.- Misk. obshch. Ispytateley Prirody, Byull. Otdel. Geol., 2, 156-157, Leningrad
- (1970): Structure of the septa, protoconch walls and initial whorl in early Cretaceous ammonites.- Paleont. J., 1, 26-38, Falls Church
- DZIK, J. (1978): Larval development of hyolithids.- Lethaia, 11, 293-299, 7 Abb., Oslo
- (1980): Ontogeny of *Bactrothea* and related hyoliths.- Geol. Fören. Stockholm Förh., 102/3, 223-233, 8 Abb., Stockholm
- ERBEN, H.K. (1962): Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea.- Paläont. Z., 36, 99-108, Stuttgart
- (1964): Die Evolution der ältesten Ammonoidea.- N.Jb. Geol. Paläont. Abh., 120, 107-212, Stuttgart
- (1966): Über den Ursprung der Ammonoidea.- Biol. Rev., 41, 641-658, 8 Abb.
- ERBEN, H.K. & FLAJS, G. (1975): Über die Cicatrix der Nautiloideen.- Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg, 44, 59-68, 6 Taf., 2 Abb., Hamburg

- ERBEN, H.K., FLAJS, G. & SIEHL, A. (1969): Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden.- *Palaeontographica*, A 132, 154, Stuttgart
- ERBEN, H.K. & REID, R.E.H. (1971): Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite.- *Biomineralisation*, 3, 22-31, 2 Taf., 1 Abb., Stuttgart
- FIORONI, P. (1966): Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda).- *Rev. Suisse Zool.*, 73, 621-876, 113 Abb., Genf
- (1967): Molluskenembryologie und allgemeine Entwicklungsgeschichte.- *Verh. naturforsch. Ges. Basel*, 78, 283-307, Basel
- (1970): Umwegige Entwicklung.- *Naturwiss. Rundschau*, 23, 353-360, 13 Abb., 4 Taf., Stuttgart
- (1974): Die Sonderstellung der Tintenfische.- *Naturwiss. Rundschau*, 27, 133-143, 11 Abb., Stuttgart
- (1979): Phylogenetische Abänderungen der Gastrula bei Mollusken. In SIEWING, R. (Ed.): *Ontogenese und Phylogenese. Erlanger Symp. für Strukturanalyse und Evolutionsforsch.*, 1977, 82-100, 7 Abb., Hamburg-Berlin (Parey)
- FIORONI, P. & PORTMANN, A. (1968): Zur Morphogenese und der Larvalorgane von *Fusus* (Gastropoda, Prosobranchia).- *Rev. Suisse Zool.*, 75, 833-882, 27 Abb., 5 Tab., Genf
- FIORONI, P. & SCHMEKEL, L. (1975): Entwicklung und Biotopabhängigkeit bei Gastropoden - ein entwicklungsgeschichtlicher Vergleich.- *Forma et Functio*, 8, 209-252, 10 Abb., Pergamon Press
- FRETTER, V. (1965): Functional studies of the anatomy of some neritid prosobranchs.- *J. Zool.*, 147, 46-74
- (1969): Aspects of metamorphosis in prosobranch gastropods.- *Proc. Malac. Soc. London*, 38, 375-386, 3 Abb., London
- (1972): Metamorphic changes in the velar musculature, head and shell of some prosobranch veligers.- *J. mar. biol. Ass.*, 52, 161-177, Plymouth
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. (1962): *British prosobranch mollusks.*- Royal Society, London, 1-755, London
- FRETTER, V. & MONTGOMERY, M.C. (1968): The treatment of food by prosobranch veligers.- *J. mar. biol. Ass.*, 48, 499-520, 4 Abb., Plymouth
- FISCHER, F.P. (1980): Fine structure of the larval eye of *Lepidochitona cinerea* L.- *Spixiana*, 3, 53-57, 6 Abb., München
- FOURNIÉ, J. (1979): Étude des cellulites libres présentes à la surface interne de la coquille d' *Agriolimnaea reticulatus* (Müller); origine et rôle dans la mise en place de l'hypostroacum.- *Ann. Science Nat. Zool. Paris* 13^e série, Vol. 1, 169-185, 27 Abb., 1 Tab., Paris
- GARSTANG, W. (1929): The origin and evolution of larval forms.- *Rep. Br. Ass. Advmt. Sci.* 1928 (Glasgow), sect. D, 77-98, Glasgow
- GIESE, K. (1978): Zur Embryonalentwicklung von *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia, Stenoglossa (Neogastropoda), Buccinacea).- *Zool. Jb. Anat.*, 100, 65-117, 20 Abb., Jena
- GÖTTING, K.J. (1974): *Malakozologie.*- 1-320, Stuttgart (G. Fischer)
- (1980): Argumente für die Deszendenz der Mollusken von metameren Antezedenten.- *Zool. Jb. Anat.*, 103, 211-218, 2 Abb., Jena
- GRANDJEAN, F. (1910): Le siphon des ammonites et des bélemnites.- *Bull. Soc. géol. France*, sér. 4, 10, 496-519, Paris
- GUTMANN, W.F. (1974): Die Evolution der Mollusken-Konstruktion: ein phylogenetisches Modell.- In: Schäfer, W. (Ed.): *Aufsätze und Reden. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, 25, 1-84, Frankfurt

- HAAS, W. (1972): Untersuchungen über die Mikro- und Ultrastruktur der Polyplacophorenschale.- *Biom mineralisation*, 5, 1-52, 6 Abb., 18 Taf., Stuttgart
- HAAS, W. & KRIESTEN, K. (1974): Studien über das Mantelepithel von *Lepidochitona cinera* (L) (Placophora).- *Biom mineralisation*, 7, 100-109, 11 Abb., Stuttgart
- (1978): Die Ästheteten mit intrapigmentärem Schalenauge von *Chiton marmoratus* L.-*Zoomorphol.*, 90, 253-268, 15 Abb.
- (1982): Evolution of calcareous hardparts in primitive molluscs.- *Malacologia*, 21, 403-418, 14 Abb., Ann Arbor
- HAAS, W., KRIESTEN, K. & WATABE, N. (1979): Notes on the shell formation in the larvae of the Placophora (Mollusca).- *Biom mineralisation*, 10, 1-8, 13 Abb., Stuttgart
- HAMADA, T., OBATA, I. & OKUTANI, T. (1980): *Nautilus macromphalus* in captivity.- Tokai University Press, 1-80, Tokio
- HATSCHER, B. (1878): Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden.- *Arb. Zool. Inst. Zool. Inst. Univ. Wien*, 1, 277-404, Wien
- HESS, O. (1956): Die Entwicklung von Exogastrulakeimen bei dem Süßwasser Prosobranchier *Bithynia tentaculata*.- *Roux Archiv Entwicklungsmech.*, 148, 474-488, 9 Abb., Berlin
- HOARE, R. D. & STURGEON, M. T. (1978): The Pennsylvanian gastropod genera *Cyclozyga* and *Heminthozyga* and the classification of the Pseudozygopleuridae.- *J. Paleont.*, 52, 850-858, 13 Abb., 2 Tab., Tulsa
- HORN, R. J. (1963): *Archaeopruga*, a new problematic genus of Monoplacophoran Mollusc from the Silurian of Bohemia.- *J. Paleont.*, 37, 1071-1073, Tulsa
- (1965): *Cyrolites* Conrad, 1938 and its position among the Monoplacophora (Mollusca).- *Sbornik Narodniho Mus. Racze*, 21 (B), 57-70, Prag
- HYMAN, L. H. (1967): *The Invertebrates*. Vol. 6. 1-792, New York (McGraw Hill)
- IHERING, H. (1922): *Phylogenie und Systematik der Mollusken*.- *Arch. Molluskenk.*, 1, 1-115, Frankfurt
- JEFFREYS, J. G. (1865): *British Conchology*. Vol. 3. 393 S., London (Van Voorst)
- JELETZKY, J. A. (1966): Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea.- *Univ. Kansas Paleont. Contr.*, Mollusca, art. 7, 1-162, 12 Abb., 25 Taf., Lawrence
- JORDAN, R. (1968): Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand.- *Beih. geol. Jb.*, 77, 1-64, 10 Taf., 26 Abb., Hannover
- JUNG, P. (1975): Quarternary larval gastropods from Leg 15, Site 147, Deep Sea Drilling Project, Preliminary Report.- *The Veliger*, 18, 109-126, 120 Abb., Berkeley
- KAISER, P. & VOIGT, E. (1977): Über eine als Gastropodenlaich gedeutete Eiablage in einer Schale von *Pseudopeecten* aus dem Lias von Salzgitter.- *Paläont. Z.*, 51, 5-11, 2 Taf., Stuttgart
- KNIGHT, J. B., COX, L. R., KEEN, A. M., BATTEN, R. L., YOCHELSON, E. L. & ROBERTSON, R. (1960): *Archaeogastropoda*. *Treatise on Invertebrate Paleontology*, I, Mollusca (1), I169-I309, Lawrence
- KNIGHT, J. B. & YOCHELSON, E. L. (1960): *Monoplacophora*.- *Treatise on Invertebrate Paleontology*, I, Mollusca (1), 1 77-183, Lawrence
- KNIPRATH, E. (1975): Das Wachstum des Mantels von *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda).- *Cytobiol.*, 10, 260-267, 6 Abb.
- (1977): Zur Ontogenese des Schalenfeldes von *Lymnaea stagnalis*.- *Roux. Arch.*, 181, 11-30, 7 Abb., Berlin
- KOWALEVSKY, M. A. (1883): Embryogénie du *Chiton polii* Phil., avec quelques remarques sur le développement des autres Chitons.- *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, 1/1-46, Marseille
- KULICKI, C. (1974): Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites.- *Acta Palaeont. Polonica*, 19, 201-224, Taf. 4-9, 8 Abb., Warszawa
- (1975): Structure and mode of origin of the ammonite proseptum.- *Acta Palaeont. Polonica*, 20, 535-542, Taf. 38-39, 3 Abb., Warszawa

- KULICKI, C. (1979): The ammonite shell: Its structure, development and biological significance.- *Palaeontologia Polonica*, 398, 97-142, Taf. 24-48, 10 Abb., Warszawa
- LACAZE-DUTHIERS, H. de (1856-1857): Histoire de l'organisation et du développement du dentale.- *Ann. Sci. nat., (Zool.)*, 4/7, 171-255, Paris
- LALLI, C.M. & CONOVER, R.J. (1976): Microstructure of the veliger shell of gymnosomatous Pteropods (Gastropoda: Opisthobranchia).- *The Veliger*, 18/3, 237-240, Berkeley
- LEBOUR, M.V. (1936): Notes on the eggs and larvae of some Plymouth prosobranchs.- *J. mar. Ass.*, 20, 547-565, Plymouth
- (1937): The eggs and larvae of the British prosobranch with special reference to those living in the plankton.- *J. mar. Ass.*, 22, 105-166, Plymouth
- LEHMANN, U. (1976): Ammoniten. 1-171, 143 Abb., Stuttgart (Enke)
- LEMICHE, H. (1957): A new living deep-sea mollusc of the Cambro-Devonian Class Monoplacophora.- *Nature*, 179, 413-416, London
- LEMICHE, H. & WINGSTRAND, K.G. (1959): The anatomy of *Neopilina galathea* Lemche, 1957.- *Galathea Rept.*, 3, 9-71
- LEWIS, J.B. (1960): The fauna of rocky shores of Barbados, West Indies.- *Can. J. Zool.*, 38, 391-435
- LINDBERG, D.R. (1979): *Problaemaea moskalevi* Golikov & Kussakin, a new addition to the Eastern Pacific limpet fauna.- *The Veliger*, 22, 57-61, 40 Taf., 13 Abb., Berkeley
- MAPES, R.H. (1979): Carboniferous and Permian Bactritoidea (Cephalopoda) in North America.- *The Univ. Kansas Paleont. Contr.* 64, 1-75, 14 Abb., 41 Taf., Lawrence
- MAREK, L. & YOCHELSON, E.L. (1976): Aspects of the biology of *Hyalitha* (Mollusca).- *Lethaia*, 9, 65-82, 4 Abb., Oslo
- MCLEAN, J.H. (1979): A new monoplacophoran limpet from the continental shelf off Southern California.- *Contr. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County* 307, 1-19, 25 Abb., Los Angeles
- MEISENHEIMER, J. (1897): Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. I. Furchung und Keimblätterbildung.- *Z. wiss. Zool.*, 62, 415-468, Taf. 20-23, 10 Abb., Leipzig
- (1898): Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. II. Die Larvenperiode.- *Z. wiss. Zool.*, 63, 573-664, Taf. 32-40, 20 Abb., Leipzig
- MENZIES, R.J. (1968): New species of *Neopilina* of the Cambro-Devonian Class Monoplacophora from the Milne-Edwards Deep of the Peru-Chile Trench, R/V Anton Bruun.- *Mar. Biol. Assoc. India, Proc. Sympos. Mollusca, Symp. Ser.*, 3, 1-9, Bombay
- MILLER, A.K. & UNKLESBAY, A.G. (1943): The siphuncle of late Paleozoic ammonoids.- *J. Paleont.* 17, 1-25, Tulsa
- MOOR, B. (1977): Zur Embryologie von *Bradybaena (Eulota) fruticum* Müller (Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora).- *Zool. Jb. Anat.*, 97, 323-399, 27 Abb., Jena
- MUTVEI, H. (1957): On the relations of the principal muscles in the shell in *Nautilus* and some fossil Nautiloids.- *Arkiv Min. Geol.*, 2/3, 10, 219-254, 20 Taf., 24 Abb., Stockholm
- NAEF, A. (1921-1928): Die Cephalopoden.- *Fauna und Flora des Golfs von Neapel* 35. Monogr., 2 Bände, Neapel
- (1922): Die fossilen Tintenfische; eine paläozoische Monographie.- 1-322, Jena (G. Fischer)
- OCKELMANN, K.W. (1965): Developmental types in marine Bivalves and their distribution along the Atlantic Coast of Europe.- In: COX, L.R. & PEAKE, J.F. (Ed.): *Proc. 1. Europ. Malacol. Congr.*, 25-35, London
- OTTO, H. & TÖNNIGES, C. (1906): Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*.- *Z. wiss. Zool.* 80, 411-514, Taf. 22-27, 29 Abb., Leipzig
- PEARSE, J.S. (1979): Polyplacophora.- In: GIESE, A.C. & PEARSE, J.S. (Ed.): *Reproduction of marine invertebrates*, 5, 27-85
- PELSENEER, P. (1911): Recherches sur l'embryologie des gastéropodes.- *Mem. Acad. Belg., Cl. Sci., Ser. II-3*, 1-167, Brüssel

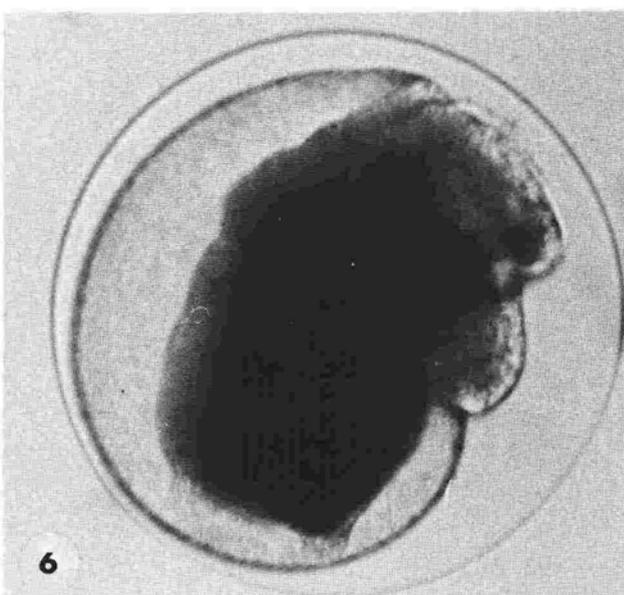
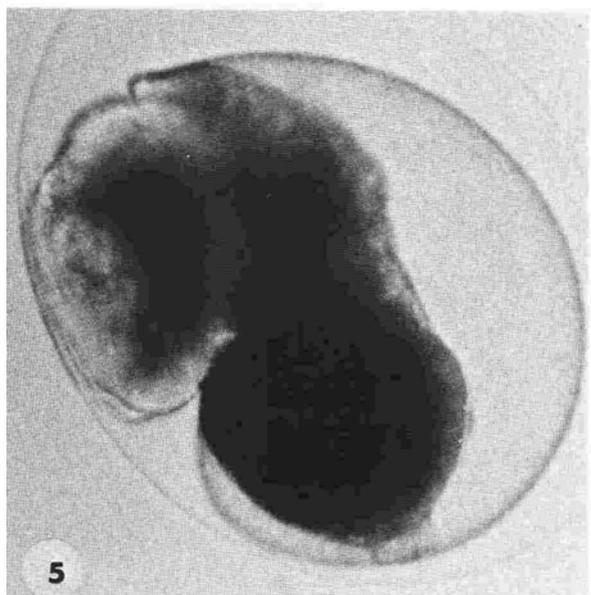
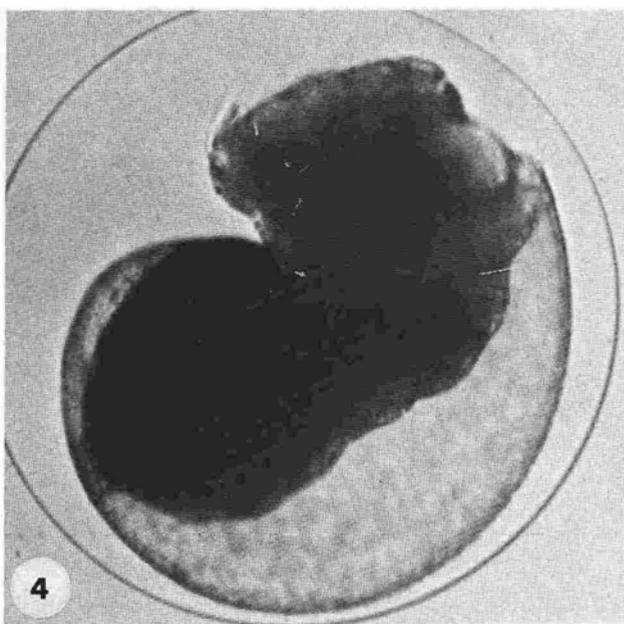
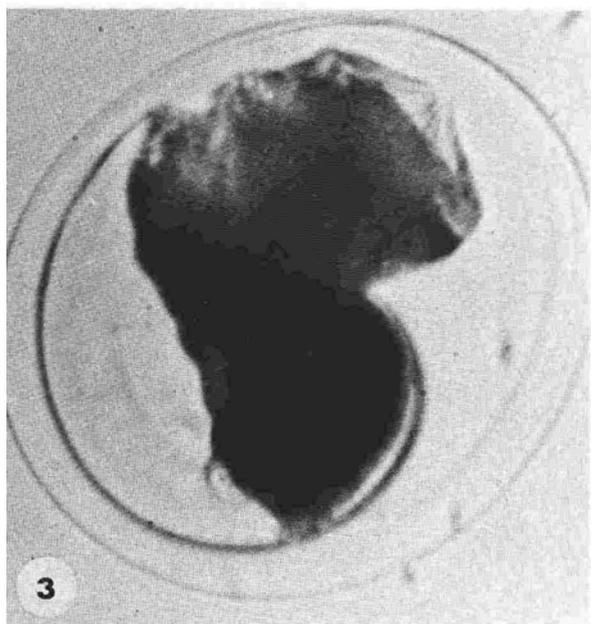
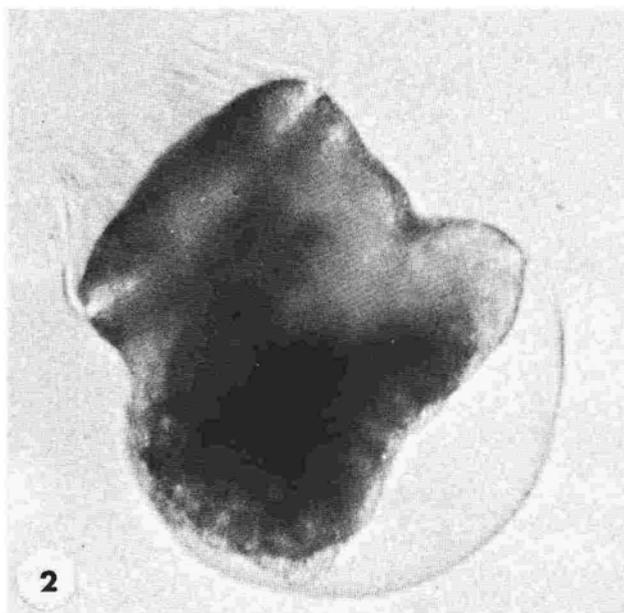
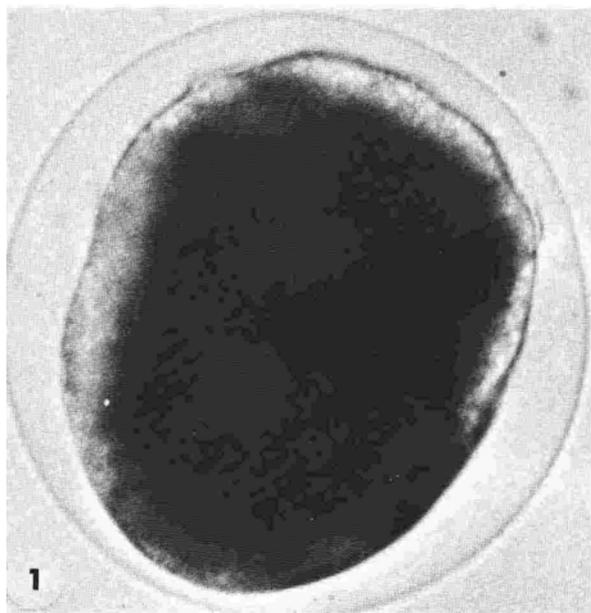
- PILKINGTON, M.C. (1900): Young stages and metamorphosis in an atlantid heteropod occurring off South-Eastern New Zealand.- Proc. malac. Soc. London, 39, 117-124, London
- POJETA, J. (1978): The origin and early taxonomic diversification of pelecypods.- Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 284, 225-243, 20 Taf., 9 Abb., 2 Tab., London
- POJETA, J. & RUNNEGAR, B. (1976): The paleontology of the rostroconch mollusks and the early history of the phylum Mollusca.- Geol. Surv. Prof. Pap., 968, 1-88, 54 Taf., 14 Abb., 3 Tab., Washington
- RAVEN, C.P. (1952): Morphogenesis in *Limnaea stagnalis* and its disturbance by Lithium.- J. Exper. Zool., 121, 1-78
- RICHTER, G. & THORSON, G. (1975): Pelagische Prosobranchier-Larven des Golfes von Neapel.- Ophelia 13, 109-185, 20 Taf., Oslo
- RISTEDT, H. (1971): Zum Bau der Orthoceriden Cephalopoden.- Palaeontographica, A 137, 155-195, Taf. 28-42, 7 Abb., Stuttgart
- ROBERT, A. (1902): Recherches sur le développement des Troques.- Arch. Zool. Exp. Gén. 3 ser., 10, 269-538
- ROBERTSON, R. (1971): Scanning electron microscopy of planktonic larval marine Gastropod shells.- The Veliger, 14, 1-12, 34 Abb., Berkeley
- ROLLINS, H. & BATTEN, R. (1968): A sinus-bearing monoplacophoran and its role in the classification of primitive molluscs.- Palaeontology, 11, 132-140, London
- RUNNEGAR, B. & JELL, P. (1976): Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution.- Alcheringa, 1, 109-138, 11 Abb., Northfield
- RUNNEGAR, B. & POJETA, J. (1974): Molluscan phylogeny: the paleontological viewpoint.- Science, 186, 311-317, 5 Abb., New York
- RUNNEGAR, B. (1976): Origin and evolution of the class Rostroconchia.- Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 284, 319-330, 12 Abb., Cambridge
- SALVINI-PLAWEN, L.v. (1968): Beiträge zur Systematik der niederen Mollusken.- Marine Biological Association of India, Proc. Symp. 3/Mol. (1), 248-256, Calcutta
- (1969): Solenogastres und Caudofoveata (Mollusca, Aculifera): Organisation und phylogenetische Bedeutung.- Malacologia, 9, 191-216, 15 Abb., Ann Arbor
- (1980a): A reconsideration of systematics in the Mollusca (phylogeny and higher classification).- Malacologia 19, 249-278, 5 Abb., 4 Tab., Ann Arbor
- (1980b): Was ist eine Trochophora? Eine Analyse der Larventypen mariner Protostomier.- Zool. Jb. Anat., 103, 389-423, 15 Abb., Jena
- (1980c): Phylogenetischer Status und die Bedeutung der Mesenchymaten Bilateria.- Zool. Jb. Anat., 103, 354-373, 6 Abb., Jena
- SANDBERGER, G.F. (1850-1856): Die Versteinerungen des Rheinischen Schichtensystems in Nassau.- 1-564, Wiesbaden
- SASTRY, A.N. (1979): Pelecypoda (excluding Ostreidae).- In: GIESE, A.C. & PEARSE, J.S. (Eds.): Reproduction of marine invertebrates, 5, 113-292
- SCARLATO, O.A. & STAROBOGATOV, Y.I. (1978): Phylogenetic relations and the early evolution of the class Bivalvia.- Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 284, 217-224, 2 Abb., Cambridge
- SCHÄFER, W. (1955): Über die Bildung der Laichballen der Wellhorn-Schnecken.- Natur und Volk, 85, 92-97, 6 Abb., Frankfurt
- SCHELTEMA, R.S. (1971): Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods.- Biol. Bull., 140, 284-322, Abb. 12, 6 Tab.
- (1971): The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distance by ocean currents.- Fourth European Biol. Symp., z-28, 7 Abb., Cambridge (Univ. Press)
- SCHINDEWOLF, O.H. (1928): Zur Terminologie der Lobenlinie.- Paläont. Z., 9, 181-186, Stuttgart

- SCHRÖDER, O. (1907): Beiträge zur Histologie des Mantels von *Calyculina (Cyclas) lacustris* Müller.- Zool. Anz., 31, 506-510, 2 Abb., Leipzig
- SMITH, F.G. (1935): The development of *Patella vulgata*.- Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B., 225, 95-125, Cambridge
- SPATH, L.F. (1933): The evolution of the Cephalopoda.- Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 8, 418-462, Cambridge
- SPIESS, P.E. (1971): Organogenese des Schalendrüsenkomplexes bei einigen coleoiden Cephalopoden des Mittelmeeres.- Rev. Suisse Zool., 79, 167-226, 10 Taf., 15 Abb., 8 Taf., Genf
- STASEK, C.R. (1972): The molluscan framework.- In: FLORKIN, M. & SCHEER, B.T. (Eds.): Chemical Zoology, 7, Acad. Press N.Y.
- STASEK, C.R. & MCWILLIAMS, W.R. (1973): The comparative morphology and evolution of the molluscan mantle edge.- The Veliger, 16, 1-19, Berkeley
- STENZEL, H.B. (1964): Living *Nautilus*. Treatise on Invertebrate Paleontology, K, Mollusca 3, K59-K93, Lawrence
- STRATHMANN, R.R. (1978): The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates.- Evolution, 32, 894-906, 2 Abb., Lawrence
- SWEET, W.C. (1959): Muscle-attachment impressions in some Paleozoic nautiloid cephalopods.- J. Paleont., 33, 293-304, Tulsa
- (1964): Nautiloidea-Orthocerida.- Treatise on Invertebrate Paleontology, K, Mollusca 3, K216-K260, Lawrence
- TANABE, K., FUKUDA, Y. & OBATA, I. (1980): Ontogenetic development and functional morphology in the early growth-stages of three Cretaceous ammonites.- Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. C, 6, 9-26, 5 Taf., Tokyo
- TANABE, K., OBATA, I., FUKUDA, Y. & FUTAKAMI, M. (1979): Early shell growth in some Upper Cretaceous ammonites and its implications to major taxonomy.- Bull. Nat. Sci. Mus., Ser. C, 5, 153-176, 6 Taf., Tokyo
- TAYLOR, D.W. & SOHL, N.F. (1962): An outline of gastropod classification.- Malacologia, 1, 7-32, Ann Arbor
- TEICHERT, C. (1967): Major features of cephalopod evolution.- In: TEICHERT, C. & YOCHELSON, E.L. (Eds.): Essays in Paleontology and Stratigraphy, 162-210, Kansas Univ. Dept. Geol. Spec. Publ., 2, 20 Abb., 1 Tab., Lawrence
- THIELE, J. (1929-1935): Handbuch der systematischen Weichtierkunde, 2 Bänder, Jena (Fischer)
- THOMPSON, T.E. (1967): Adaptive significance of gastropod torsion.- Malacologia, 5, 423-430, 3 Abb., Ann Arbor
- THORSON, G. (1935): Studies on the egg capsules and development of Arctic marine prosobranchs.- Medd. Groenl., 100, 1-71, Kopenhagen
- (1946): Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates.- Meddel. Komm. Havundersoeg., Ser. Plankton, 4, 1-523, Kopenhagen
- (1967): *Clanculus bertheloti* D'Orbigny, 1839: Eine Brutpflegende prosobranchiate Schnecke aus der Brandungszone von Teneriffa.- Z. Morph. Ökol. Tiere, 60, 162-175, 10 Abb., Berlin
- TIMMERMANS, L.P.M. (1969): Studies on shell formation in molluscs.- Netherl. J. Zool., 19, 417-523, 14 Taf., 6 Abb., Leiden
- TROSCHEL, F.H. (1856-1893): Das Gebiss der Schnecken, zur Begründung einer natürlichen Classification, 1, 1-252; 2, 1-409, Berlin
- UNDERWOOD, A. (1972): Spawning, larval development and settlement behavior of *Gibbula cineraria* (Gastropoda: Prosobranchia), with a reappraisal of torsion in gastropods.- Marine Biol., 17, 341-349
- VOGEL, K. & GUTMANN, W.F. (1980): The derivation of pelecypods: role of biomechanics, physiology and environment.- Lethaia, 13, 269-275, 2 Abb., Oslo
- WALLER, T.R. (1980): Scanning electron microscopy of shell and mantle in the order Arcoida (Mollusca: Bivalvia).- Smithsonian Contr. Zool., 313, 1-58, 1 Taf., 46 Abb., Washington

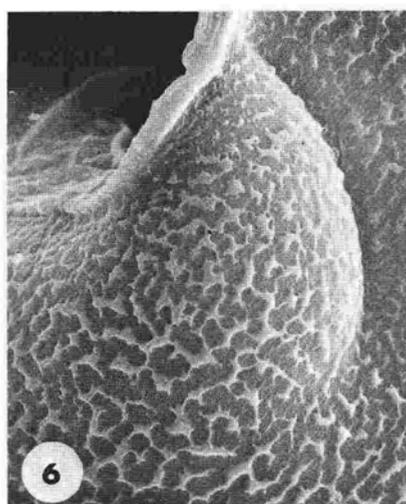
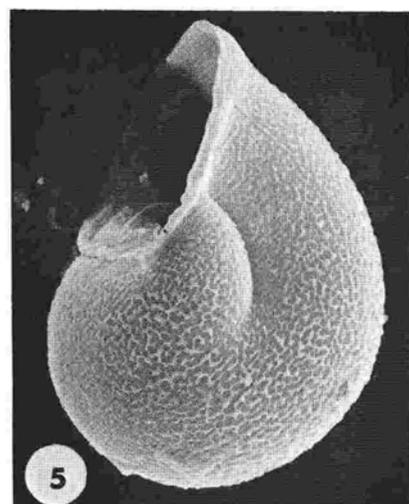
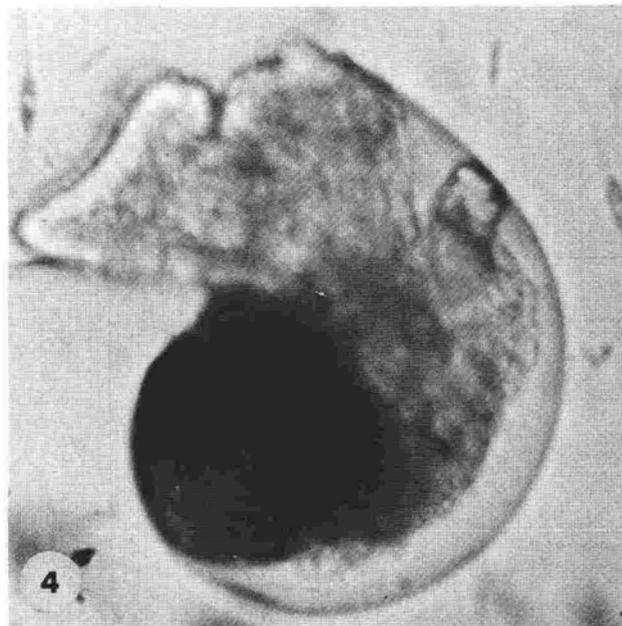
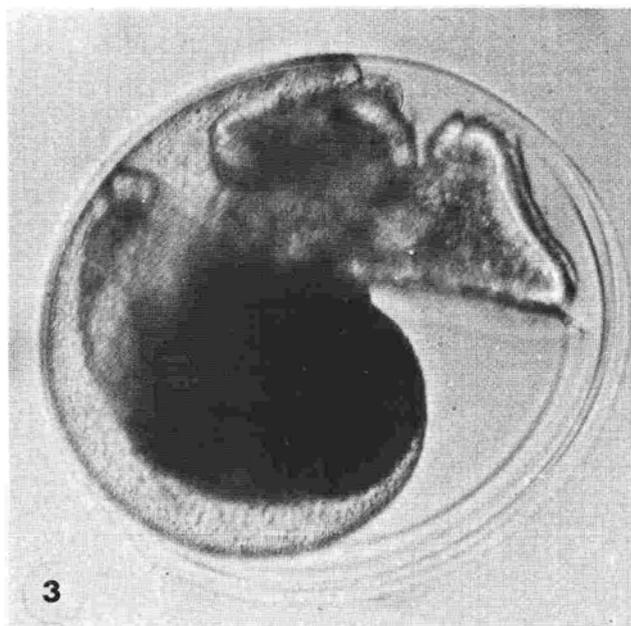
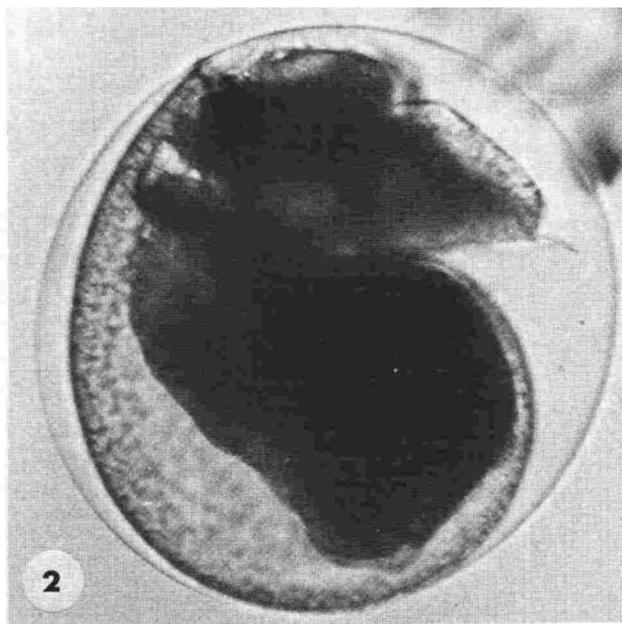
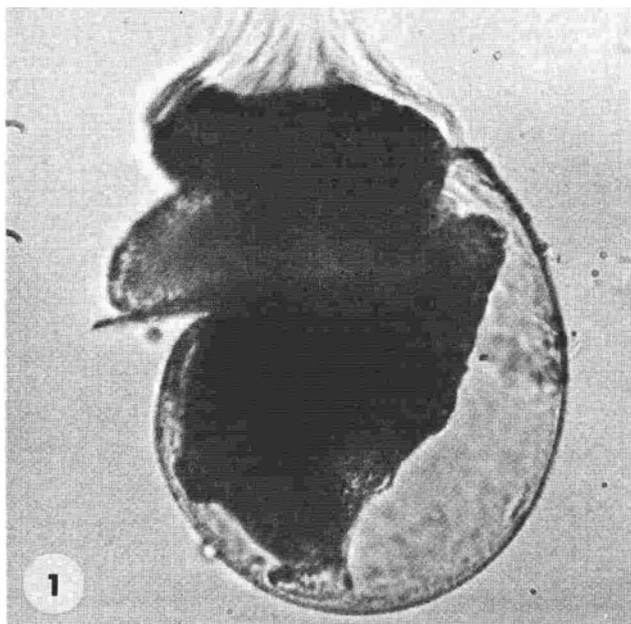
- WALLER, T.R. (1981): Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linné.- Smithsonian Contr. Zool., 328, 1-70, 152 Abb., Washington
- WARD, J. (1966): The breeding cycle of the keyhole limpet, *Fissurella barbadensis*.- Bull. Mar. Sci., 16, 685-695, Miami
- WEBBER, H.H. (1979): Gastropoda: Prosobranchia.- In: GIESE, A.C. & PEARSE, J.S. (Eds.): Reproduction of marine invertebrates, 5.
- WENZ, W. (1938-1944): Gastropoda, Teil 1, Allgemeiner Teil und Prosobranchia.- In: SCHINDEWOLF, O.H. (Ed.): Handbuch der Paläontologie, 6, 1639 S., Berlin (Borntraeger)
- WIERZEJSKI, A. (1905): Embryologie von *Physa fontinalis* L.- Z. wiss. Zool., 83, 502-706, Taf. 18-27, 8 Abb., Leipzig
- YOCHELSON, E.L. (1971): *Nevadaspira*, a new Devonian septate gastropod.- In: DUTRO, J.T. (Ed.): Paleozoic Perspectives: a Paleontologic Tribute to G. Arthur Cooper. Smithsonian Contr. Paleont., 3, 233-241, London
- (1978): An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient mollusks.- Malacologia, 17, 165-191, 1 Abb., Ann Arbor
- YOCHELSON, E.L., FLOWER, R.H. & WEBERS, G.F. (1973): The bearing of the new Late Cambrian genus *Knightoconus* Mollusca: Monoplacophora) upon the origin of the Cephalopoda.- Lethaia, 6, 275-310, 10 Abb., Oslo
- YONGE, C.M. (1960): General characters of Mollusca.- Treatise on Invertebrate Paleontology, I, Mollusca 1, 13-136, Lawrence

T a f e l 1 Entwicklungsstadien des Primärgehäuses von Trochaceen aus dem Mittelmeer
Stages of development of the primary shell in Trochacea from the Mediterranean Sea

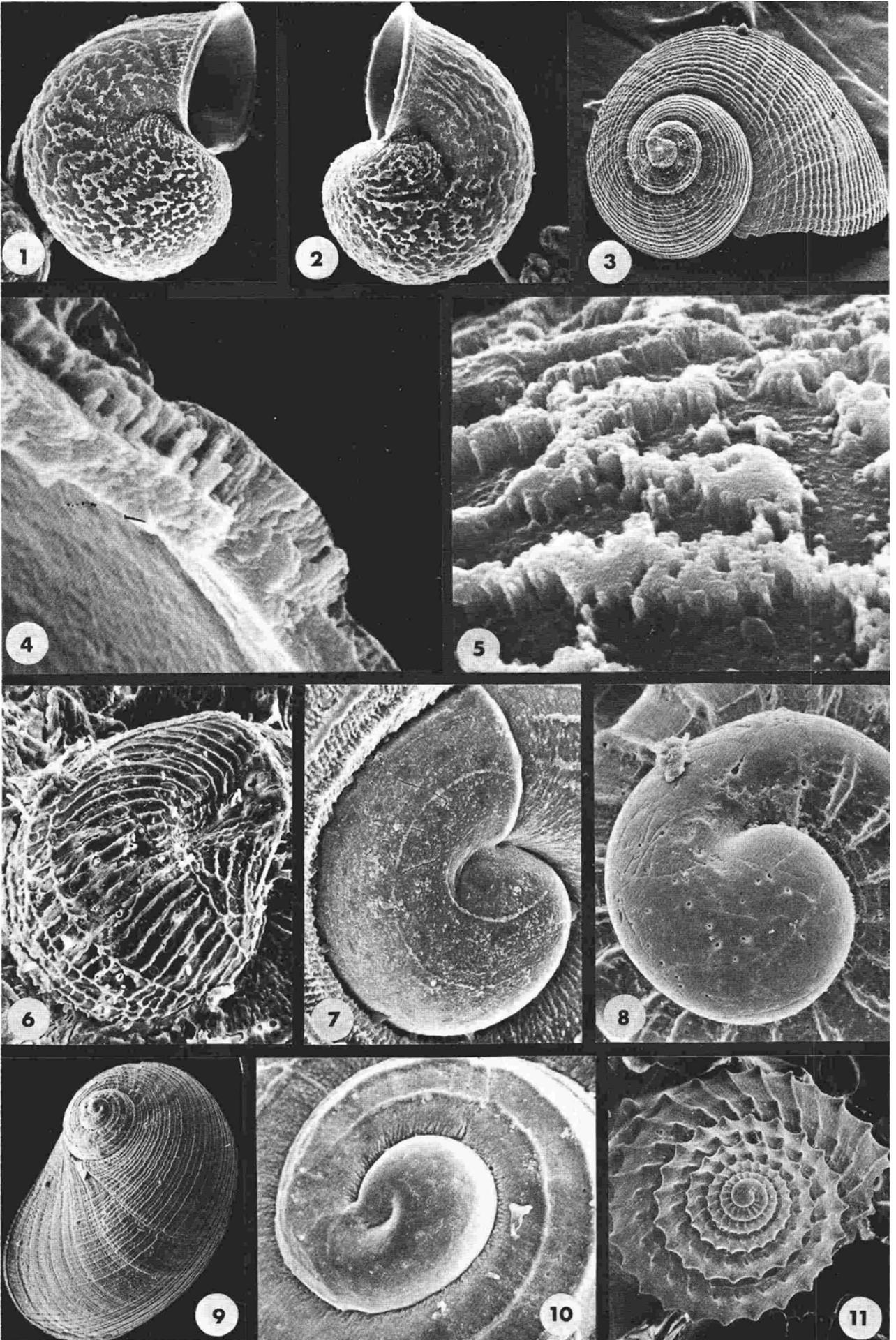
- Fig. 1 Trochophoralarve von *Cantharidus exasperatus*. Am animalen Pol (oben) ist ein Wimperkranz entwickelt, mit dessen Hilfe der Embryo in der Eihülle rotiert. Auf der linken Seite ist eine Abflachung zu erkennen, in der sich hohe Zellen mit geringem Dottergehalt differenzieren, die zur Schalendrüse werden. x 320.
- Fig. 2 Frühe Veligerlarve von *Gibbula divaricata* nach etwa 20 stündiger Entwicklung. Aus der Schalendrüse ist durch ein ringförmiges Auseinanderrücken der Drüsenzellen über den Eingeweidesack ein Mantelsaum entstanden und während dieser Wanderung eine organische Primärschale ausgeschieden worden. Sie ist mit dem Mantelrand verbunden, während sich das Epithel des Eingeweidesackes von ihr zurückziehen kann. x 320.
- Fig. 3 Veligerlarve von *Gibbula drepanensis* nach etwa 42 stündiger Entwicklung. Das Primärgehäuse ist vollständig gebildet, und der Mantelrand hat sich vom Gehäuserand gelöst. Die Verbindung zwischen Weichkörper und Schale erfolgt über zwei Muskeln, die bereits aktiv sind und den Körper vollständig in die Schale zurückziehen können. x 320.
- Fig. 4 Die Veligerlarve von *Cantharidus exasperatus* zeigt den sich bildenden Fuß (rechts oben) als flache Aufwölbung auf der Nacken-Außenseite. Der dottergefüllte Eingeweidesack (links) beginnt mit seiner trochospiralen Einrollung, durch die der Fußhöcker allmählich nach rechts auf die spätere umbilikale Gehäuseseite herumwandert. x 320.
- Fig. 5 Veligerlarve von *Gibbula adansoni* zu Beginn der trochospiralen Einrollung des Eingeweidesackes. Der Vorderkörper des Velum-Fußbereiches hat sich deutlich vom dottergefüllten Eingeweidesack abgesetzt. Aus dem leeren Gehäuseteil (rechts) wird das Meereswasser zwischen Mantelsaum und Schale (oben) herausgepreßt, wenn die beiden Muskeln den Körper in die Schale zurückziehen. x 320.
- Fig. 6 Veligerlarve von *Gibbula drepanensis* nach vollzogener trochospiraler Einrollung des Eingeweidesackes (Mitte unten). Bei diesem Prozess wandert der Fuß aus rein geometrischen Gründen nach rechts herum und ist zudem gewachsen (rechts). Die Lage der beiden Muskeln hat sich nicht verändert (siehe Fig.3). x 320.
- Fig. 1 Trochopora-larva of *Cantharidus exasperatus*. A prototroch (ciliary ring) is seen surrounding the animal pole. The cilia bring the larva into rotary movement within the interior of the egg capsule. On the left side of the embryo a zone of yolk-poor cells develops into the shell gland. x 320.
- Fig. 2 Larva of the early veliger-stage of *Gibbula divaricata* after about 20 hours of development. The cells of the shell gland have spread ring-like over the visceral mass on their way secreting the primary shell. The shell is attached to the mantle-edge, while the epithelium of the visceral mass can be withdrawn from it. x 320.
- Fig. 3 Veliger-larva of *Gibbula drepanensis* after 42 hours of development. The primary shell has been completed and the mantle has become detached from the margin of the shell. Connection between soft parts and hard parts are now formed by two muscles, which can withdraw the animal totally into its shell. x 320.
- Fig. 4 Veliger larva of *Cantharidus exasperatus* with foot present in the shape of a small hill on the neck (upper right). The yolk-filled visceral mass starts with trochospiral coiling due to which the foot passively migrates to the right into the position of the later umbilical side of the shell. x 320.
- Fig. 5 Veliger larva of *Gibbula adansoni* at start of the trochospiral coiling of the visceral mass. The anterior portion of the body (foot-velum region) has become clearly separated from the visceral mass. From the empty space (right) water is expelled via the gap between shell and mantle edge (upper part) when both muscles withdraw the body into the shell. x 320.
- Fig. 6 Veliger larva of *Gibbula drepanensis* after completed trochospiral coiling of the visceral mass (lower center). The foot has grown in size and by geometrical reasons only has been displaced to the right. Position of the two muscles has not been changed during this process (see fig. 3). x 320.



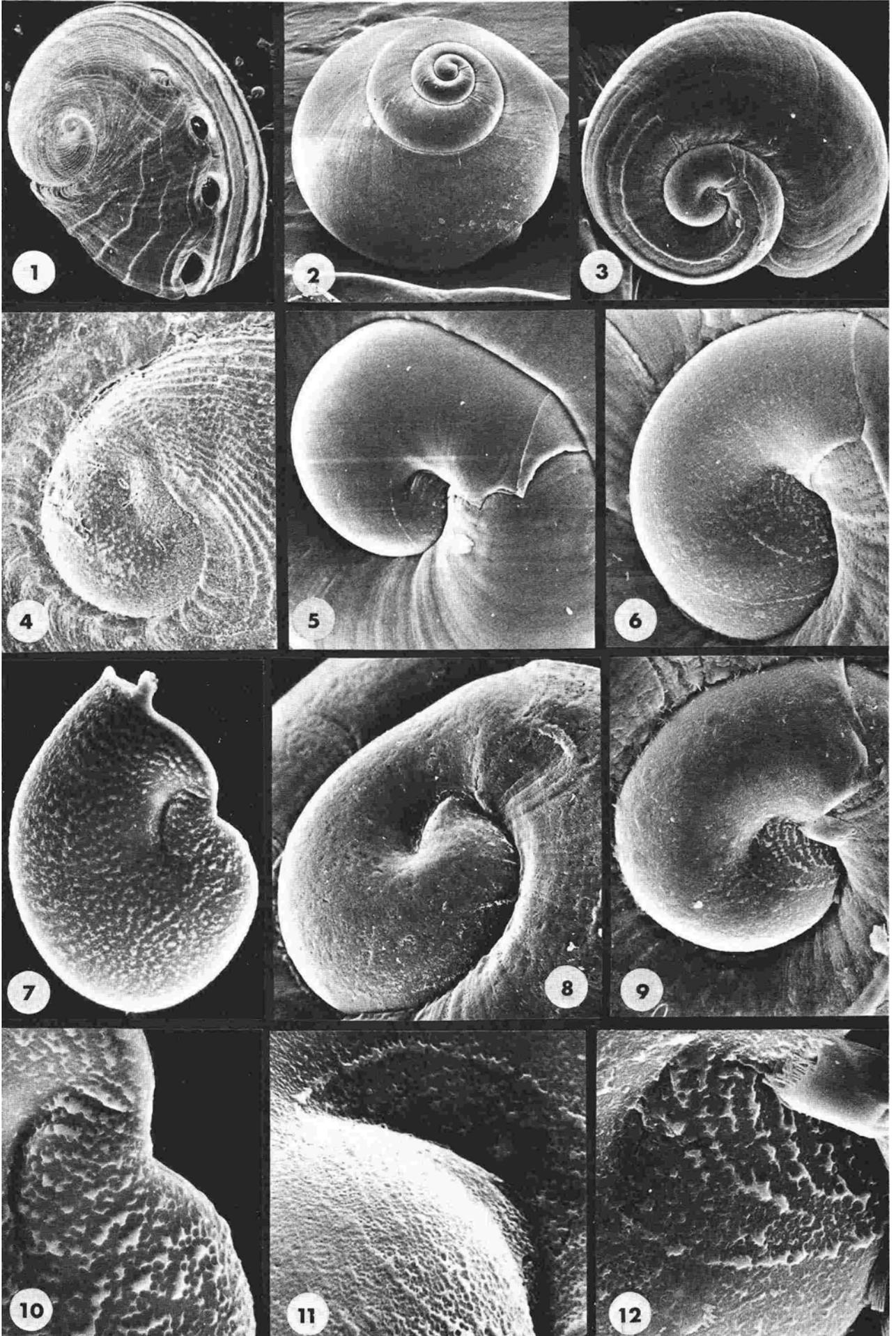
- Fig. 1 Veligerlarve von *Gibbula divaricata* im Stadium der Gehäuseverformung zwischen dem Fuß-Kopfbereich außen (oben) und dem Retraktormuskeln-Eingeweidesack-Komplex innen (Mitte). Der Fuß hat inzwischen ein Operculum abgeschieden (links Mitte) und beide Muskeln sind aktiv (unten). x 320.
- Fig. 2 *Cantharidus exasperatus* nach Abschluß der Gehäuseverformung. Der linke Retraktormuskel ist resorbiert worden, so daß nur der rechte erhalten bleibt. Die organische Schale wird in einem raschen Prozeß mineralisiert, was die Schale opak werden läßt. x 320.
- Fig. 3 Embryo von *Gibbula drepanensis* im Stadium der Kriech-Schwimmphase. Die Schale ist verkalkt und zwischen Velumbasis (oben) und Mantelrand (links) entsteht die Mantelhöhle. Beim Rückzug ins Gehäuse wird der ganze Körper nach hinten verlagert und die Position des Mantelrandes, der Mantelbucht und des Velums bleibt erhalten. Zuletzt schließt das Operculum die Apertur (rechts). x 320.
- Fig. 4 *Gibbula divaricata* in der Kriech-Schwimmphase. Die Mantelhöhle hat sich vertieft und der freie Mantelrand ist verstärkt worden. Das Velum ist bereits in der Reduktion begriffen. x 320.
- Fig. 5 Umbilikale Ansicht des Primärgehäuses von *Diodora italica*. Das ursprünglich eiförmige Gehäuse wurde bei der Verformung seitlich eingefaltet und seine Außenkrümmung wurde verstärkt. x 250.
- Fig. 6 Detail von Fig. 5 zeigt die Einfaltung der Seite des Primärgehäuses und die Skulptur, die aus einem Netzwerk von flachen Gruben und sie umgebenden Stegen besteht. x 510.
- Fig. 7 Apikale Ansicht des Primärgehäuses von *Diodora italica*. Der Vergleich von Fig. 5 und Fig. 7 zeigt, daß der nach der Gehäuseverformung noch angefügte Mündungssaum etwas weiter auf die umbilikale Seite des Gehäuses vorgreift als auf die apikale. Eine Skulptur von welligen Querwülsten ist in der seitlichen Verfaltung deutlich nach innen gezogen und verformt. x 250.
- Fig. 1 Larva of *Gibbula divaricata* during the stage of deformation of the shell caused by the interaction of the foot-head portion of the body on the outside (upper part) and the complex of the retractor-muscles and the visceral mass on the inside (center). The foot has meanwhile secreted an operculum (left center) and both muscles are activ. x 320.
- Fig. 2 Veliger of *Cantharidus exasperatus* after completion of shell deformation. The left retractor-muscle has been resorbed and only the right muscle takes over all functions and will later become the columellar muscle of the adult. The organic shell is now mineralized in a rapid process, which increases the opacity of the shell. x 320.
- Fig. 3 Embryo of *Gibbula drepanensis* in the crawling swimming stage. The shell is mineralized and between the velum base and the mantle edge the mantle (pallial) cavity forms. During withdrawal into the shell the whole body is retracted so that the relative position of the mantle, the cavity and the velum basically stays the same. The aperture only upon complete retraction of the body can be closed by the operculum (right). x 320.
- Fig. 4 *Gibbula divaricata* in the crawling swimming stage, the mantle cavity has been enlarged and the free mantle edge has grown in thickness. The velum is in the process of size reduction. x 320.
- Fig. 5 Umbilical view of the primary shell of *Diodora italica*. The original egg-shaped shell has been deformed in such a way that the sides are folded inwards and the outsides becomes more rounded. x 250.
- Fig. 6 Detail of fig. 5 shows the lateral fold of the primary shell and the sculpture of the shell consisting of flat interspaces with a meshwork of ridges surrounding them. x 510.
- Fig. 7 Apical view of the primary shell of *Diodora italica*. Comparison with fig. 5 shows that the apertural rim formed after shell deformation overlaps onto the umbilical side a bit further than on the apertural side, giving evidence of the slight twist of the once planispiral shell due to the secondary deformation. x 250.



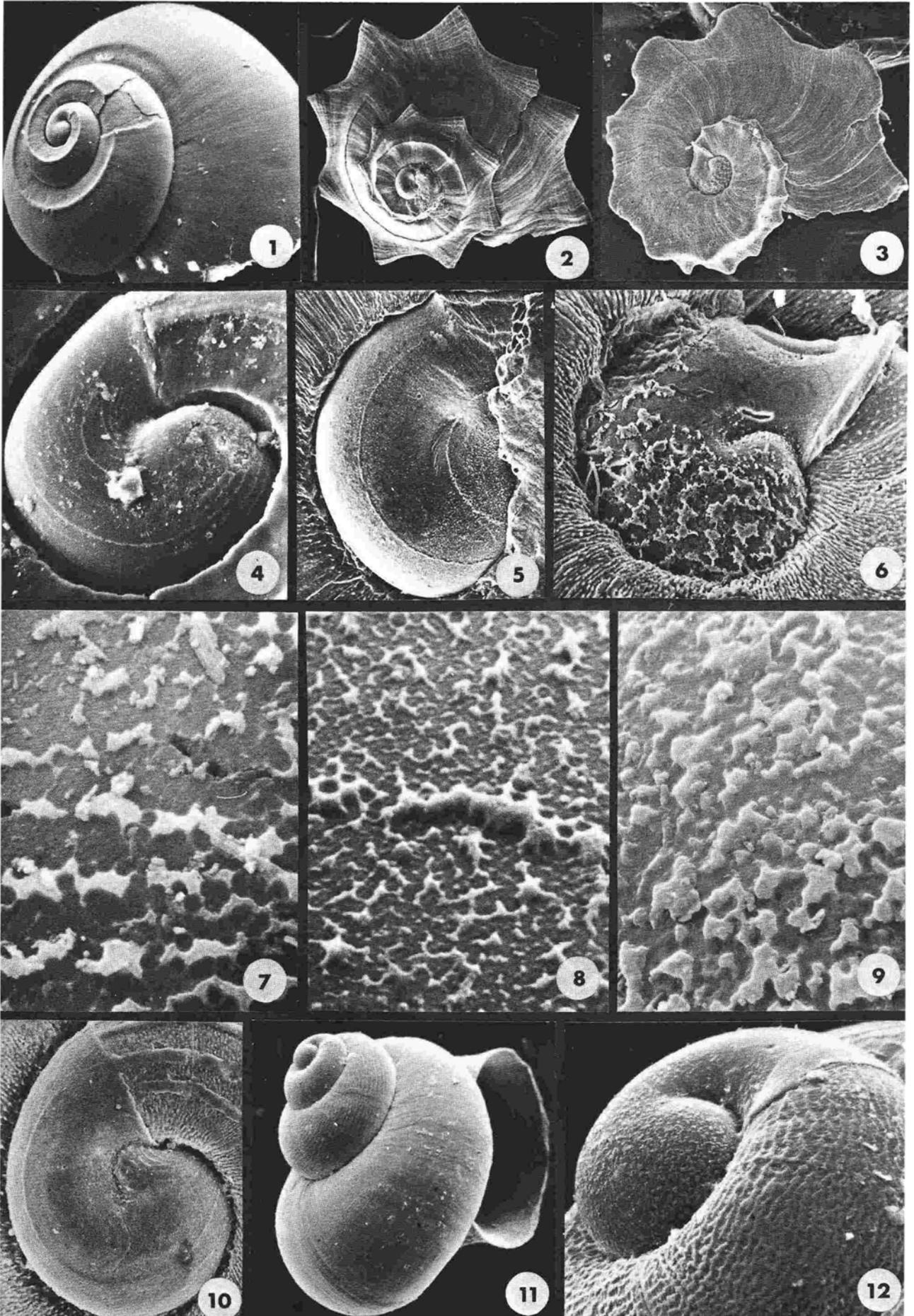
- Fig. 1 Apikale Ansicht des Primärgehäuses von *Trochus dentatus* aus dem Roten Meer. Die Innenflanke des Gehäuses ist zugespitzt und die Skulptur ist hier deutlich verzerrt. x 165.
- Fig. 2 Aperturale Ansicht des Primärgehäuses von *Trochus dentatus*. Die Skulptur besteht aus Querstegen und unregelmäßigen Spiralrippen. x 165.
- Fig. 3 Gehäuse eines jugendlichen *Turbo* cf. *petholatus* vom Roten Meer (Riffbereich bei Suakin, Sudan). x 31
- Fig. 4 Primärgehäuse von *Trochus dentatus* im Querbruch. Die aragonitische Prismenschicht des Gehäuses setzt sich in einzelnen Nadeln in die Skulpturelemente hinein fort (Fig. 1,2,5). x 4250.
- Fig. 5 Aufsicht auf die Skulpturelemente des Gehäuses von *Trochus dentatus* (Detail von Fig. 1). Etwa 0,2 µm breite Nadeln der Prismenschicht setzen die Skulptur im Inneren zusammen (die organische Hüllschicht wurde wegpräpariert). x 3000.
- Fig. 6 Primärgehäuse von *Turbo* cf. *petholatus* (Detail zu Fig. 3). Die Skulptur besteht aus Querrippen, die an den Flanken von Spiralrippen gekreuzt werden. Die Innenflanke zeigt eine deutliche Verzerrung der Skulptur (rechts). x 300.
- Fig. 7 Primärgehäuse von *Clanculus corallinus* aus dem Mittelmeer bei Banyuls-sur-Mer. Die Skulptur besteht aus einem etwas tuberkulären Netzwerk überdeckt von feinen Spiralstreifen. Die seitliche Verfaltung ist etwas unregelmäßig. x 230.
- Fig. 8 Das Primärgehäuse von *Solariella lamellosa* im Detail von Fig. 11. Die seitlichen Einfaltungen sind regelmäßig und glatt und die Innenflanke des Gehäuses erscheint daher gut gerundet. x 160.
- Fig. 9 Jugendgehäuse von *Stomatella varia* aus dem Roten Meer, Flachwasser der Riffzone bei Port Sudan. Die Gehäuseform ähnelt der von *Haliotis* (Taf.4/1) bis auf das Fehlen des Schlitzes. x 16.
- Fig. 10 Primärgehäuse von *Stomatella varia* im Detail von Fig. 9. Die der Außenkrümmung folgende Einfaltung gleicht stark der von *Haliotis* (Taf. 4/4). x 350.
- Fig. 11 Gehäuse von *Solariella lamellosa* in apikaler Ansicht. Die Individuen dieser Art leben im 700 bis 800 m tiefen Wasser vor der Küste Floridas. x 18.
- Fig. 1 Apical view of the primary shell of *Trochus dentatus* from the Red Sea. The inner flank of the shell shows a pointed shape and sculpture here is deformed. x 165.
- Fig. 2 Apertural view of the primary shell of *Trochus dentatus*. The sculpture consists of transversal elements and somewhat irregular spiral ribs. x 165.
- Fig. 3 Shell of a juvenile *Turbo* cf. *petholatus* from the Red Sea (reef near Suakin, Sudan). x 31.
- Fig. 4 Shell fracture of the primary shell of *Trochus dentatus* that was carried by a freshly hatched young shows the inner prismatic layer from which single aragonitic needles extend into the sculpture. x 4250.
- Fig. 5 View onto the sculpture of the primary shell of *Trochus dentatus* (detail of fig. 1). The 0,2 µm wide needle like crystals of the inner prismatic layer are continuous into the sculpture (the outer organic cover has been removed). x 3000.
- Fig. 6 Primary shell of *Turbo* cf. *petholatus* (detail of fig.3). The sculpture consists of transversal ribs which are crossed by spiral ribs on the inner and outer flank only. The inner flank has been deformed during the reshaping of the organic shell. x 300.
- Fig. 7 Primary shell of *Clanculus corallinus* from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer. The sculpture consists of a somewhat tubercular fine network connected to narrow spiral ridges. The lateral folds show minute irregularities. x 230.
- Fig. 8 Primary shell of *Solariella lamellosa* (detail of fig. 11). The lateral folds are regularly rounded and the deformed inner flank of the shell thus is also well rounded. x 160.
- Fig. 9 Shell of juvenile *Stomatella varia* from shallow reef area in the Red Sea (Port Sudan). Shell shape is very similar to that of *Haliotis* (pl. 4/1) with exception of the absence of a slit. x 16.
- Fig. 10 Primary shell of *Stomatella varia* (detail of fig. 9). The lateral fold follows in its outline that of the outer side of the shell in a similar way as in *Haliotis* (pl.4/4). x 350.
- Fig. 11 Shell of *Solariella lamellosa* in apical view. Animals of this species live in 700 to 800 m deep water off-shore of Florida. x 18.



- Fig. 1 Gehäuse einer juvenilen *Haliotis tuberculata* aus dem Mittelmeer von Banyuls-sur-Mer. Das Schlitzband beginnt erst nachdem das bodenlebende Tier eine Windung ohne Schlitz gebildet hat. x 19.
- Fig. 2 Gehäuse von *Tricolia* sp. aus dem Mittelmeer südlich Siziliens. Das frühe Gehäuse des bodenlebenden Jungtieres unterscheidet sich hinsichtlich der Skulptur nicht vom später gebildeten Gehäuse. x 28.
- Fig. 3 Primär- und Sekundärgehäuse von *Tricolia affinis* aus dem Litoral der Karibik bei Santa Marta. Das frühe Sekundärgehäuse zeigt hier eine vom späteren Sekundärgehäuse abweichende Rippenskulptur. x 102.
- Fig. 4 Primärgehäuse von *Haliotis lamellosa* aus dem flachen Wasser bei den Kanarischen Inseln (Lanzarote). Die seitliche Einfaltung folgt anfangs fast der Gehäuselängsachse und knickt erst dann zum Aperturrand um. Die Innenseite erscheint daher stark zugespitzt. x 180.
- Fig. 5 Primärgehäuse von *Tricola* sp. aus dem lagunären Seegrasbiotop des Roten Meeres bei Port Sudan. Nur auf der verzerzten Innenseite des Gehäuses (Bildmitte) ist die Skulptur deutlich, das restliche Gehäuse erscheint glatt. x 285.
- Fig. 6 Primärgehäuse von *Tricolia affinis* (Detail zu Fig.3). Ein feines Netzwerk gekoppelt mit feinen Spiralstegen bedeckt das Gehäuse und ist an der inneren Seite unter der Apertur deutlich gezerzt und kräftiger ausgebildet als an anderen Stellen. x 375.
- Fig. 7 Primärgehäuse von *Haliotis tuberculata* aus dem Plankton des Mittelmeeres von Banyuls-sur-Mer. Feine Querstege mustern das Gehäuse und sind in der seitlichen Einfaltung verbogen. x 220.
- Fig. 8 Etwas korrodiertes Primärgehäuse von *Tricolia speciosa* aus dem Mittelmeer bei Rovinj. Das Muster des Gehäuses wird durch ein feines Netzwerk und durch Spiralstege gebildet. x 376.
- Fig. 9 Primärgehäuse von *Tricolia affinis* (Detail von Fig. 3). Bei verschiedenen Individuen dieser Art schwankt die Primärgehäuseskulptur stark in ihrer Ausbildung (vergleiche Fig.6). x 340.
- Fig. 10 Das Detail von Fig. 7 zeigt die verfaltete Innenseite des Primärgehäuses von *Haliotis tuberculata* sowie die Gruben-Steg-Netzskulptur. x 550.
- Fig. 11 Das Detail von Fig. 2 zeigt die Einfaltung des Primärgehäuses von *Tricolia* sp. mit übergreifenden Spiralstreifen. Auch hier ist eine feine Netzskulptur vorhanden. x 1070.
- Fig. 12 Das Detail von Fig. 9 zeigt die seitliche Einfaltung des Primärgehäuses von *Tricolia affinis*, über die hinweg die Rippenskulptur sich fortsetzt. x 1080.
- Fig. 1 Shell of a juvenile *Haliotis tuberculata* from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer. The slit started to form when the crawling young had already produced one shell whorl additional to the primary shell. x 19.
- Fig. 2 Shell of *Tricolia* sp. from the Mediterranean Sea south of Sicily. The sculpture of the secondary shell is alike from beginning to end. x 28.
- Fig. 3 Primary and secondary shell of *Tricolia affinis* from the littoral zone of the Caribbean Sea near Santa Marta. The early secondary shell shows spiral ribs, while the later secondary shell is almost smooth. x 102.
- Fig. 4 Primary shell of *Haliotis lamellosa* from shallow water near the Canary Islands (Lanzarote). The lateral fold in its course first follows the curvature of the outer shell face and only later twists towards the aperture. Thus a strongly pointed inner shell margin is formed. x 180.
- Fig. 5 Primary shell of *Tricolia* sp. from the sea grass covered lagoons of the Red Sea near Port Sudan. Sculpture is developed only near the deformed inner side of the shell, while the remainder of the shell surface appears smooth. x 285.
- Fig. 6 Primary shell of *Tricolia affinis* (detail to fg.3). The shell is covered with a fine network of ridges in connection to spiral ridges. The inner shell side below the aperture is deformed and shows strongest sculpture. x 375.
- Fig. 7 Primary shell of *Haliotis tuberculata* from the plankton of the Mediterranean Sea caught near Banyuls-sur-Mer. Fine transversal ridges sculpture the shell and clearly show deformation by the fold. x 220.
- Fig. 8 Somewhat corroded primary shell of *Tricolia speciosa* from the Mediterranean Sea near Rovinj. The shell is covered with a fine reticulated network of ridges and grooves and some spiral ridges. x 376.
- Fig. 9 Primary shell of *Tricolia affinis* (detail of fig.3). Quite a bit of variation can be noted between different individuals of this species regarding the sculpture of the primary shell(that of the adult too)(compare fig.6). x 340.
- Fig. 10 The detail of fig. 7 shows the fold of the primary shell of *Haliotis tuberculata* and the groove-ridge sculpture. x 550.
- Fig. 11 The detail of fig. 2 shows the lateral fold of the primary shell of *Tricola* sp. with spiral ridges crossing it. A basal structure of a groove ridge network is present. x 1070.
- Fig. 12 The detail of fig.9 shows the lateral fold of the primary shell of *Tricolia affinis* with ridges crossing over from one side to the other. x 1080.

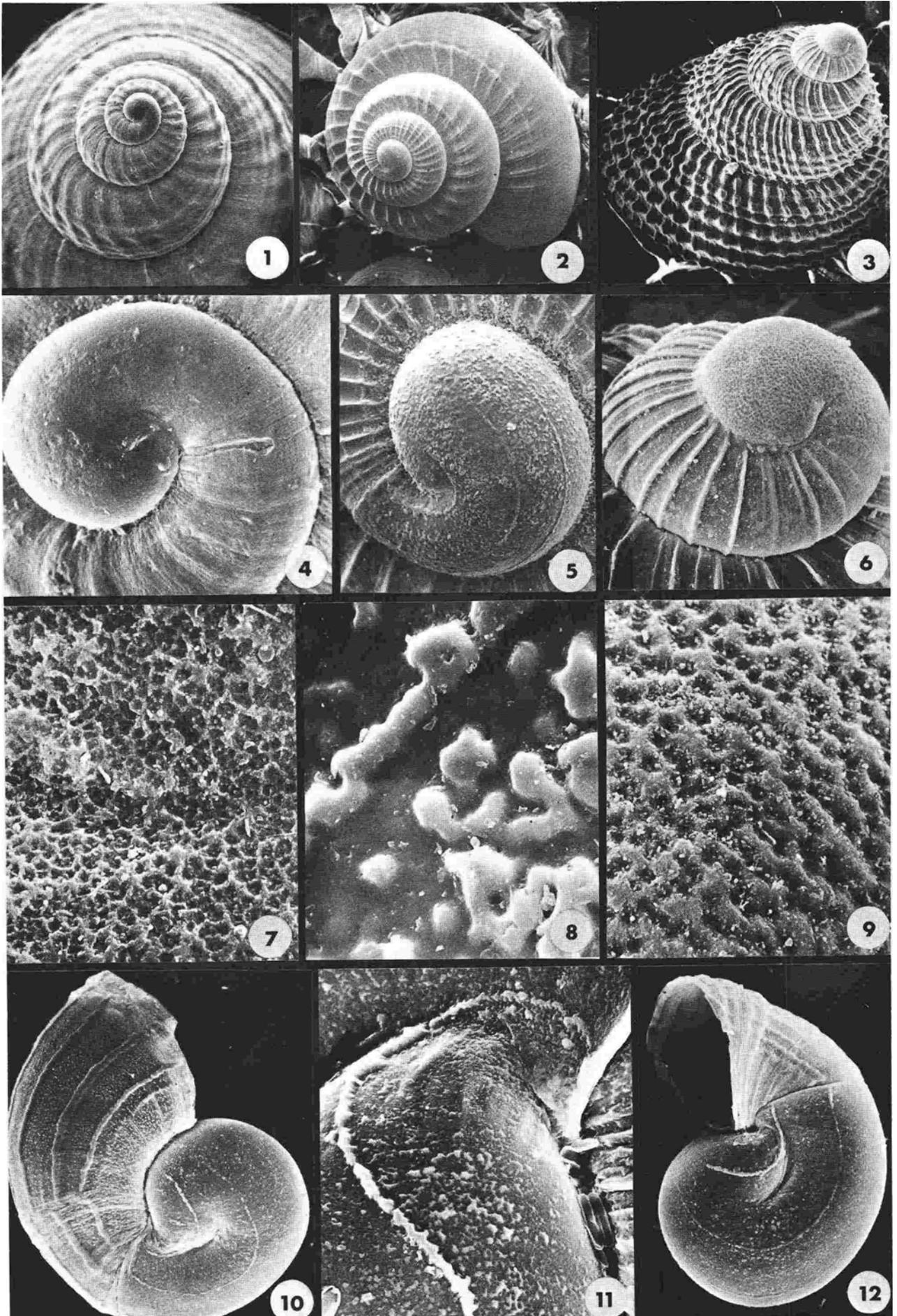


- Fig. 1 Gehäuse von *Solariella tubula* aus etwa 260 m tiefem Wasser vor der Ostküste von Florida. x 32.
- Fig. 2 Juveniles Gehäuse von *Galeoastraea* cf. *persica* aus dem Riffbereich des Roten Meeres bei Port Sudan. x 31.
- Fig. 3 Juveniles Gehäuse von *Trochus dentatus* aus der Riffzone des Roten Meeres bei Port Sudan. x 39.
- Fig. 4 Primärgehäuse von *Solariella tubula* (Detail von Fig.1). Die Skulptur besteht aus durchgehenden und durchbrochenen Spiralstreifen. Die Einfaltung erfolgte so regelmäßig, daß die Gehäuseinnenflanke ebenmäßig gerundet ist. x 195.
- Fig. 5 Primärgehäuse von *Galeoastraea* cf. *persica* (Detail von Fig.2). Die Einfaltung verläuft fast parallel zur Gehäuselängsachse und die Spiralberippung der Gehäuseflanken setzt sich über sie hinweg fort. x 260.
- Fig. 6 Primärgehäuse von *Trochus dentatus* (Detail von Fig.3). Die Skulptur besteht aus kräftigen Querstegen mit unregelmäßig ausgebildeten Rändern (siehe auch Taf.3/1,2). x 245.
- Fig. 7 Das Detail von Fig.4 zeigt die Skulptur des Primärgehäuses von *Solariella tubula*, die sich im wesentlichen aus einem feinen Gruben-Steg-Netzwerk zusammensetzt, welches mit spiraligen Rippen verknüpft ist. x 2000.
- Fig. 8 Das Detail von Fig. 5 zeigt eine Spiralrippe, die vom den Untergrund bedeckenden Netzwerk nur mäßig abgehoben erscheint; *Galeoastraea* cf. *persica*. x 4000.
- Fig. 9 Das Detail zu Fig. 12 zeigt die unregelmäßig granulöse Skulptur des Primärgehäuses von *Solariella lubrica*, die sich aus verstärkten Stegen der Netzskulptur herausgebildet hat. x 2000.
- Fig. 10 Das Primärgehäuse von *Tegula* cf. *fasciata* aus dem Litoral der Karibik bei Santa Marta. Die Skulptur besteht aus einem feinen Netzwerk und einigen wenigen Spiralstreifen. Die Gehäuseinnenflanke ist unter der Einfaltung zugespitzt. x 240.
- Fig. 11 Gehäuse von *Solariella lubrica* aus etwa 260 m tiefem Wasser vor der Ostküste Floridas. x 38.
- Fig. 12 Primärgehäuse von *Solariella lubrica* (Detail von Fig.11). Die Skulptur besteht aus feinen Tuberkeln (siehe Fig.9). x 200.
- Fig. 1 Shell of *Solariella tubula* from about 260 m deep water offshore of E-Florida. x 32.
- Fig. 2 Shell of a juvenile *Galeoastraea* cf. *persica* from the reef zone of the Red Sea near Port Sudan. x 31.
- Fig. 3 Shell of a juvenile *Trochus dentatus* from the reef zone of the Red Sea near Port Sudan. x 39.
- Fig. 4 Primary shell of *Solariella tubula* (detail of fig.1). The sculpture consists of continuous and discontinuous spiral elements. Folding of the flanks happened in such a regular way, that the inner side of the shell appears very regularly rounded. x 195.
- Fig. 5 The detail of fig. 2 shows the primary shell of *Galeoastraea* cf. *persica*. The fold is almost parallel to the outer curvature of the shell and the ribs of the sculpture cross it. x 260.
- Fig. 6 Detail of fig. 3 shows the primary shell of *Trochus dentatus*. Sculpture consists of strong transversal elements with irregular margins (see also pl. 3/1,2). x 245.
- Fig. 7 Detail of fig.4 shows the sculpture of the primary shell of *Solariella tubula* which consists of a basal ridge groove-network which is connected to spiral ribs. x 2000.
- Fig. 8 Detail to fig.5 shows one spiral rib which is embedded into the basal network of grooves and ridges which covers most of the primary shell of *Galeoastraea* cf. *persica*. x 4000.
- Fig. 9 Detail to fig. 12 shows the irregular, granular sculpture of the primary shell of *Solariella lubrica*, which has developed from net-ridges that increased in width. x 2000.
- Fig. 10 Primary shell of *Tegula* cf. *fasciata* from the littoral of the Caribbean Sea near Santa Marta. The sculpture consists of a fine ridge-groove network connected to a few spiral ridges. The inner side of the shell below the fold appears pointed. x 240.
- Fig. 11 Shell of *Solariella lubrica* from water of 260 m depth offshore from E-Florida. x 38.
- Fig. 12 Primary shell of *Solariella lubrica* (detail of fig.11). The sculpture consists of a fine granulation (see fig.9). x 200.

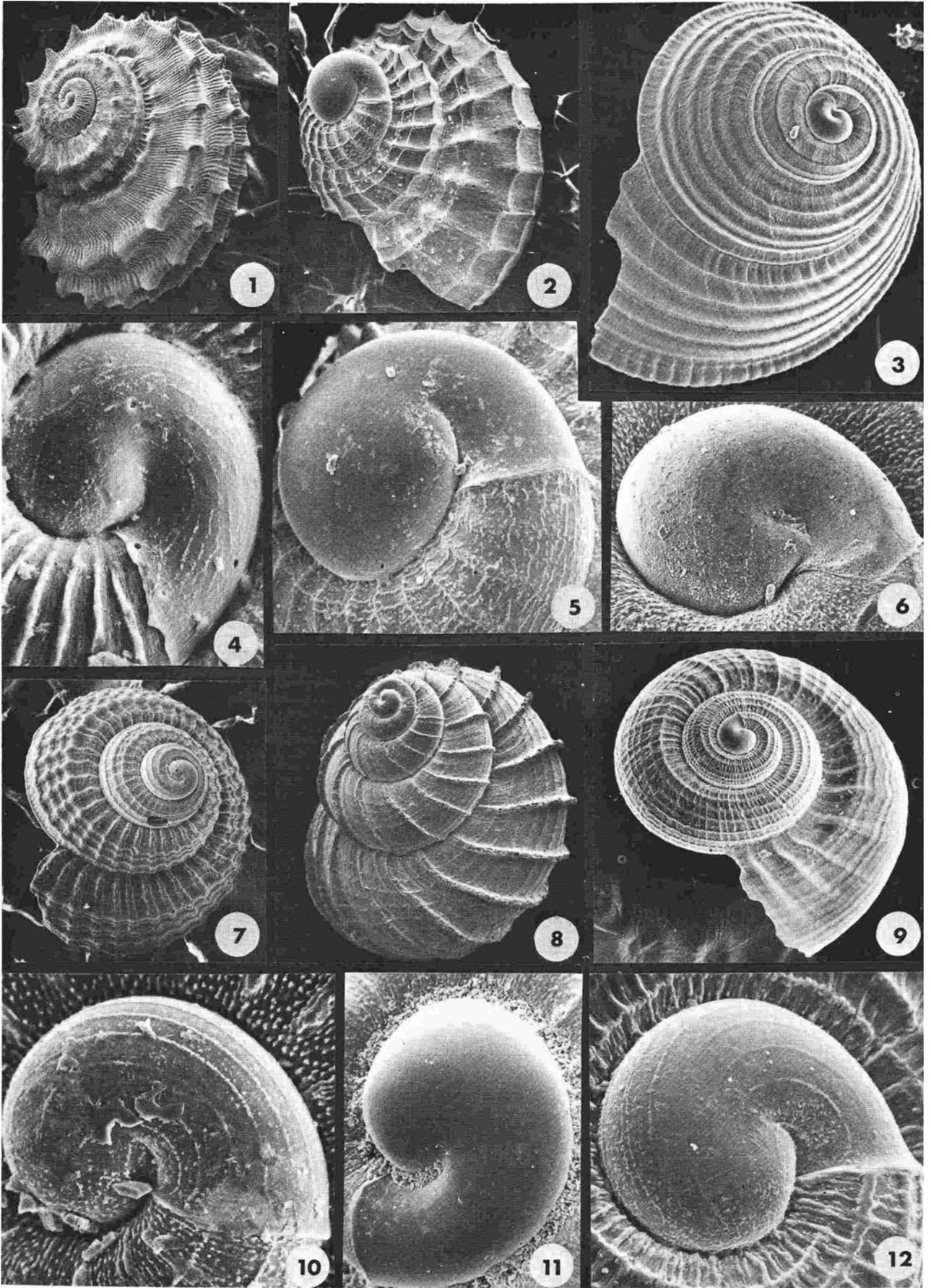


Gehäuseskulpturen verschiedener Trochaceen
Sculpture of the shell of different Trochacea

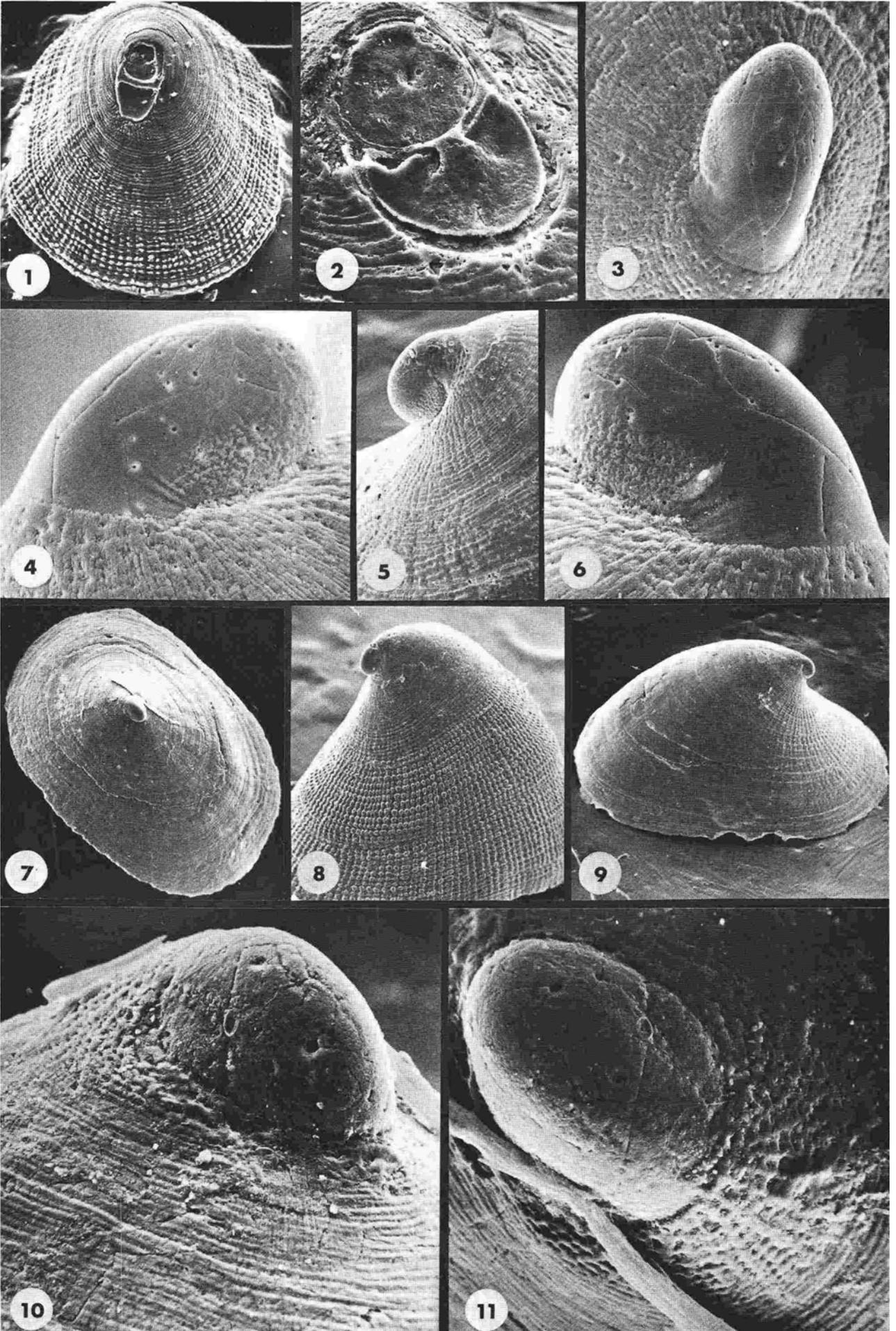
- Fig. 1 Apikale Ansicht des Gehäuses von *Margarites costalis* aus mehreren 100 m Tiefe westlich der Hebriden. x 16.
- Fig. 2 Gehäuse von *Microgaza vetula* aus etwa 550 m tiefem Wasser östlich von Jacksonville (US-Ostküste). x 14.
- Fig. 3 Gehäuse von *Euchelus cf. guttarosea* aus etwa 500 m tiefem Wasser vor der Küste von Charleston (US-Ostküste). x 31.
- Fig. 4 Das Detail von Fig.1 zeigt das Primärgehäuse von *Margarites costalis*, dessen seitliche Einfaltung flach und gleichmäßig gekrümmt ist. x 96.
- Fig. 5 Das Detail zu Fig.2 zeigt das Primärgehäuse von *Microgaza vetula*, deren Gehäusebreite groß ist und deren seitliche Einfaltungen nur auf den Bereich nahe der Apertur einwirken. x 83.
- Fig. 6 Das Detail von Fig.3 zeigt das Primärgehäuse von *Euchelus cf. guttarosea*. Die seitlichen Einfaltungen sind nur kurz. x 120.
- Fig. 7 Detail der Skulptur des Primärgehäuses von *Margarites costalis* (Detail zu Fig. 4). Die Skulptur besteht aus einem etwas unregelmäßigen Netzwerk zugespitzter Stege und unebener Gruben. x 1350.
- Fig. 8 Die Skulptur des Primärgehäuses von *Microgaza vetula* besteht aus Spiralrippen und einem feinen Netzwerk dessen Stege unregelmäßig durch Kristalleinlagerungen verdickt sind (Detail zu Fig. 5). x 1200.
- Fig. 9 Die Skulptur des Primärgehäuses von *Euchelus cf. guttarosea* (Fig. 6) besteht aus einem Grubenmuster mit gerundeten Netzstegen. x 950.
- Fig. 10 Primär- und Sekundärgehäuse von *Gibbula drepanensis* aus dem Mittelmeer von Banyuls-sur-Mer. Die nächträglich erfolgte Einfaltung der Flanke unterhalb der Apertur gibt sich daran zu erkennen, daß sie von Spiralrippen gekreuzt wird. x 143.
- Fig. 11 Das Detail von Fig. 10 zeigt die Einfaltung des Primärgehäuses von *Gibbula drepanensis*, die von einer Spiralrippe gekreuzt wird. x 690.
- Fig. 12 Das Primärgehäuse von *Gibbula drepanensis* mit Ansatz des ersten Sekundärgehäuses zeigt die seitliche Einfaltung und über diese hinweg kreuzende Spiralrippen auf der aperturalen Gehäusesseite. x 167.
- Fig. 1 Apical view of the shell of *Margarites costalis* from more than 100 m depth west of the Hebrides. x 16.
- Fig. 2 Shell of *Microgaza vetula* from about 550 m deep water offshore Jacksonville at the US-Eastcoast. x 14.
- Fig. 3 Shell of *Euchelus cf. guttarosea* from about 500 m deep water offshore Charleston, US-E-coast. x 31.
- Fig. 4 Detail of fig.1 shows the primary shell of *Margarites costalis* with a shallow lateral fold that curves evenly. x 96.
- Fig. 5 Detail to fig. 2 shows the primary shell of *Microgaza vetula*, which shows a very broad apical region and lateral folds that only deform the area close to the aperture. x 83.
- Fig. 6 Detail of fig. 3 show the primary shell of *Euchelus cf. guttarosea* with very short folds near the apical portion of the aperture. x 120.
- Fig. 7 Detail of the sculpture of the primary shell of *Margarites costalis* shows a somewhat irregular network of sharp ridges surrounding uneven grooves. x 1350.
- Fig. 8 The sculpture of the primary shell of *Microgaza vetula* consists of spiral ribs and a fine network between them. Ridges in the later have been irregularly increased in width with crystal growth from inside (detail to fig.5). x 1200.
- Fig. 9 The sculpture of the primary shell of *Euchelus cf. guttarosea* (fig.6) consists of a pattern of grooves surrounded by flatened ridges. x 950.
- Fig. 10 Primary and secondary shell of *Gibbula drepanensis* from the shallow water of the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer. The folds demonstrate their secondary nature by spiral ribs crossing them from one side to the other. x 143.
- Fig. 11 The detail of fig. 10 shows the lateral fold of the primary shell of *Gibbula drepanensis* and the crossing spiral ridge. x 690.
- Fig. 12 The primary shell of *Gibbula drepanensis* with the first secondary shell added to it by the crawling young also demonstrates the lateral fold and ribs that cross it. x 167.



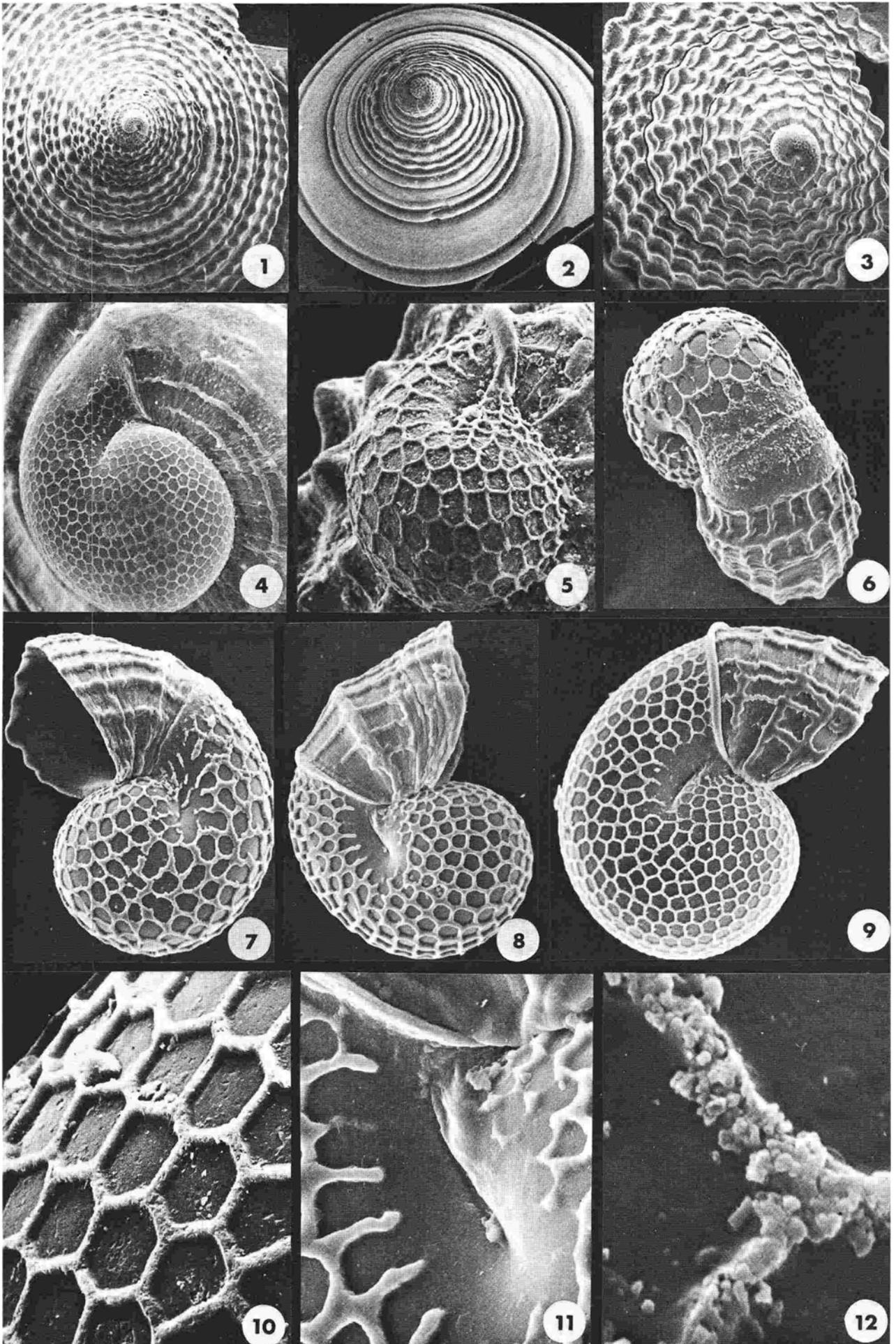
- Fig. 1 Gehäuse von *Arene variabilis* aus 70-80 m tiefem Wasser bei Key West, Florida. x 17
- Fig. 2 Gehäuse von *Solariella actinophora* aus 800 bis 1200 m tiefem Wasser vor der Ostküste Floridas. x 26.
- Fig. 3 Gehäuse eines jugendlichen *Trochus* cf. *sandwichensis* aus der flachen Rifflagune des Roten Meeres bei Port Sudan. x 41.
- Fig. 4 Das Detail von Fig. 1 zeigt das Primärgehäuse von *Arene variabilis*. Die Skulptur besteht aus durchgehenden und unterbrochenen feinen Spiralstreifen. x 232.
- Fig. 5 Das Detail von Fig. 2 zeigt das glatte Primärgehäuse von *Solariella actinophora*, dessen Einfaltungen regelmäßig gerundet sind, da sie über einem prall mit Dotter gefülltem Eingeweidesack entstanden. x 84.
- Fig. 6 Das Detail von Fig. 3 zeigt das Primärgehäuse von *Trochus* cf. *sandwichensis*, welches bedeckt ist von feiner Netzskulptur in Verbindung mit einzelnen feinen Spiralstreifen. Die seitliche Einfaltung entstand hier über einem kleinen, wenig Dotter enthaltenden Eingeweidesack und ist daher zugespitzt geknickt. x 260.
- Fig. 7 Gehäuse von *Solariella* cf. *lacunella* aus 160 bis 200 m Tiefe vor der Küste Georgias und Floridas. x 25.
- Fig. 8 Gehäuse von *Margarites* cf. *cancellata* aus dem 200 bis 300 m tiefen Wasser vor den Florida Keys. x 26.
- Fig. 9 Gehäuse von *Microgaza* sp. aus dem 800 m tiefen Wasser des Blake Plateaus vor der US-Ostküste. x 25.
- Fig. 10 Primärgehäuse von *Solariella aegleis* aus dem 100 bis 250 m tiefen Wasser von Floridas Südost-Küste. Die Skulptur besteht aus regelmäßig angeordneten Spiralarippen. x 180.
- Fig. 11 *Margarites* cf. *cancellata* Primärgehäuse im Detail von Fig. 8. Die Schale ist völlig glatt und ebenmäßig gerundet. x 143.
- Fig. 12 Das Detail von Fig. 9 zeigt das Primärgehäuse von *Microgaza* sp. mit einer Skulptur von regelmäßigen Spiralarippen. x 170.
- Fig. 1 Shell of *Arene variabilis* from 70-80 m of depth offshore from Key West, Florida. x 17.
- Fig. 2 Shell of *Solariella actinophora* from 800 to 2100 m of depth from offshore the Florida E-coast. x 26.
- Fig. 3 Shell of a juvenile of *Trochus* cf. *sandwichensis* from the shallow reef lagoon of the Red Sea near Port Sudan. x 41.
- Fig. 4 Detail of fig. 1 shows the primary shell of *Arene variabilis*. Sculpture consists of fine continuous and short interrupted spiral ribs. x 232.
- Fig. 5 Detail of fig. 2 shows the smooth primary shell of *Solariella actinophora*. The fold is regularly rounded because it was formed on a rounded, yolk-filled visceral mass. x 84.
- Fig. 6 Detail of fig. 3 shows the primary shell of *Trochus* cf. *sandwichensis* which is covered with a fine network sculpture connected to some spiral striae. The fold here formed on a small visceral mass with little yolk reserves in them and therefore is of hooked outline. x 260.
- Fig. 7 Shell of *Solariella* cf. *lacunella* from 160 to 200 m of depth offshore from Georgia and Florida. x 25.
- Fig. 8 Shell of *Margarites* cf. *cancellata* from 200 to 300 m deep water offshore from Florida Keys. x 26.
- Fig. 9 Shell of *Microgaza* sp. from 800 m depth of the Blake Plateau west of the US-East-coast. x 25.
- Fig. 10 Primary shell of *Solariella aegleis* from 100 to 250 m of depth offshore from Florida SE-coast. The sculpture consists of regular spiral ribs. x 180.
- Fig. 11 Detail of fig. 8 shows the primary shell of *Margarites* cf. *cancellata* which is smooth and well rounded. x 143.
- Fig. 12 Detail of fig. 9 shows the primary shell of *Microgaza* sp. with a sculpture of regular spiral ribs. x 170.



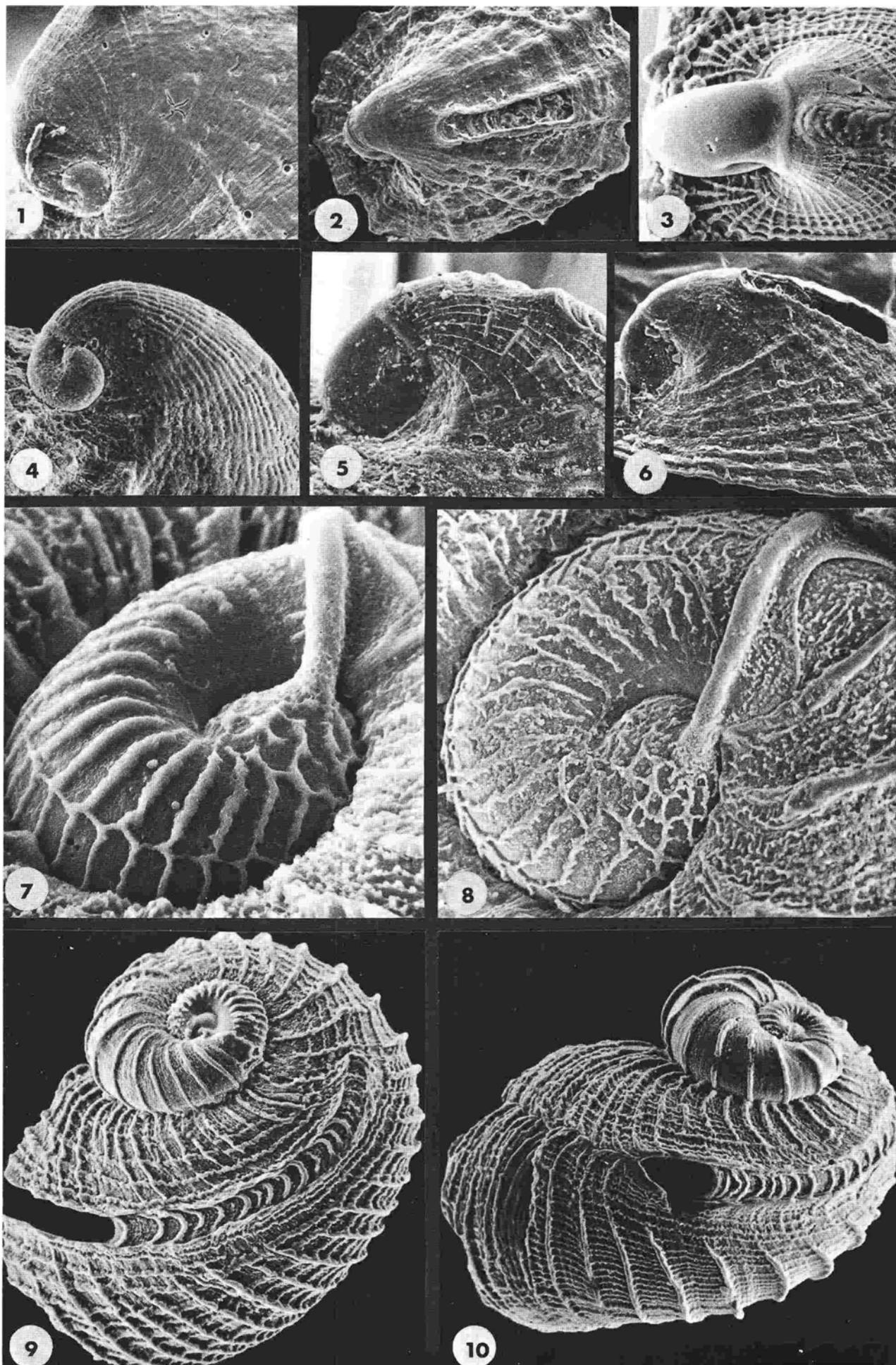
- Fig. 1 Das Gehäuse einer jugendlichen *Cellana eucosmia* aus dem Riffbereich des Roten Meeres bei Port Sudan ist symmetrisch-napfförmig. Das Primärgehäuse war ebenfalls bilateralsymmetrisch, und seine Aufrollungsachse bildet einen kleinen Winkel mit der Längsachse des Sekundärgehäuses. x 90.
- Fig. 2 Aufsatz des abgebrochenen Primärgehäuses von *Acmaea* sp. aus dem Litoral der Karibik bei Santa Marta auf dem Sekundärgehäuse. Im unteren Teil sind die Ansatzstellen der beiden Retraktormuskeln zu erkennen und die Aufrollungsachse des Primärgehäuses bildet einen großen Winkel mit der Längsachse des napfförmigen Sekundärgehäuses. x 286.
- Fig. 3 Primärgehäuse von *Cocculina* cf. *spinigera* (Detail zu Fig. 8). Die Gestalt ist fast planispiral und die Aufrollungsachse ist fast parallel zur Längsachse des Sekundärgehäuses. x 150.
- Fig. 4 Detail zu Fig. 9 zeigt die umbilikale Ansicht des Primärgehäuses von *Cocculina reticulata* auf dem napfförmigen Sekundärgehäuse. x 235.
- Fig. 5 Das Detail zu Fig. 9 zeigt den Ansatz des Primärgehäuses von *Cocculina reticulata* am Sekundärgehäuse. x 85.
- Fig. 6 Detail zu Fig. 8 zeigt die apikale Ansicht des Primärgehäuses von *Cocculina* cf. *spinigera* mit der nur sehr schwachen Verfaltung und dem tuberkulären Querstegmuster des Apex. x 230.
- Fig. 7 Das Gehäuse von *Lepeta caeca* aus dem Mittelmeer vor der nordjugoslawischen Küste aus 50 bis 60 m Tiefe. Das Primärgehäuse weist die gleiche Längsachsenrichtung auf, wie das Sekundärgehäuse. x 23.
- Fig. 8 Gehäuse von *Cocculina* cf. *spinigera* aus 100 bis 250 m Wassertiefe vor der Inselkette der Florida Keys. x 35.
- Fig. 9 Gehäuse von *Cocculina reticulata* aus 250 bis 800 m Tiefe vor der Küste Georgias und Floridas. x 18.
- Fig. 10 Detail zu Fig. 7 zeigt das Primärgehäuse von *Lepeta caeca*. Das Jungtier schlüpfte aus dem mütterlichen Brutraum als es bereits ein napfförmiges Sekundärgehäuse ausgebildet hatte. Die Dimension dieses Gehäuses ist mit dem Ende der retikulierten Skulptur erkennbar. x 240.
- Fig. 11 Detail zu Fig. 7 zeigt das Primärgehäuse von *Lepeta caeca* mit dem Ansatz des Teils des Sekundärgehäuses, der noch innerhalb der Brutkammer gebildet wurde. x 260.
- Fig. 1 Shell of a juvenile *Cellana eucosmia* from the reef zone of the Red Sea near Port Sudan. The longaxis of the bilaterally symmetrical primary shell forms a small angle with the longaxis of the conical secondary shell. x 90.
- Fig. 2 The shell of a juvenile *Acmaea* sp. from the nearshore area of the Caribbean Sea near Santa Marta shows the imprint of the primary shell onto the secondary shell. The inner side of the primary shell has been deformed and calcified in the presence of two retractor muscles, which left their scar. A large angle is found between long axis of primary and secondary shells. x 286.
- Fig. 3 Detail to fig. 8 shows the primary shell of *Cocculina* cf. *spinigera* in its position on the secondary shell, with longaxes of both almost parallel to each other. x 150.
- Fig. 4 Detail to fig. 9 shows the umbilical side of the primary shell of *Cocculina reticulata* with only weak folds as evidence for deformation into weakly trochispiral shape. x 235.
- Fig. 5 Detail to fig. 9 shows the insertion of the primary shell onto the secondary shell in *Cocculina reticulata*. x 85.
- Fig. 6 Detail to fig. 8 shows the apical view of the primary shell of *Cocculina* cf. *spinigera* with only weak folds near the aperture and tubercle ridges as sculpture of the apical shell portion. x 230.
- Fig. 7 Shell of *Lepeta caeca* from the Mediterranean Sea near the northern coast of the Adriatic Sea from 50 to 60 m depth. The primary shell shows the same orientation as the secondary shell and is bilaterally symmetrical. x 23.
- Fig. 8 Shell of *Cocculina* cf. *spinigera* from 100 to 250 m of depth from offshore the Florida Keys. x 35.
- Fig. 9 Shell of *Cocculina reticulata* from 250 to 800 m of depth offshore the coast of Georgia and Florida. x 18.
- Fig. 10 Detail to fig. 7 shows the primary shell of *Lepeta caeca*. The young animal hatches from the brood-chamber of the female when it has produced a first secondary shell. Both primary and secondary shells are mineralized first when the time of hatching has been reached. This is documented by the end of the reticulate sculpture. x 240.
- Fig. 11 Detail of fig. 7 shows the primary shell of *Lepeta caeca* with the added reticulated secondary shell that was formed while the young remained within the brood chamber. x 260.



- Fig. 1 Gehäuse von *Calliostoma granulatum* aus dem Mittelmeer bei Banyuls-sur-Mer. x 15.
- Fig. 2 Gehäuse von *Calliostoma laugierii* aus dem Mittelmeer von Banyuls-sur-Mer. x 18.
- Fig. 3 Gehäuse von *Calliostoma zizyphinum* aus dem Mittelmeer von Banyuls-sur-Mer. x 28.
- Fig. 4 Primärgehäuse von *Calliostoma cf. fascinans* aus 160 m Tiefe vor der Küste bei Charleston (US-Ostküste). Die Innenseite ist unter der Einfaltung beinahe regelmäßig gerundet. x 113.
- Fig. 5 Primärgehäuse von *Calliostoma cf. jujubinum* aus dem Litoral der Karibik bei Santa Marta. Die Skulpturelemente des Netzmusters greifen bis in die Basis des Aperturringes hinein vor (mitte oben). x 176.
- Fig. 6 Detail zu Fig. 2 zeigt das Primärgehäuse von *Calliostoma laugierii* mit erstem Ansatz des Sekundärgehäuses ohne starken Absatz dazwischen. x 120.
- Fig. 7 Detail zu Fig. 2 zeigt in der umbilikalen Ansicht das Primärgehäuse von *Calliostoma laugierii* mit einem schwach ausgebildeten Aperturring zwischen Primär- und Sekundärgehäuse. x 120.
- Fig. 8 Detail zu Fig. 2 zeigt den apikalen Anblick des *Calliostoma laugierii* Primärgehäuses mit deutlich ausgebildeten Aperturring zum Ansatz des Sekundärgehäuses hin. x 120.
- Fig. 9 Primärgehäuse von *Calliostoma granulatum* mit darauf folgendem ersten Ansatz des Sekundärgehäuses von einem Tier, welches im Plankton des Mittelmeeres bei Banyuls-sur-Mer gefangen wurde und im Glas sich zum Kriechtier umwandelte. x 137.
- Fig. 10 Das Detail von Fig. 1 zeigt die regelmäßig sechseckige Skulptur des Primärgehäuses von *Calliostoma granulatum*. x 740.
- Fig. 11 Das Detail zu Fig. 8 zeigt die Einfaltung der Gehäusesseite bei *Calliostoma laugierii*. Die Skulptur zeichnet die Verfaltung nicht nach, sondern ist sekundär durchgeprägt. x 500.
- Fig. 12 Detail zu Fig. 4 zeigt die Struktur der Netzrippen des Primärgehäuses von *Calliostoma cf. fascinans*. Die Kristallite weisen unterschiedliche Richtung und Breite auf. x 4300.
- Fig. 1 Shell of *Calliostoma granulatum* from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer. x 15.
- Fig. 2 Shell of *Calliostoma laugierii* from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer. x 18.
- Fig. 3 Shell of *Calliostoma zizyphinum* from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer. x 28.
- Fig. 4 Primary shell of *Calliostoma cf. fascinans* from 160m of depth offshore from Charleston (US-Eastcoast). The inner side of the shell near the fold is almost perfectly rounded. x 113.
- Fig. 5 Primary shell of *Calliostoma cf. jujubinum* from the littoral zone of the Caribbean Sea near Santa Marta. The ridges of the sculpture are continuous into the base of the apertural rim and, therefore, have been imprinted newly onto the organic shell after its deformation. x 176.
- Fig. 6 Detail to fig. 2 shows the primary shell of *Calliostoma laugierii* with an almost smooth transition between primary and secondary shell. x 120.
- Fig. 7 Detail to fig. 2 shows the umbilical view of the primary shell of *Calliostoma laugierii* with a weak apertural edge present between the end of the primary and the start of the secondary shell. x 120.
- Fig. 8 Detail of fig. 2 shows the apical view of the primary shell of *Calliostoma laugierii* with a prominent apertural rim at the place of onset of the secondary shell. x 120.
- Fig. 9 Primary shell of *Calliostoma granulatum* with the first secondary shell formed by a planktonic larva caught in the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer and settled to bottom life within the glass beaker. x 137.
- Fig. 10 Detail of fig. 1 shows the regularly hexagonal sculpture of the primary shell of *Calliostoma granulatum*. x 740.
- Fig. 11 Detail to fig. 8 shows the fold of the shell margin in the primary shell of *Calliostoma laugierii*. The sculpture shows no sign of deformation here and has been introduced afterwards as a new component. x 500.
- Fig. 12 Detail to fig. 4 shows the structure of the ribs of the primary shell of *Calliostoma cf. fascinans*. The crystallites are arranged in different directions and are of different diameter. x 4300.

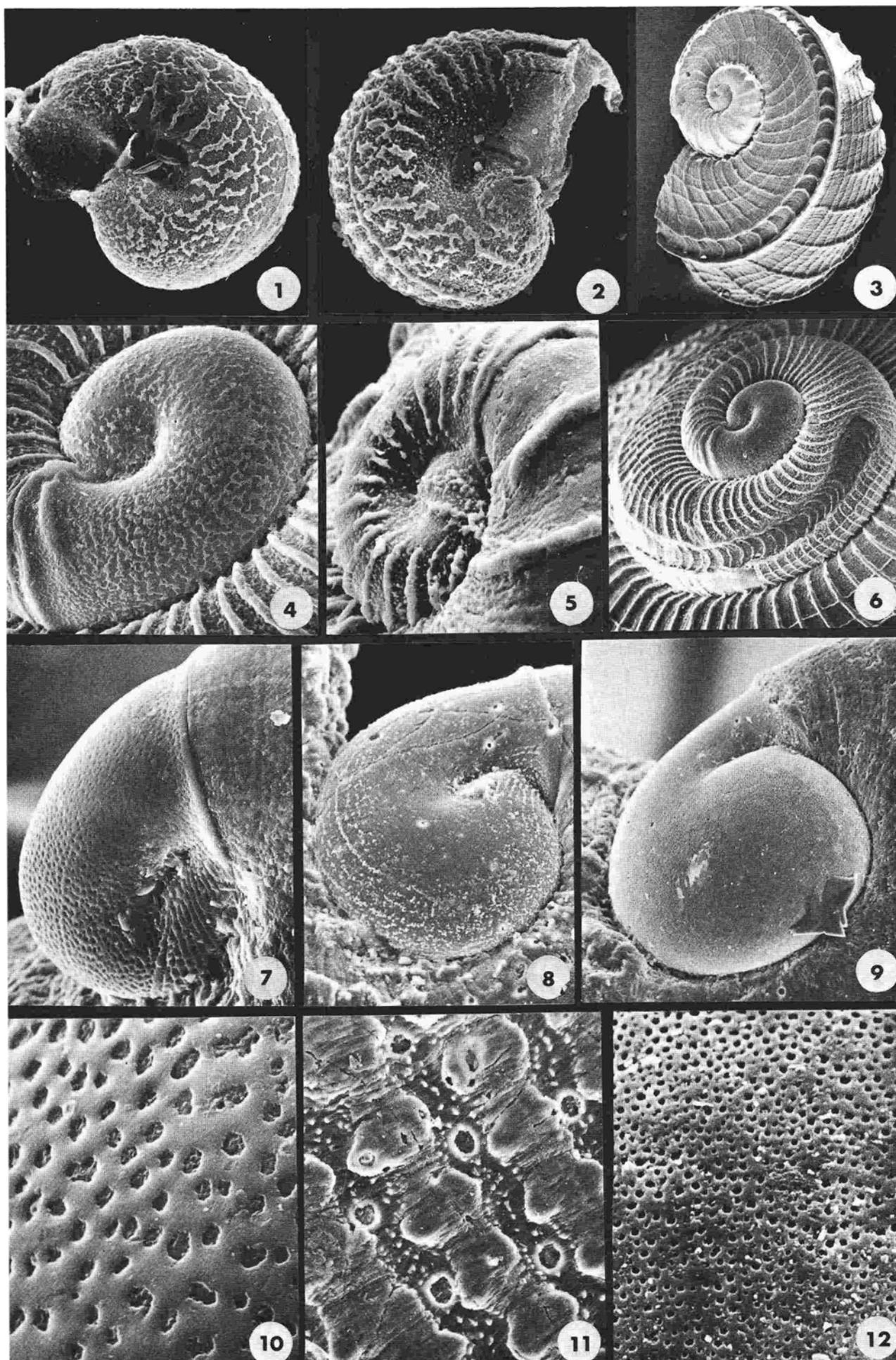


- Fig. 1 Der apikale Gehäusebereich von *Emarginula pumila* aus dem litoralen Bereich der Karibik bei Santa Marta zeigt die feine Spiralberippung des Sekundärgehäuses. Das Schlitzband tritt erst spät im Bereich des Sekundärgehäuses in Erscheinung (oben Mitte) und Poren treten mit dem Beginn des Tertiärgehäuses (napfförmig, unten) auf. x 75.
- Fig. 2 Aufsicht auf das Gehäuse einer juvenilen *Diodora listeri* aus dem Felslitoral Kolumbiens bei Santa Marta. Der Schlitz beginnt im mittleren Teil des Sekundärgehäuses und endet im ersten Teil des Tertiärgehäuses. Er wird anfangs durch normale Inkremente hinten geschlossen, später nach Erreichen der Lochform aber erweitert. x 68.
- Fig. 3 Primär- und Sekundärgehäuse von *Nesta candida* aus dem flachen Wasser der Riffzone des Roten Meeres bei Port Sudan. Das Primärgehäuse ist glatt. Das Schlitzband beginnt gleich mit der ersten Abscheidung des Sekundärgehäuses. x 338.
- Fig. 4 Der apikale Gehäusebereich von *Emarginula fissurata* aus dem Felslitoral des Mittelmeeres bei Banyuls-sur-Mer zeigt eine kräftige dichte Spiralberippung des Sekundärgehäuses und ein spätes Einsetzen des Schlitzes. x 75.
- Fig. 5 Der apikale Gehäusebereich von *Emarginula phrixodes* aus dem Riffbereich der Karibik bei Santa Marta zeigt das Sekundärgehäuse mit einer feinen Spiralberippung, die sich sowohl von den Tuberkelskulptur des Primärgehäuses (links) als auch den radial- und konzentrischen Rippen des Tertiärgehäuses unterscheidet. x 136.
- Fig. 6 Gehäuse einer jugendlichen *Fissurella nimbose* aus dem flachen Karibischen Meer bei Santa Marta. Der Schlitz setzt erst nach der Mitte des Sekundärgehäuses ein und wird im Beginn des Tertiärgehäuses wieder verschlossen. Beim wachsenden Tier wird das Loch durch Lösung anschließend vergrößert bis ihm schließlich der ganze Bereich des Primär- und Sekundärgehäuses zum Opfer gefallen ist. x 60.
- Fig. 7 Primärgehäuse von *Scissurella* sp. aus der Rifflagune des Roten Meeres bei Port Sudan. Die Berippung ist stark mineralisiert und gegen das Muster der Oberfläche des organischen Gehäuses etwas verändert. Die Rippen sind im verformten Bereich der Innenseite daher nicht verzerrt und greifen bis in die Aperturverdickung über. x 612.
- Fig. 8 Primärgehäuse der gleichen Art *Scissurella* sp. wie in Fig. 7 dargestellt. Hier ist die ursprüngliche Skulptur der organischen Schale ohne Veränderung abgeprägt. x 626.
- Fig. 9 Gehäuse von *Scissurella cingulata* aus dem flachen Wasser der Karibik bei Santa Marta. Das Primärgehäuse wird von kräftigen Rippen bedeckt, und im Sekundärgehäuse erfolgte die Bildung eines Schlitzes erst nachdem eine Windung abgeschieden wurde. x 121.
- Fig. 10 Gehäuse von *Sinezona* sp. aus dem flachen Wasser von Lanzarote (Kanarische Inseln). Das Primärgehäuse weist kräftige Radialberippung auf. Der erst spät einsetzende Schlitz wird vor der Fertigstellung der Endgestalt des Gehäuses wieder geschlossen. x 104.
- Fig. 1 The apical portion of the shell of *Emarginula pumila* from the littoral zone of the Caribbean Sea near Santa Marta shows a fine spiral rib-sculpture of the secondary shell. The slit makes its appearance late and pores are found in the shell with beginning of the formation of the conical tertiary shell. x 75.
- Fig. 2 View onto the shell of a juvenile *Diodora listeri* from the rocky shore of Columbia near Santa Marta. The slit makes its first appearance in the central portion of the secondary shell and ends with the start of the tertiary shell. At first it is closed by normal increments of shell. Later it remains open and becomes secondarily enlarged by dissolution. x 68.
- Fig. 3 Primary and secondary shell of *Nesta candida* from the shallow water of the reef-zone in the Red Sea near Port Sudan. The primary shell is smooth. The slit starts right with the first growth of secondary shell. x 338.
- Fig. 4 Apical portion of the shell of *Emarginula fissurata* from the rocky shore area of the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer. The secondary shell is covered by strong spiral ribs and the slit starts late. x 75.
- Fig. 5 The apical portion of the shell of *Emarginula phrixodes* from the reef area of the Caribbean Sea near Santa Marta shows the secondary shell with fine spiral ribs. This shell is well differentiated from the tubercular primary shell (left) and the radially and concentrically ribbed tertiary shell (below). x 136.
- Fig. 6 Shell of a juvenile *Fissurella nimbose* from the shallow Caribbean Sea near Santa Marta. The slit starts in the central portion of the secondary shell and ends with the beginning of the tertiary shell. When the animal continues in growth the hole will be widened by solution until no trace of the primary and secondary shell remains. x 60.
- Fig. 7 Primary shell of *Scissurella* sp. from the reef-lagoon of the Red Sea near Port Sudan. The ribs of the sculpture are strongly mineralized and have become independent of the sculpture present on the primary organic shell (see fig.8). Ribs now continue into the base of the apertural rim. x 612.
- Fig. 8 Primary shell of the same *Scissurella* sp. as shown in fig.7. Here the ribs have been mineralized in accordance to the primary structure of the organic shell and thus also reflect its deformation. x 626.
- Fig. 9 Shell of *Scissurella cingulata* from shallow water of the Caribbean Sea near Santa Marta. The primary shell is covered with strong radial ribs. The slit starts late in the secondary shell, only after the benthonic juvenile had produced one whorl without slit. x 121.
- Fig. 10 Shell of *Sinezona* sp. from the shallow water of Lanzarote (Canary Islands). The primary shell shows strong radial ribs. The slit, after its start with the end of the whorl, ends before shell growth stops. x 104.

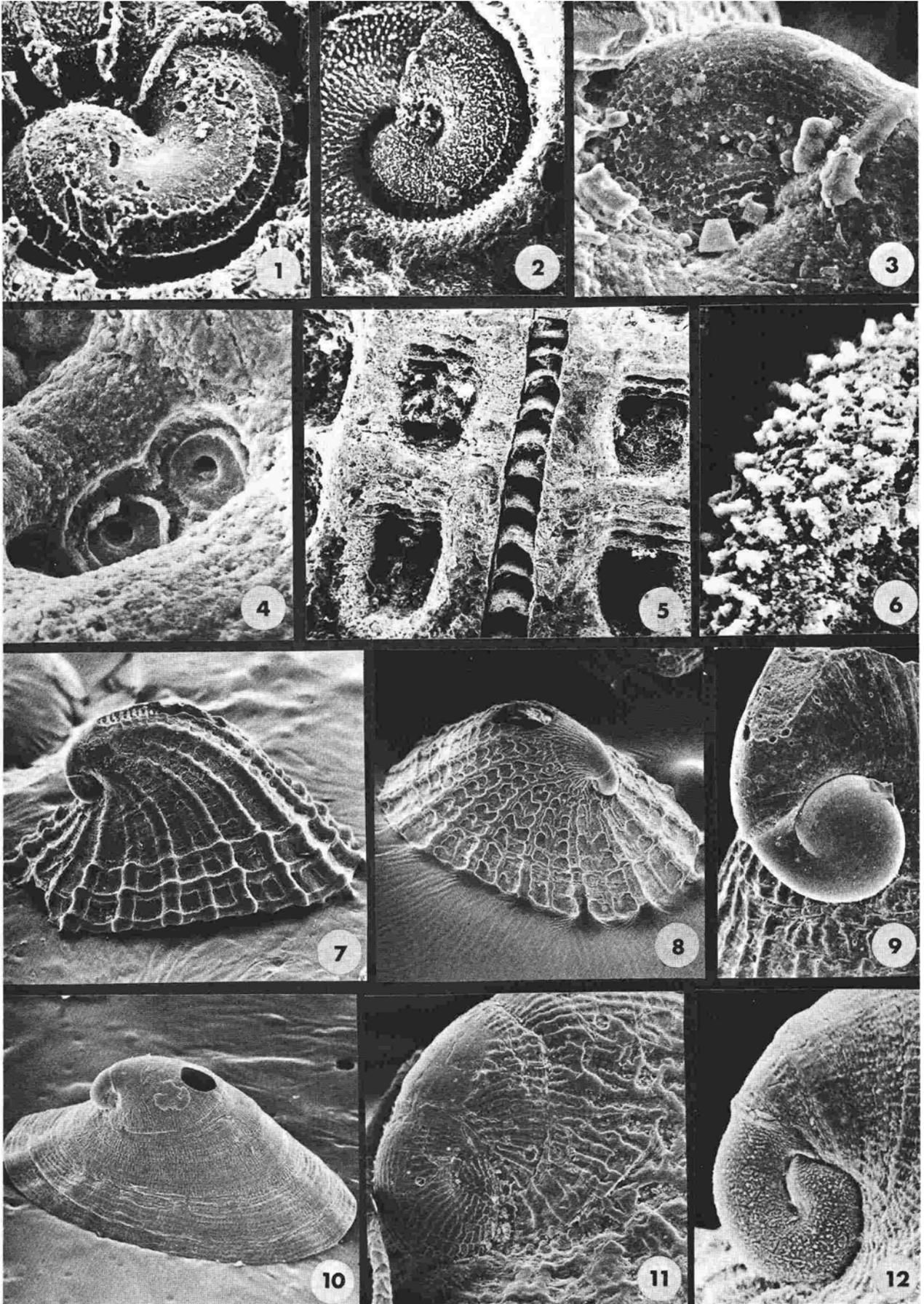


Gestalt des Gehäuses und Skulptur bei Fissurellaceen und Scissurelliden
Morphology and sculpture of the primary shell of Fissurellacea and
Scissurellidae

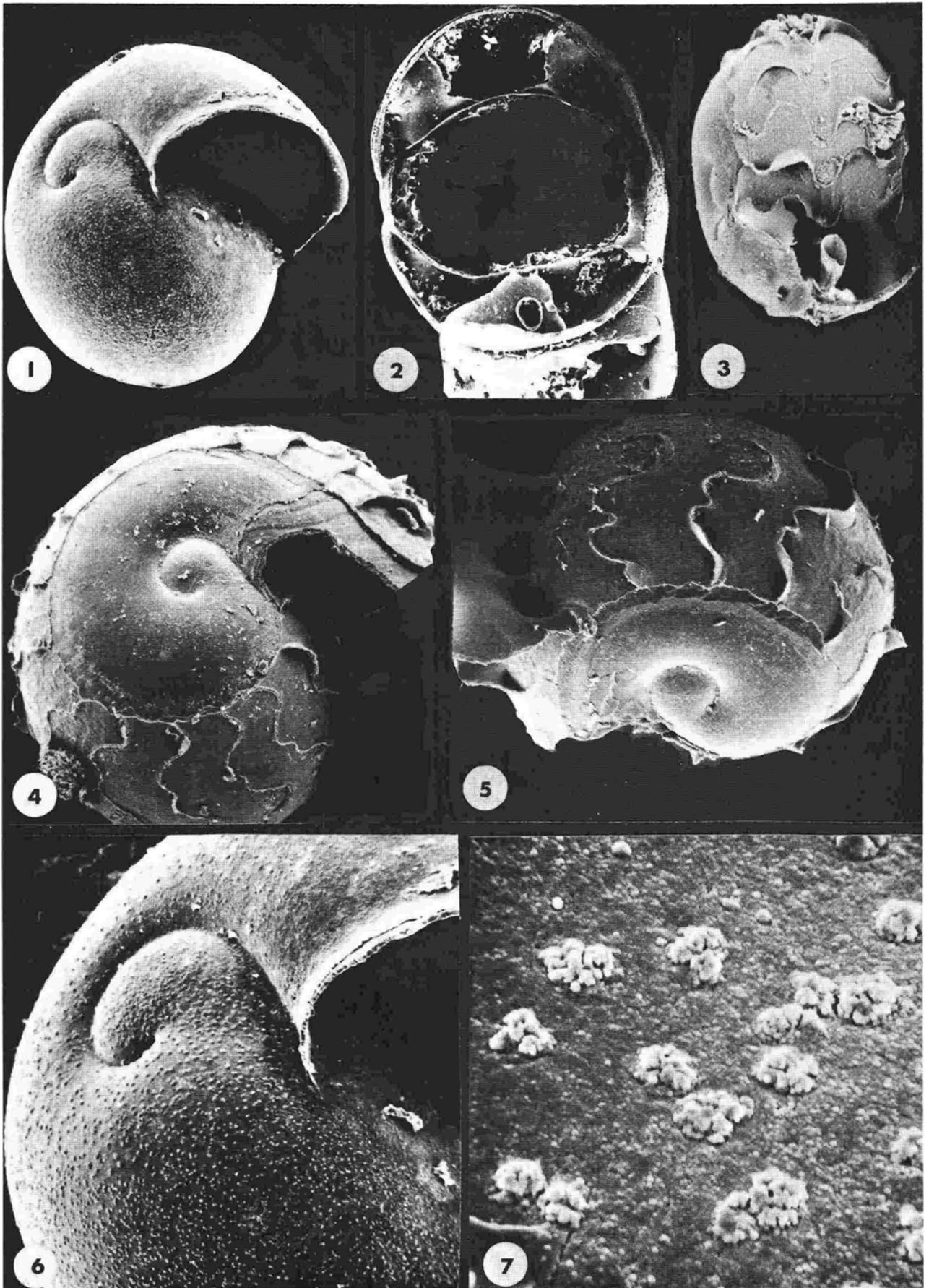
- Fig. 1 Primärgehäuse einer frischgeschlüpften *Scissurella costata* aus dem Mittelmeer bei Banyuls-sur-Mer. Umbilikale Ansicht. x 332.
- Fig. 2 Primärgehäuse von *Scissurella costata* (wie Fig. 1), apikale Ansicht. x 350.
- Fig. 3 Gehäuse von *Scissurella costata* aus dem Limjski Fjord bei Rovinj, Adria. Das Schlitzband beginnt nachdem eine Windung des Sekundärgehäuses abgeschlossen ist. x 35.
- Fig. 4 Das Detail von Fig. 6 zeigt das Primärgehäuse von *Scissurella crispata*. Nach der Ablösung des Mantelrandes vom Primärgehäuserand schied das Tier noch einen schmalen Streifen von Primärgehäuse ab, bevor es das Gelege verließ. x 392.
- Fig. 5 Primärgehäuse von *Sinezona* sp. aus dem flachen Meer bei Lanzarote (Kanarische Inseln). Die Skulptur besteht aus kräftigen Radialrippen, deren Zusammensetzung vornehmlich durch gleichgerichtete Aragonit-Prismen der gleichen Breite erfolgte. x 392.
- Fig. 6 Anfangswindungen von *Scissurella crispata* aus dem tiefen Wasser westlich der Hebriden. Das Schlitzband setzt nach einer dreiviertel Windung des Sekundärgehäuses ein. x 104.
- Fig. 7 Das Detail von Taf. 12/10 zeigt das Primärgehäuse von *Fissurella angusta*. Der verformte Innenteil des Gehäuses gibt sich durch eine streifige Skulptur zu erkennen, das restliche Gehäuse bedeckt ein unregelmäßiges Grubenmuster. x 348.
- Fig. 8 Primärgehäuse von *Puncturella granulata* aus etwa 30 m Wassertiefe vor der Küste von Charleston (US-Ostküste). Feine Spiralstreifen und Tuberkeln sind entwickelt, und die Innenseite des Gehäuses ist unter der Apertur hakenförmig eingezogen. x 225.
- Fig. 9 Detail von Taf. 12/9 zeigt das Primärgehäuse von *Puncturella profundus*. Die Einfaltung ist kurz und die Innenseite wurde auf dem dotterreichen Ei ebenmäßig gewölbt verformt. x 208.
- Fig. 10 Das Detail von Fig. 7 zeigt die Grubenmusterung des Primärgehäuses von *Fissurella angusta*. x 1800.
- Fig. 11 Das Adultgehäuse von *Puncturella granulata* (Fig. 8) weist neben einer regelmäßigen Radialberippung in den Furchen daneben in regelmäßigem Abstand Poren auf, die die ganze Schale nach innen hinein durchziehen. x 325.
- Fig. 12 Das Detail von Fig. 9 zeigt das Grubenmuster der Primärschale von *Puncturella profundus*. x 1120.
- Fig. 1 Primary shell of a freshly hatched *Scissurella costata* from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer in the crawling-swimming phase. Umbilical view. x 332.
- Fig. 2 Apical view of the primary shell of *Scissurella costata* (as in fig.1) x 350.
- Fig. 3 Shell of *Scissurella costata* from the Limjski Fjord near Rovinj, Adriatic Sea. The slit starts after one whorl of secondary shell has been secreted without slit, x 35.
- Fig. 4 Detail of fig.6 shows the primary shell of *Scissurella crispata*. After detachment of the mantle edge from the shell margin the animal secreted a narrow rim of primary shell before it hatched from the egg-mass. x 392.
- Fig. 5 Primary shell of *Sinezona* sp. from shallow water near Lanzarote (Canary Islands). The sculpture consists of strong radial ribs which are composed of needle-like aragonitic crystallites of the same width and the same orientation. x 392.
- Fig. 6 Initial whorls of *Scissurella crispata* from the deep water west of the Hebrides. The slit starts with its formation after three quarters of a whorl of secondary shell have been formed. x 104.
- Fig. 7 Detail of pl.12/10 shows the primary shell of *Fissurella angusta*. The deformed inner portion of the shell can be recognized by the striped appearance of the groove pattern, which on the remainder of the shell surface is unordered. x 348.
- Fig. 8 Primary shell of *Puncturella granulata* from about 30 m of water depth offshore from Charleston (US-Eastcoast). Fine spiral ridges and tubercles are seen and the inner side of the shell is folded in hook-like manner. x 225.
- Fig. 9 Detail of pl.12/9 shows the primary shell of *Puncturella profundus*. The fold is short and the inner side of the shell was deformed in a very regularly rounded way on the yolk filled visceral mass. x 208.
- Fig. 10 The detail of fig.7 shows the groove pattern of the primary shell of *Fissurella angusta*. x 1800.
- Fig. 11 The adult shell of *Puncturella granulata* (fig.8) shows a regular pattern of radial ribs and grooves. Holes going through the entire shell form a regular pattern of pores on the outer surface within the grooves. x 325.
- Fig. 12 The detail of fig. 9 shows the pattern of narrow grooves of the primary shell of *Puncturella profundus*. x 1120.



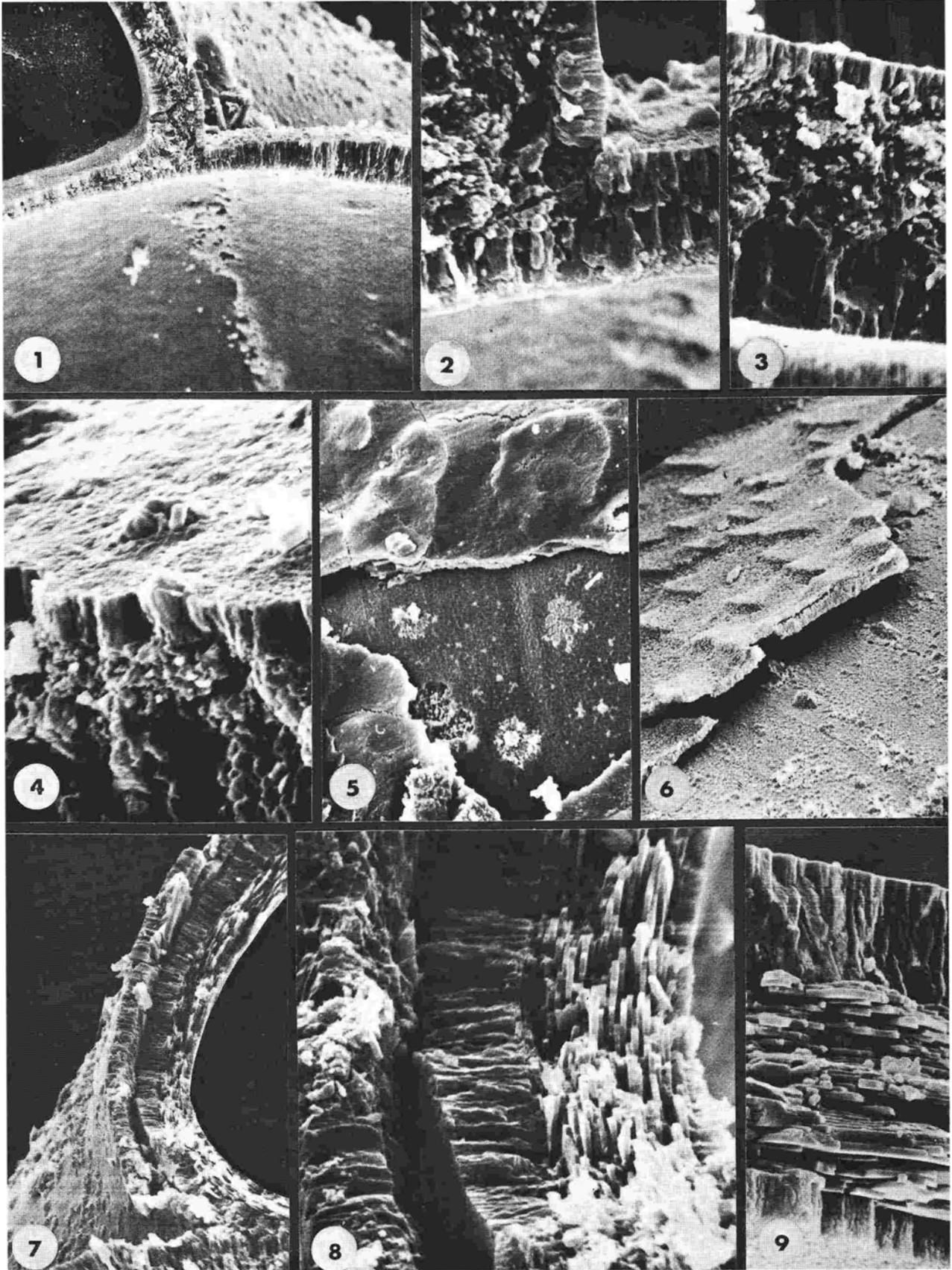
- Fig. 1 Das Primärgehäuse von *Kokenella* sp. aus obertriadischen Schichten der Dolomiten weist eine kräftige Spiralstreifung auf und zeigt einen wohlgerundeten Innenteil des Gehäuses unterhalb der Einfaltung. x 410.
- Fig. 2 Das Primärgehäuse von *Worthenia coralliophila* aus der oberen Trias der Dolomiten besitzt eine tuberkuläre Netzskulptur mit einzelnen Spiralstreifen. Der Gehäuseinnenrand unter der Einfaltung erscheint zugespitzt. x 238.
- Fig. 3 Das Detail zu Taf.10/6 zeigt das Primärgehäuse von *Fissurella nimbose* mit dichter regelmäßiger Spiralstreifung, die durch Querstege in Maschen zerlegt ist. x 210.
- Fig. 4 Ausschnitt des Adultgehäuses (Tertiärgehäuse) von *Emarginula* cf. *rosea* aus der Adria (Jugoslawische Nordküste) zeigt eine kästchenförmige Grube des Gehäusemusters in der zwei Poren enden. Diese sind röhrenförmig und durchsetzen die Schale. Kurz vor ihren Austritt an die Oberfläche sind die becherartig erweitert. x 305.
- Fig. 5 Ausschnitt aus dem Adultgehäuse der obertriassischen *Emarginula münsteri* aus den Dolomiten zeigt das Schlitzband sowie rechteckige Gruben des Skulptur-Musters. In diese hinein münden nebeneinander liegende Poren. x 48.
- Fig. 6 Das etwas aufgelöste Muster der Primärschale von *Emarginula münsteri* aus den obertriassischen Schichten der Dolomiten zeigt, daß hier ein tuberkuläres Netzwerk entwickelt ist. x 1300.
- Fig. 7 Das Gehäuse einer jugendlichen *Diodora listeri* aus dem Litoral von Santa Marta (Karibisches Meer) zeigt den Beginn des Schlitzes auf der zentralen Sekundärschale und seinen Verschuß im Anfangsteil der napfförmigen Tertiärschale. Bei weiterem Wachstum wird das apikale Loch erweitert bis zum völligen Verlust des Primär- und Sekundärgehäuses. x 40.
- Fig. 8 Das Gehäuse einer jugendlichen *Fissurella nodosa* aus dem Felslitoral der Karibik (bei Santa Marta) entwickelt von Anfang an einen Porus, indem die Bucht des Endteils des Sekundärgehäuses sich im Beginn des Tertiärgehäuses gleich wieder schließt. x 38.
- Fig. 9 Primär- und Sekundärgehäuse von *Puncturella profundii* aus etwa 800 m tiefem Wasser vor der Küste Georgias und Floridas. Nach Verschuß des Schlitzbandes wird das Loch in einer Weise erweitert, daß Primär- und Sekundärgehäuse erhalten bleiben. x 98.
- Fig. 10 Das Gehäuse einer jugendlichen *Fissurella angusta* bildet in seiner Sekundärschale ein Loch aus, welches später nur noch erweitert wird. Karibische See bei Santa Marta. x 42.
- Fig. 11 Das Detail von Fig. 8 zeigt das Embryonalgehäuse von *Fissurella nodosa*, sowie das daran anschließende Sekundärgehäuse. Das Rippennetz des Primärgehäuses wird unvermittelt von den sich verzweigenden Spiralrippen des Sekundärgehäuses abgelöst. x 157.
- Fig. 12 Primär- und Sekundärgehäuse von *Diodora italica* aus der Adria bei Rovinj. x 141
- Fig. 1 Primary shell of *Kokenella* sp. from Upper Triassic beds of the Dolomites, Alps, shows prominent spiral ribs and a well rounded deformed inner portion of the shell. x 410.
- Fig. 2 Primary shell of *Worthenia coralliophila* from the Upper Triassic of the Dolomites (Alps) shows a granular network sculptures with one or two spiral striae. The area below the fold shows pointed shape. x 238.
- Fig. 3 The detail of pl.10/8 shows the primary shell of *Fissurella nimbose* with spiral ribs close to each other and crossed by transversal lines to form a network. x 210.
- Fig. 4 Part of the adult shell (tertiary shell) of *Emarginula* cf. *rosea* from the Adriatic Sea (Northern Yugoslavia) shows a groove of its sculpture pattern into which two pores open. These continue as tubes to the inner shell surface. Tubes widen into cup shape approaching the outside. x 305.
- Fig. 5 Part of the adult shell of the Upper Triassic *Emarginula münsteri* from the Dolomites (Alps) shows the slitband as well as rectangular grooves of the sculpture pattern. Into these grooves pores open which continue into tubes that penetrate the shell. x 48.
- Fig. 6 The somewhat dissolved surface of the primary shell of *Emarginula münsteri* from the Upper Triassic beds of the Dolomites demonstrates a pattern consisting of a granular fine network of grooves and ridges. x 1300.
- Fig. 7 The shell of a juvenile *Diodora listeri* from the coast of the Caribbean Sea near Santa Marta show the beginning of the slit on the central secondary shell and its closure in the first portion of the tertiary shell. With further growth the apical hole is widened until primary and secondary shell are dissolved. x 40.
- Fig. 8 The shell of a juvenile *Fissurella nodosa* from the rocky shore of the Caribbean Sea near Santa Marta develops an apical hole by forming a round indentation with the end of the secondary shell. With beginning on the tertiary shell it is closed again. x 38.
- Fig. 9 Primary and secondary shell of *Puncturella profundii* from about 800 m deep water offshore Florida and Georgia. The slit is closed in the tertiary shell. The hole will later be enlarged in such a way that the first formed portions of the shell are preserved. x 98.
- Fig. 10 Shell of a juvenile *Fissurella angusta* from the Caribbean Sea near Santa Marta forms in its secondary shell a hole which later will be enlarged. x 42.
- Fig. 11 Detail of fig. 8 shows the primary shell of *Fissurella nodosa* as well as the secondary shell. Both are separated from each other by sculptural and morphological differences. x 157.
- Fig. 12 Primary and secondary shell of *Diodora italica* from the Adriatic Sea near Rovinj. x 141.



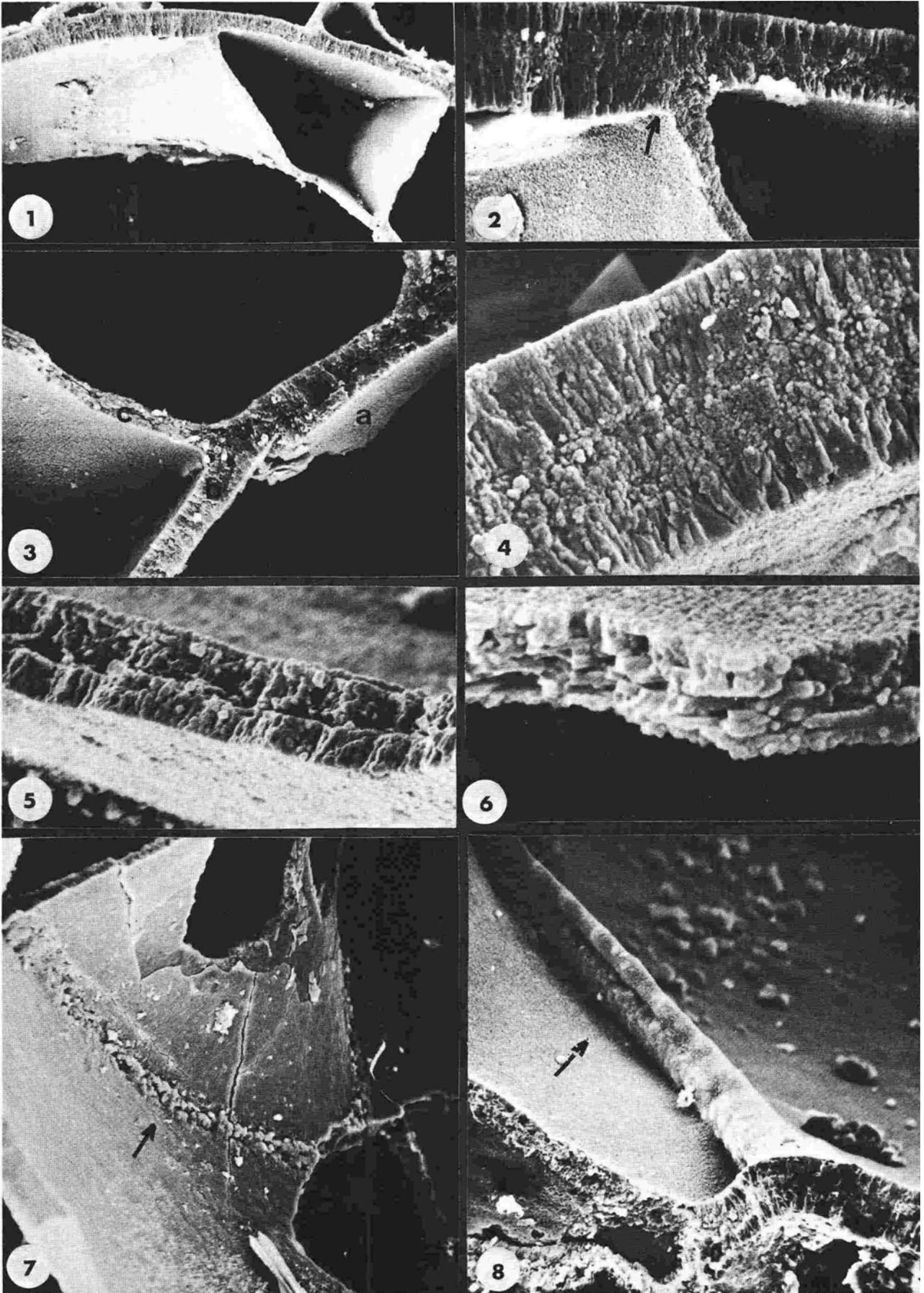
- Fig. 1 Ammonitella eines Baculiten aus der Oberkreide Jordaniens. Das Gehäuse umfaßt nur den Teil, der im Eikapselinnenraum gebildet wurde. x 100.
- Fig. 2 Die aufgebrochene Ammonitella eines oberkretazischen Baculiten zeigt den kugeli- gen Protoconch und den umgebenden Gehäuseteil der zweiten Windung. Hier ist be- reits Adultschale angebaut, die im Gegensatz zur Ammonitella entrollt ist. x 100.
- Fig. 3 Ammonitella von *Quenstedtoceras*, die aus einem größeren Gehäuse herauspräpariert wurde. Das breit planispirale Gehäuse gleicht weitgehend dem von *Baculites*. x 90.
- Fig. 4 Ammonitella des mitteljurassischen Ammoniten *Quenstedtoceras*, welche aus einem größeren Gehäuse herauspräpariert wurde. Während die Ammonitella keinerlei An- wachsstreifung zeigt, ist das angefügte Adultgehäuse deutlich gestreift. x 120.
- Fig. 5 Ammonitella des mitteljurassischen Ammoniten *Kosmoceras*. x 130.-
- Fig. 6 Ein Detail von Fig. 1 zeigt die sehr gleichförmige Tuberkelskulptur der Ammoni- tella und das völlige Fehlen von Wachsstreifung. x 200.
- Fig. 7 Tuberkeloberfläche der Ammonitella von *Quenstedtoceras*. Der Aufbau aus Kristall- nadeln ist erkennbar. x 5000.
- Fig. 1 Ammonitella of *Baculites* from the Upper Cretaceous of Jordan. The shell had been formed within the egg capsule. x 100.
- Fig. 2 Ammonitella of an Upper Cretaceous *Baculites* broken open demonstrates the spher- ical protoconch and the surrounding shell of the second whorl. The following shell (below) was formed by the hatched young and, in contrast to the shell formed within the egg capsule, is straight. x 100.
- Fig. 3 Ammonitella of *Quenstedtoceras* extracted from a larger shell. The broad, plani- spiral shell is very similar to that of *Baculites*. x 90.
- Fig. 4 Ammonitella of the Middle Jurassic ammonite *Quenstedtoceras* extracted from a larger shell. While there are no growth lines on the embryonic shell, the following shell shows clear increments of growth. x 120.
- Fig. 5 Ammonitella of the Middle Jurassic ammonite *Kosmoceras*. x 130.
- Fig. 6 A detail of fig. 1 shows the very regular sculpture of tubercules on the ammonitella and the complete absence of growth-lines. x 200.
- Fig. 7 Sculpture of tubercules present on the ammonitella of *Quenstedtoceras*. The tubercules consist of aragonitic crystallites. x 5000.



- Fig. 1 Sutur am Nabel zwischen erster und zweiter Windung quer gebrochen. Im Protoconch ist die Auflage einer Verdickung der Prismenschicht als Stufe erkennbar, sodaß die innere Prismenschicht unter der nach außen exponierten Protoconchwand (rechts) verdickt ist. Die äußere Tuberkel-Prismenschicht setzt sich nicht auf der Innenwand (links, Mitte) fort, sondern geht von Protoconch unmittelbar auf die 2. Windung über. x 1000.
- Fig. 2 Das Detail von Fig. 1 zeigt die äußere Tuberkel-Prismenschicht in ihrem Kontakt zwischen Protoconch und 2. Windung. Beide Schichten wuchsen gleichzeitig auf, so daß die Kristallite in einer Naht aneinanderstoßen. x 5000.
- Fig. 3 Das Detail aus Fig. 1 zeigt die quergebrosene Wand der 2. Windung mit der dünnen sphärolitisch-prismatischen Tuberkel-Außenschicht, der subprismatisch, subperlmutterartig wirkenden Mittelschicht und einer mächtigen sphärolitischen Innenschicht, wie sie direkt vor dem Ansatz eines Perlmutterseptums ausgebildet ist. x 5000.
- Fig. 4 Der Bruch durch die äußere Tuberkel-Prismenschicht in der 2. Windung zeigt, daß sich die sphärolitisch-prismatischen Kristallite in die Tuberkel hinein fortsetzen. x 5500.
- Fig. 5 Die innere Prismenschicht der 3. Windung ist stellenweise abgehoben und darunter sind deutlich sphärolitisch aufgebaute Tuberkel vorhanden. Die Skulptur der Ammonitella spiegelt sich in der Anordnung der Prismenpolster auf der inneren Prismenschicht wider. x 4000.
- Fig. 6 Wie in Fig. 5 zeigt die innere Prismenschicht der dorsalen Gehäuseauskleidung der 3. Windung über den Tuberkeln der Ammonitella-Oberfläche pultförmige Aufwüchse. x 5000.
- Fig. 7 Beim Weiterbau wurde der Apertur der Ammonitella die neugebildete Adultschale unterlagert, so daß die Anheftung im Bereich der Perlmutterverdickung der Ammonitella gelegen ist und am Aperturrand nicht der Außenschale der Ammonitella anliegt. x 1000.
- Fig. 8 Das Detail von Fig. 7 zeigt den prismatischen Gehäuserand der Ammonitella und das darunter geschobene Adultgehäuse. x 5000.
- Fig. 9 Direkt hinter der Apertur der Ammonitella weist die 3. Gehäusewindung die typische Ammoniten-Schalenstruktur auf, die aus äußerer Prismenschicht, mittlerer Perlmuttertschicht und innerer Prismenschicht besteht. x 4500.
- Fig. 1 A fracture through the suture between first and second whorl. Within the inner surface of the protoconch (lower part) the inner prismatic layer is thicker to the right than to the left, and between both a step is developed, which on a filling of the protoconch could be mistaken for a line of growth. The outer prismatic layer of the tubercular surface of the ammonitella (upper right) is not continuous into the inner wall of the ammonitella, but continues from the outside of the protoconch directly onto the outside of the second whorl. x 1000.
- Fig. 2 Detail of fig. 1 shows the outer prismatic layer in its contact between protoconch and second whorl. Both layers have been secreted at the same time, the crystallites mineralizing the organic shell meet in a seam. x 5000.
- Fig. 3 Detail of fig. 1 shows the fractured wall of the second whorl demonstrating a thin spherulitic-prismatic outer layer, the subprismatic-subnacreous layer and a massiv inner spherulitic-prismatic layer, as is formed near the base of a septum. x 5000.
- Fig. 4 Fractured outer tubercular prismatic layer of the second whorl shows that the crystallites are continuous into the tubercules. x 5500.
- Fig. 5 The inner prismatic layer of the third whorl in part is broken off and shows the tubercules of the surface of the ammonitella below. The sculpture of the ammonitella is reflected in the step-like pattern of the inner prismatic layer present in the third whorl. x 4000.
- Fig. 6 As in fig. 5, the inner prismatic layer of the dorsal side of the third whorl reflects with step-like features the tubercules' structure below. x 5000.
- Fig. 7 When the ammonitella after hatching is enlarged to form the first secondary shell, the new shell finds its attachment somewhat behind the edge of the aperture of the embryonic shell. x 1000.
- Fig. 8 The detail of fig. 7 shows the prismatic edge of the ammonitella (left) and the new secondary shell attached below it (left). x 5000.
- Fig. 9 Just behind the edge of the ammonitella the shell of the third whorl shows the usual structure of the ammonite shell consisting of an outer and an inner prismatic layer with a nacreous layer between them. x 4500.

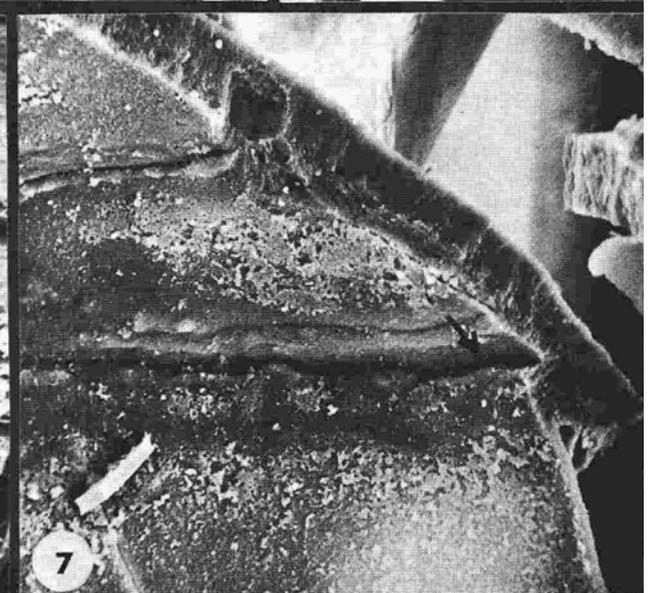
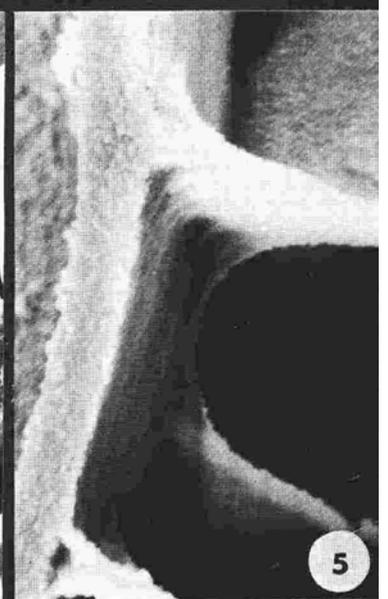
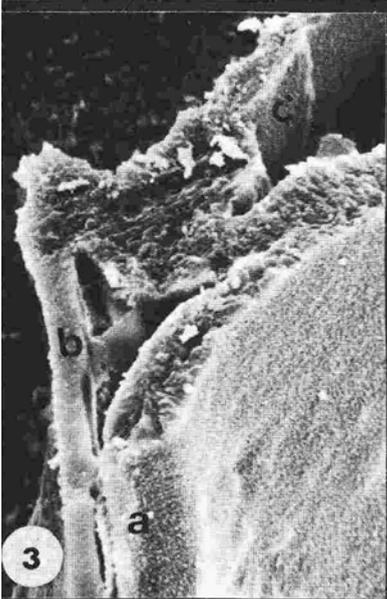
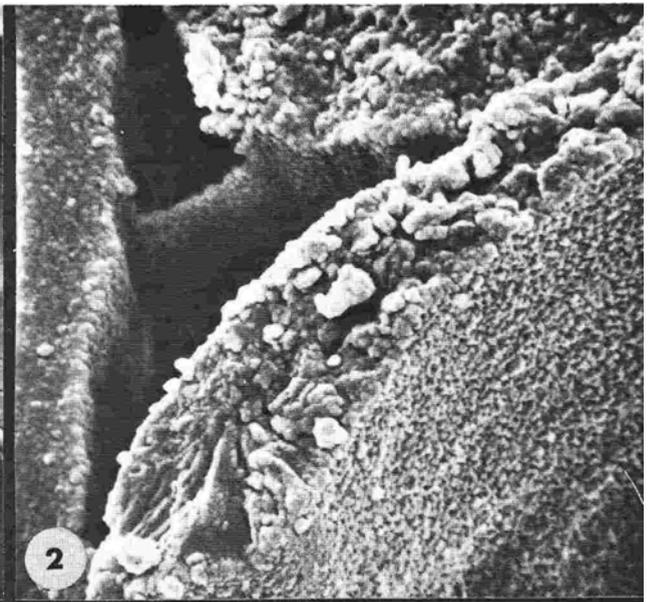
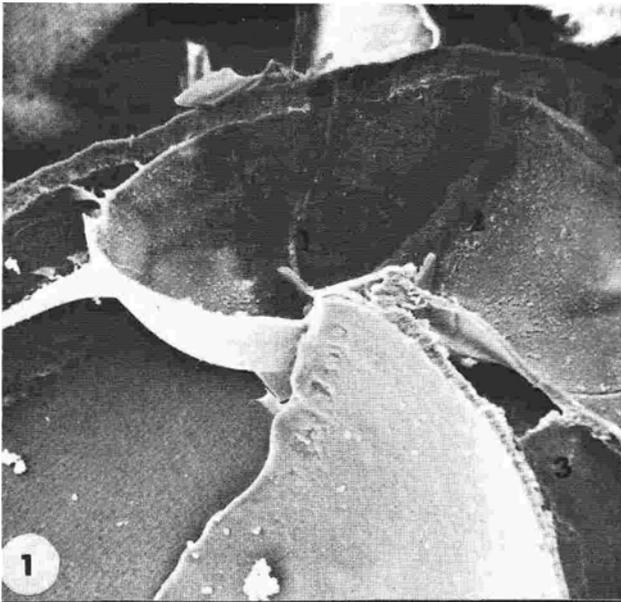


- Fig. 1 Bruch durch die Außenlippe der ersten Windung (oben) und das Ende der Innenlippe (Flansch) (rechts unten). Beide sind miteinander durch das erste Septum verbunden. Das zweite Septum ist ebenfalls sichtbar (rechts). x 500.
- Fig. 2 Das Detail von Fig. 1 zeigt den Ansatz des ersten Septums an der Außenwand. Die innere Prismenschicht des Protoconchs endet in einer Verdickung unter dem Septenansatz (Pfeil). Die Schicht des Septums setzt sich in die mittlere, subprismatische Schicht hinein fort, die die 2. Kammer auskleidet (rechts). x 2000.
- Fig. 3 Das Detail aus Fig. 1 zeigt den Ansatz des ersten Septums (b) auf der Protoconch-Innenlippe (a) und den Ansatz des zweiten Septums (c). x 2000.
- Fig. 4 Die Protoconch-Innenwand apikal zur Ansatzstelle des ersten Septums ist dreischichtig. Die mittlere, subprismatische, an organischem Material reiche Schicht wird innen von der inneren Prismenschicht des Protoconchs überlagert (unten) und außen von der inneren Prismenschicht der zweiten Windung überlagert (oben). x 5000.
- Fig. 5 Direkt apikal der Innenlippe ist die Protoconchwand sehr viel dünner als in Fig. 5, aber ebenfalls dreischichtig. x 5000.
- Fig. 6 Das Detail aus Fig. 1 zeigt die quergebrosene Wand des zweiten Septums, die vornehmlich aus Perlmutter gebildet ist und apikal und apertural von einer dünnen Schicht überkleidet ist, die sich bei Ätzpräparation als phosphatisch erweist. x 10000.
- Fig. 7 Dem ersten Septum ist in seinem Ansatz auf der Außenwand ein deutlicher prismatischer Wulst vorgelagert (Pfeil), mit dem die organische Basallamelle des Septums an der Wand verankert war. x 700.
- Fig. 8 Wie Fig. 7, nur ist hier der Anheftungswulst der organischen Basallamelle der Innenlippe (Flansch) außen aufgelagert (Pfeil). x 950.
- Fig. 1 Fractured outer lip of the protoconch (upper part) and inner lip, which ends (lower right and center) with the flange. Both are connected with each other by the inclined first septum. The second septum is also visible (right). x 500.
- Fig. 2 The detail of fig. 1 shows the insertion of the first septum on the outer wall. The inner prismatic layer of the protoconch ends in a thickening close to the septum-base (arrow). The septum is continuous into the central subprismatic layer that covers the inside of the second chamber (right). x 2000.
- Fig. 3 The detail of fig. 1 shows the insertion of the first septum (b) on the inner lip of the protoconch (a) and the insertion of the second septum (c). x 2000.
- Fig. 4 The inner wall of the protoconch just behind (apical direction) of the insertion of the first septum shows three layers. The inner subprismatic layer is rich with organic material and is underlain by an inner prismatic layer (below) and an outer prismatic layer of the second whorl (above). x 5000.
- Fig. 5 Just behind the inner lip the wall of the protoconch is thin but also demonstrates three layers as present in fig. 4. x 5000.
- Fig. 6 The detail of fig. 1 shows the fractured second septum, which is composed of nacre mainly. A thin prismatic structure is seen above and below the nacre. These layers prove to be somewhat phosphatic in etched samples. x 10000.
- Fig. 7 In front of the first septum a ridge is present (arrow). With it the organic precursor of the mineral septum was attached to the outer wall. x 700.
- Fig. 8 As in fig. 7, only that the ridge anchoring the organic lamella is here deposited onto the inner lip from the outside (arrow). x 950.

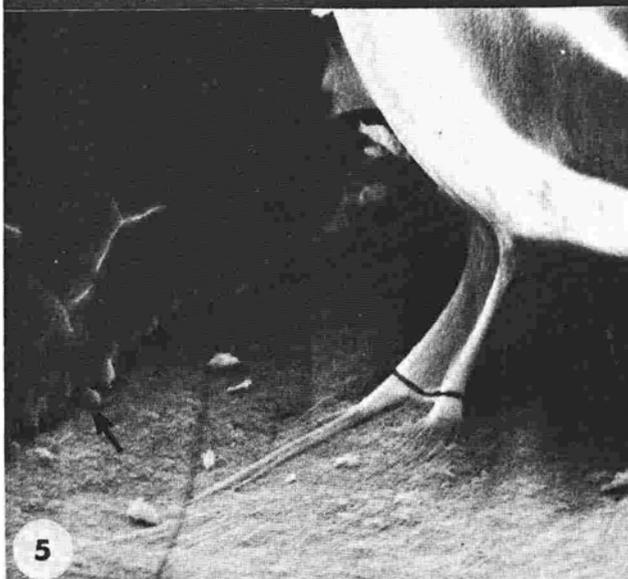
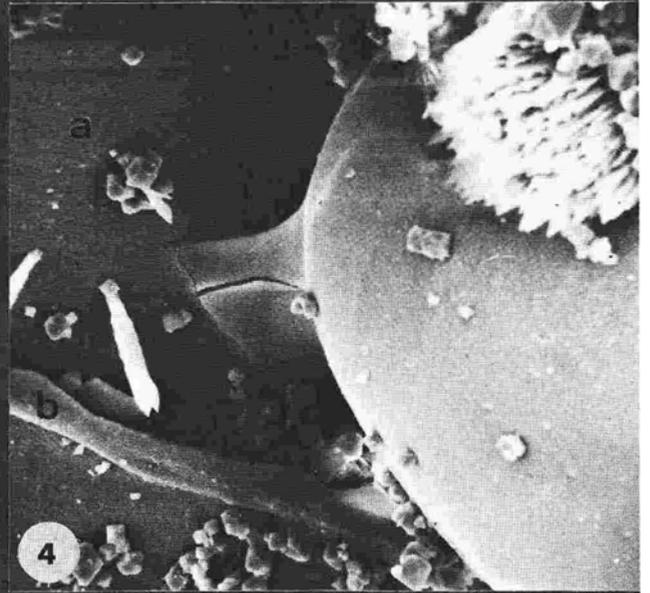
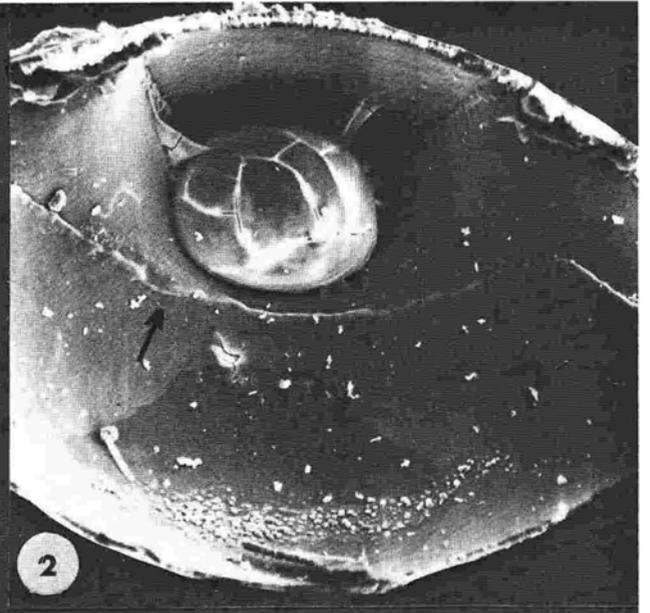
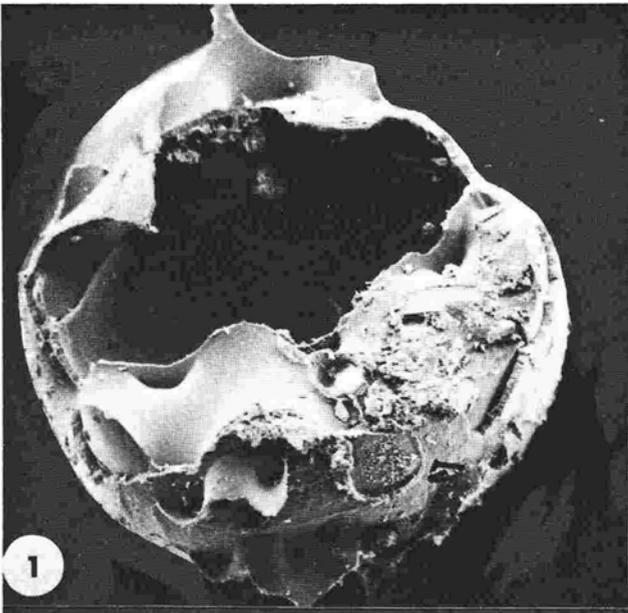


Struktur der Ammonitella von Quenstedtoceras
Structure of the ammonitella of Quenstedtoceras

- Fig. 1 Entlang der Mittelebene gebrochenes Caecum in seiner Position in der Mündung des Protoconches mit 1., 2. und 3. Septum sichtbar. x 500.
- Fig. 2 Das Detail von Fig. 1 zeigt die quergebroschene Innenlippe (Flansch) mit ihrer verdickten, inneren Prismenschicht, die der subprismatischen Außenschicht auflagert. Hier war der embryonale Muskel angeheftet bis er sich nach der Bildung des ersten Septums auf dessen aperturale Oberfläche verlagerte. x 5000.
- Fig. 3 Das Detail von Fig. 1 zeigt die Innenlippe (a), der das erste Septum aufliegt (Mitte). An dieses ist das Caecum mit einer prismatischen Verheftung angesetzt (b) und das sub-perlmutterige 2. Septum aufgelagert (Mitte). Dem Perlmutterkragen ist die prismatische apikale Anheftung des 3. Siphonalrohr-Segments angelagert (c). Vorlage für Textfigur 42. x 2000.
- Fig. 4 Das Detail von Fig. 1 zeigt das Caecum in seiner Anheftung zur Außenwand (ventral) mit vielen einzelnen organischen Lamellen. x 1000.
- Fig. 5 Das Detail von Fig. 1 und Fig. 4 zeigt die organische Wand des ersten Siphonalrohr-Segments mit den organischen Anheftungslamellen, die in ihre Oberfläche einmünden. x 5000.
- Fig. 6 Aufgebroschene Anheftung des ersten und zweiten Siphonalrohr-Segments im ersten Septum (a) und zur Außenwand (b). Die Innenlippe ist ebenfalls sichtbar (c). Der Austritt der beiden porösen Zonen der ersten und zweiten Kammer zwischen den mineralischen Anheftungswülsten des Caecums (d) und des 2. Rohrsegments (e) ist in Form von Rinnen erkennbar. x 900.
- Fig. 7 Das Detail zu Fig. 1 zeigt die Anheftung des ersten (links oben) und zweiten (Mitte) Siphonalrohr-Segments zur Außenwand (ventral) und den Ansatz des dritten Siphonalrohr-Segments (rechts). Der Austritt der porösen Zonen ist als Fuge zwischen den prismatischen Anheftungswülsten sichtbar (Pfeile). x 1000.
- Fig. 1 Caecum fractured along the median plane of the ammonitella within its position in the aperture of the protoconch with the first three septa visible. x 500.
- Fig. 2 The detail of fig. 1 show the fractured inner lip (flange) with its thickened inner prismatic layer that covers the subprismatic layer. Here the embryonic muscles had been attached until they had to be withdrawn to be anchored again onto the upper surface of the first septum. x 5000.
- Fig. 3 The detail of fig. 1 shows the inner lip (a) with the first septum inserted on it (center). Onto the first septum the Caecum is anchored with a prismatic structure (b). The subnacreous 2nd septum is also attached here (center). Onto it the prismatic attachment of the 3rd segment of the siphuncular tube is deposited (c). x 2000.
- Fig. 4 The detail of fig. 1 shows the caecum with its attachment to the outer wall (ventrally) consisting of numerous single organic lamellae. x 1000.
- Fig. 5 The detail of fig. 1 and fig. 4 shows the organic wall of the first segment of the siphuncular tube with organic attachment lamellae composing its outermost layers. x 5000.
- Fig. 6 Opened attachment of the first and second segment of the siphuncular tube to the first septum (a) and the outer wall (b). The inner lip is also visible (c). Porous zones of the first (d) and the second (e) chamber open into the tube within grooves. x 900.
- Fig. 7 The detail to fig. 1 shows the attachment of the first (upper left) and second (central) segment of the siphuncular tube to the outer wall (ventrally) and the insertions of the third segment of the siphuncular tube (right). The exit of the porous zones can be seen in the shape of furrows between prismatic ridges of tube-segment attachments (arrows). x 1000.

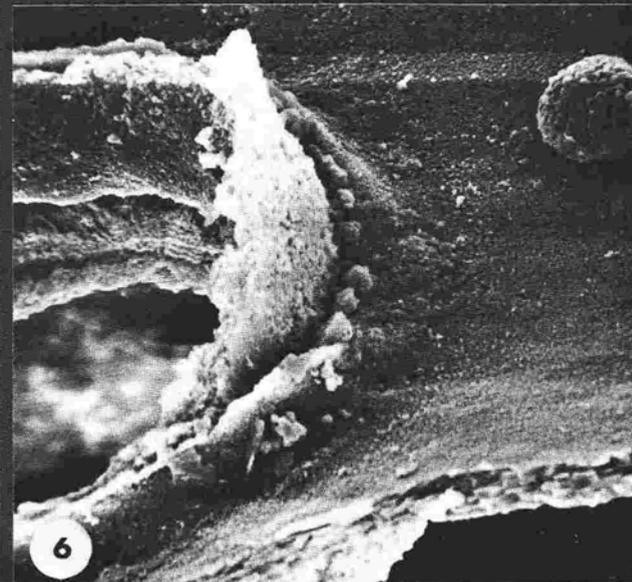
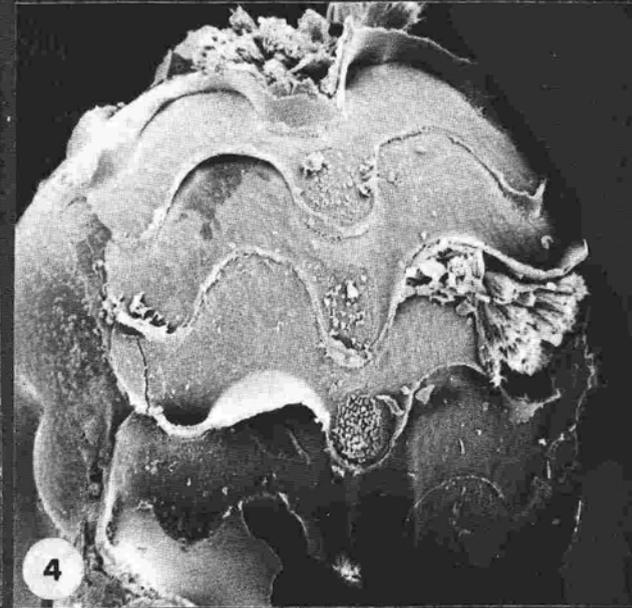
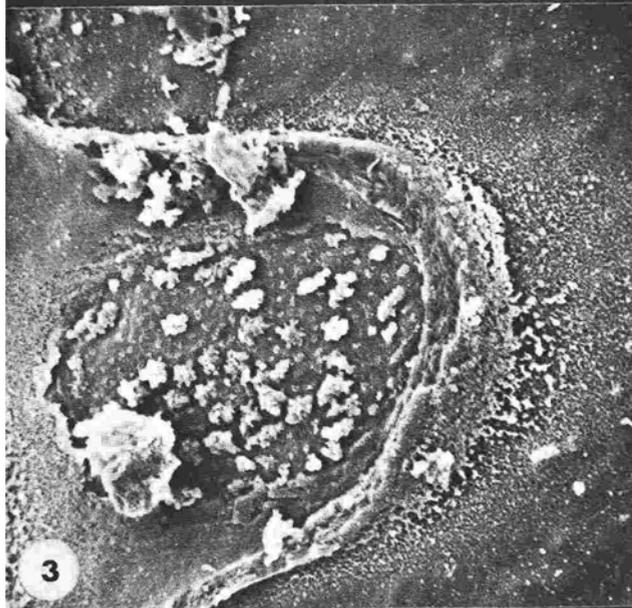
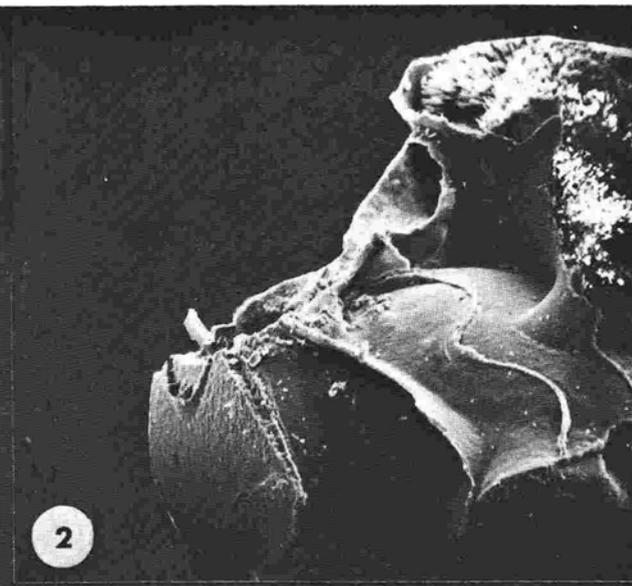
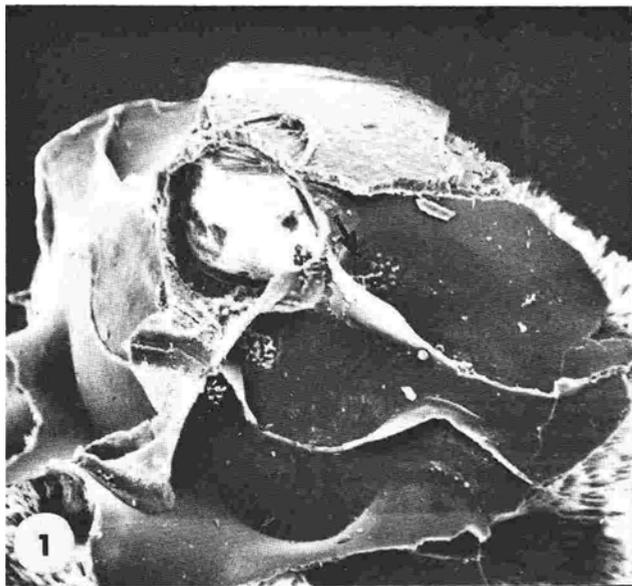


- Fig. 1 Die aufgebrochene Ammonitella zeigt von innen die ehemalige Apertur des Protoconches (obere Mitte), die nun durch das erste Septum und das Caecum über der geschwungenen Innenlippe geschlossen ist. Die zweite Windung ist mit einem Septum geschlossen (untere Mitte) und von der 3. Windung ist ein deutliches Muskelfeld im Dorsalsattel der Suture erkennbar (Pfeil). x 130.
- Fig. 2 Der aufgebrochene Protoconch zeigt die Innenlippe (Pfeil) und den Verschluss durch erstes Septum und Caecum. Das erste Septum ist der Außenwand aufgesetzt, so daß seine Seiten in das Protoconchinnere etwas zurückgreifen. x 200.
- Fig. 3 Das Detail von Fig. 1 zeigt das gerundete erste Segment des Siphonalrohres (Caecum), welches hier keinen "Prosipho" besitzt, sondern nur kurze Anheftungslamellen. Die Kristallbündel auf dem Caecum sind sekundäre Bildungen. x 550.
- Fig. 4 Das Detail von Fig. 3 zeigt die Lamellenanheftung des Caecums zur Innenwand des ersten Septums (a) und zur Innenlippe (b). x 1000.
- Fig. 5 Das Detail von Fig. 2 zeigt eine kurze Anheftungslamelle des Caecums zur Außenwand (ventral). Daneben ist der prismatische Wulst der Basalmembran-Anheftung des ersten Septums zur Außenwand erkennbar (Pfeil). x 1000.
- Fig. 6 Die Anheftungslamelle eines Caecums zur Innenlippe und dazwischen gelegene Fuge, die zur porösen Zone der Caecumverankerung mit dem ersten Septum vermittelt. x 2000.
-
- Fig. 1 The opened ammonitella demonstrates the closed aperture of the protoconch above the lumen of the protoconch (central pit) and the inner lip (visible at the right and the left margin). The second whorl is closed with a septum and from the third whorl the round field of muscle attachment is seen (arrow). x 130.
- Fig. 2 The opened protoconch shows the inner lip with the wall of the first septum above. This septum is based on the outer wall in such a way that its sides project into the protoconch and its center towards the aperture of the ammonitella. The round opening of the first septum is closed with the caecum. x 200.
- Fig. 3 The detail of fig. 1 shows the blind end of the first segment of the siphuncular tube (caecum), which is attached to the outer wall by a number of organic lamellae (no prosiphon). The crystals seen on the caecum are secondary growths. x 550.
- Fig. 4 Detail of fig. 3 shows the lamellar attachment of the caecum to the inner side of the wall of the first septum (a) and to the inner lip (b). x 1000.
- Fig. 5 Detail of fig. 2 shows the short lamella of the attachment of the caecum to the outer wall. Besides it the prismatic ridge is seen (arrow) to which the organic lamella was attached that formed the base of the formation of the septum. x 1000.
- Fig. 6 Lamella anchoring the caecum to the inner lip and groove between caecum and inner lip-first septum that is connected to the porous zone between first septum and first segment of the siphuncle. x 2000.



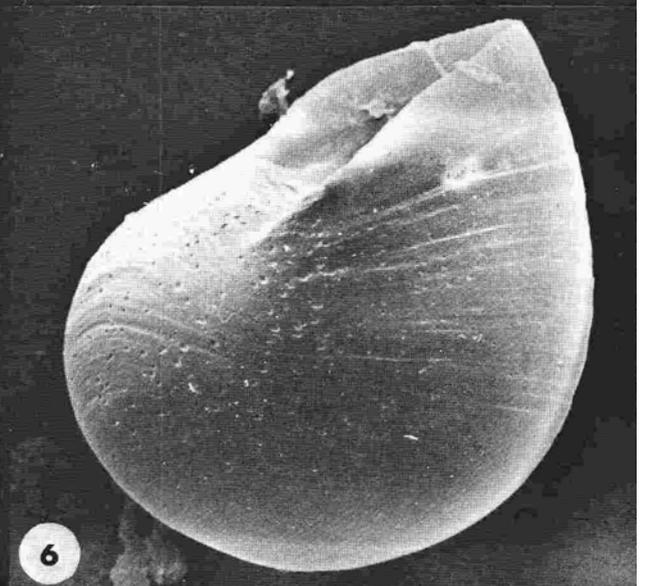
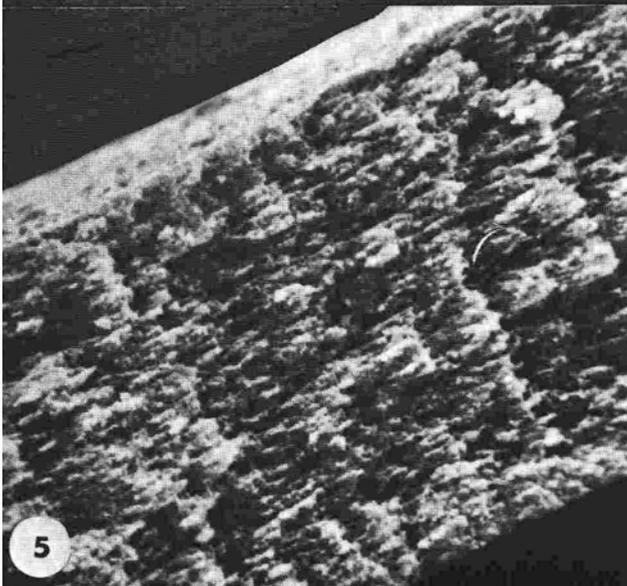
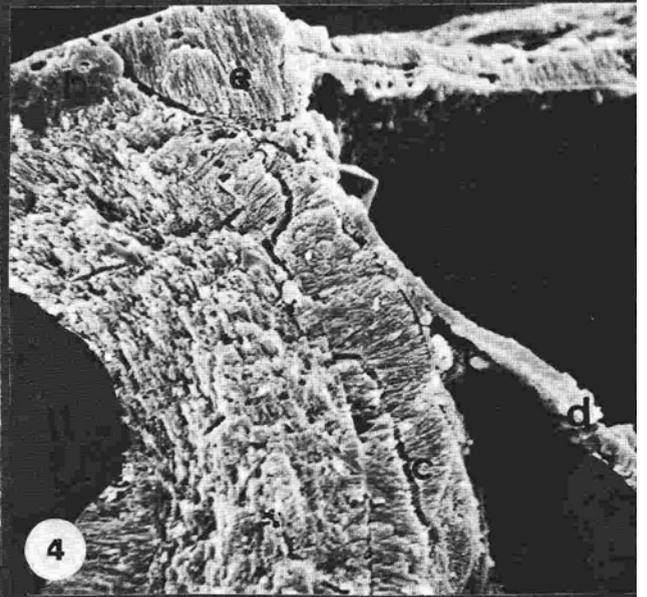
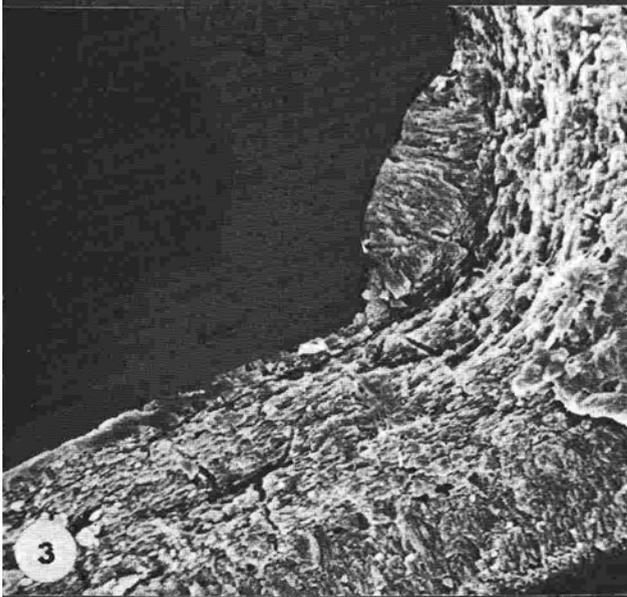
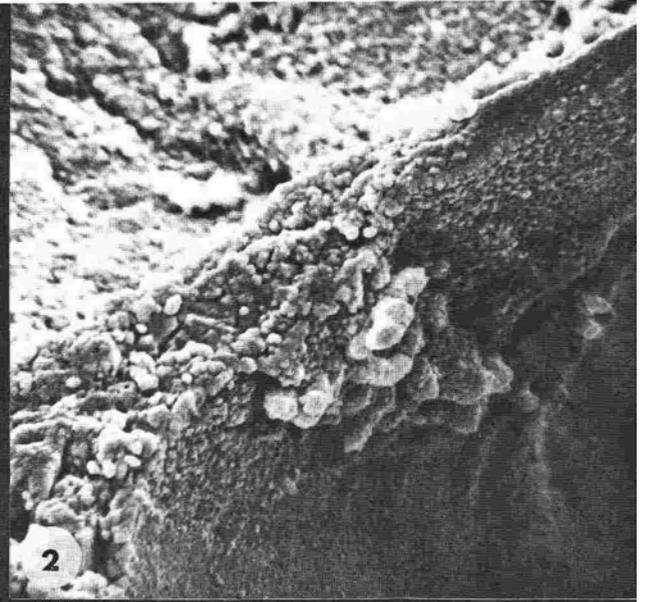
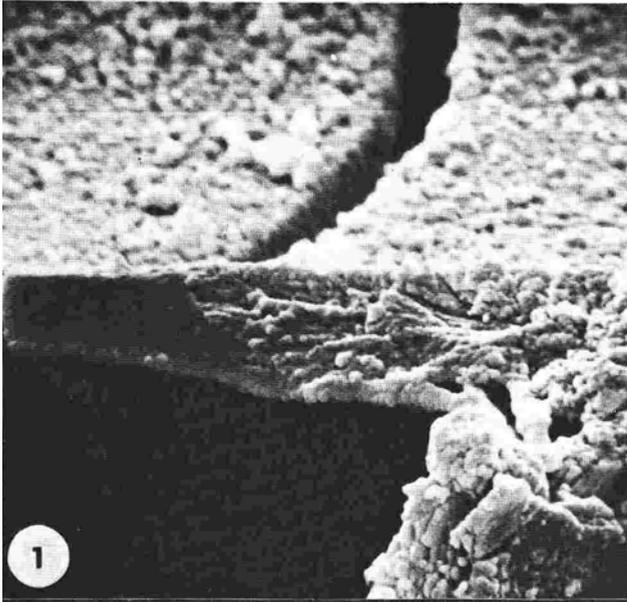
Struktur der Ammonitella und der darauf folgenden Windung bei
Quenstedtoceras
Structures of the ammonitella and the following whorl of
Quenstedtoceras

- Fig. 1 Aufgebrochene 2. Windung, die die 2., 3. und 4. Kammer zeigt. Links und rechts der runden Apertur des ersten Septums (oben Mitte) sind Muskelanheftungs-Polster auf der Oberfläche des Septums entwickelt (das rechte (Pfeil) ist sichtbar). In der 3. Kammer sind die Muskelfelder links und rechts unter dem aufgebrochenen Siphonalrohr gelegen. In der 4. Kammer ist ein einheitliches Feld undeutlich in der Ausbuchtung des 3. Septums auf der Innenwindung (dorsal) sichtbar. x 230.
- Fig. 2 Das gleiche Objekt wie in Fig. 1 von der Seite gesehen zeigt den Ansatz des zweiten Septums teilweise auf dem ersten Septum. Das Siphonalrohr löst sich von den Kammerwänden im 3. Septum. x 220.
- Fig. 3 Das Detail von Fig. 4 zeigt ein ovales Anheftungsfeld des Retraktormuskels, den das Septum im Dorsallobus der Innen-Lobenlinie umgibt. x 900.
- Fig. 4 Die Ammonitella nach der Entfernung der dritten Windung zeigt die Lobenlinie auf der Innenseite (dorsal) und die von ihr umgebenen Muskelfelder. x 170.
- Fig. 5 Das Detail aus Fig. 1 zeigt die aufgebrochene 3. (oben rechts) und 4. Kammer (untere Mitte), sowie das aufgebrochene Siphonalrohr. In der 3. Kammer ist eines der beiden Muskelanheftungsfelder deutlich erkennbar. Das vereinigte Muskelfeld der 4. Kammer ist ebenfalls zu erkennen. Im Bereich des Septenkragens des 3. Septums ist der Ausgang der porösen Zone deutlich als Fuge erkennbar. Durch die poröse Zone konnte die Flüssigkeit der 4. Kammer mit dem Gewebe des Siphos in Verbindung treten. x 1100.
- Fig. 6 Apikale Seite des 7. Septums, mit poröser Zone sowohl außen als auch innen sichtbar. x 1800.
- Fig. 1 Opened second whorl shows the aperture of the first septum with the entrance to the first chamber (light round hole), the second chamber with the right insertion of the muscle pair on the upper portion of the first septum (arrow), the third chamber with the right insertion of the retractor muscle visible below the siphuncular tube (left center), and the fourth chamber with the field of muscle insertion united into one (below the siphuncular tube, lower left). x 230.
- Fig. 2 The same object as in fig. 1 now seen from the side shows that the second septum is partly riding on the first septum (near the entrance to the first chamber) and that the retractor muscle insertion on the first septum is paired. The siphuncular tube becomes detached from the chamber walls with the 3rd septum. x 220.
- Fig. 3 Detail of fig. 4 shows the oval field of attachment of the retractor muscle which is surrounded by the septum forming the dorsal lobe of the internal suture. x 900.
- Fig. 4 Ammonitella after detachment of the third whorl shows the suture of the inner side (dorsal) with the fields of muscle insertion present within the lobes. x 170.
- Fig. 5 Detail of fig. 1 shows the opened siphuncular tube (left), the fractured third septum and parts of the 3rd and 4th chamber. Within the third chamber (upper right) one of the two fields of muscle insertion is visible. The area of the septal neck of the third septum shows the porous zone well which ends into the tube with a cleft. It connected chamber liquid held in the 4th chamber with the interior of the siphuncular tube. x 1100.
- Fig. 6 Apical side of the 7th septum with entrance to the porous zone visible on the outside of the siphuncular tube as well as on the inside of it. x 1800.

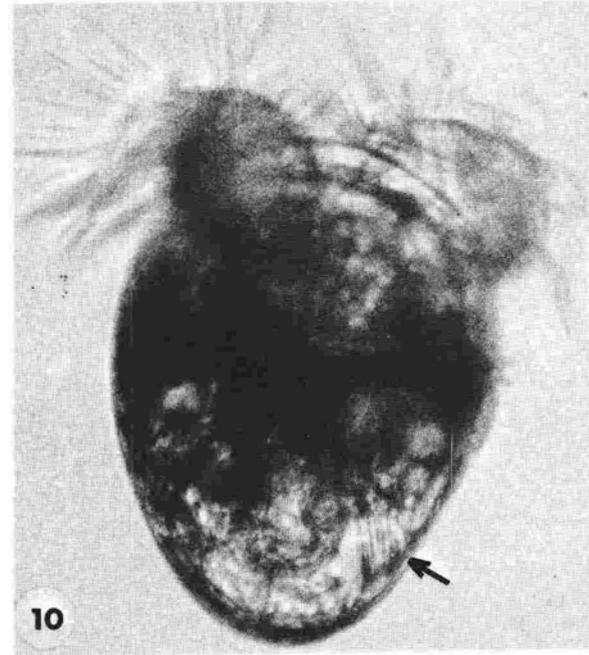
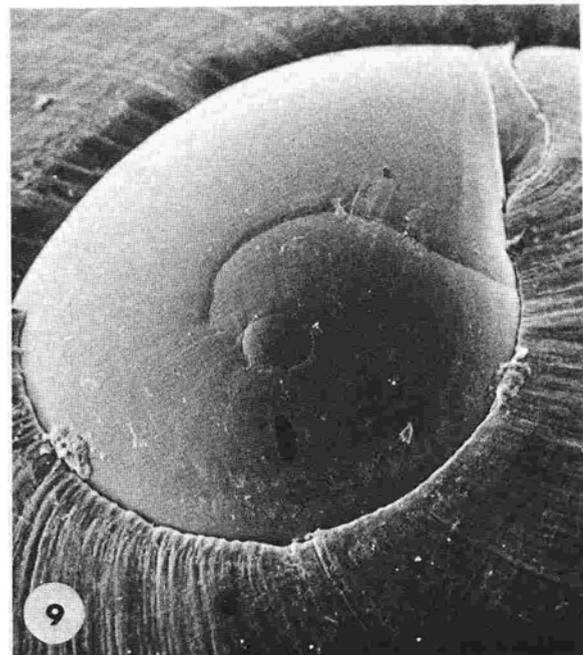
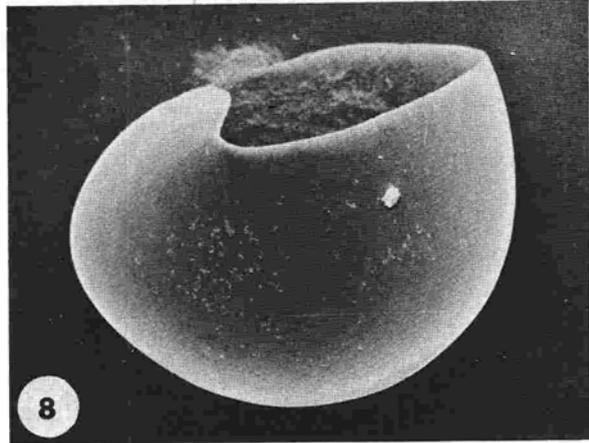
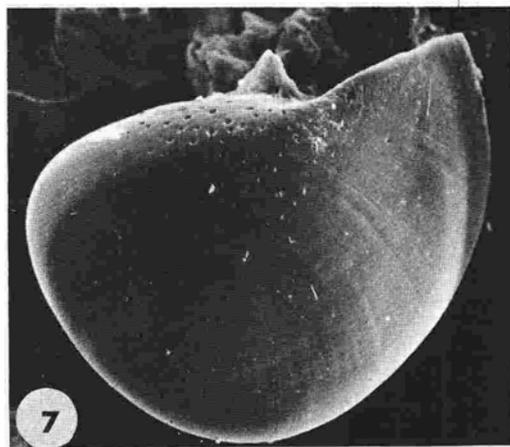
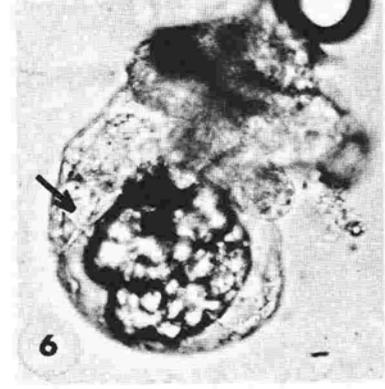
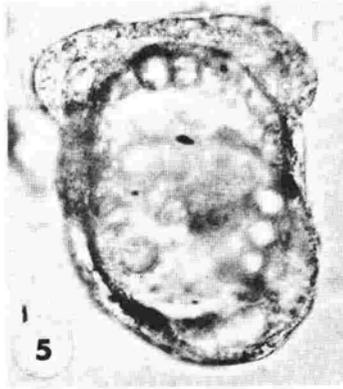
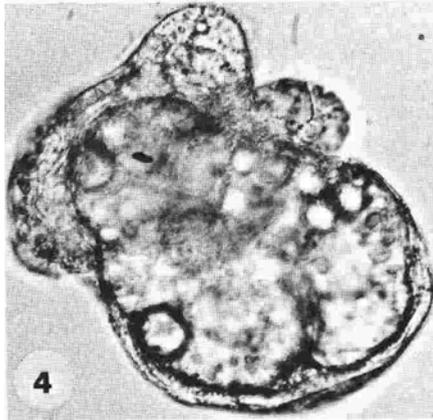
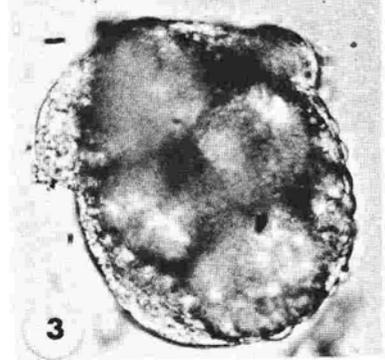
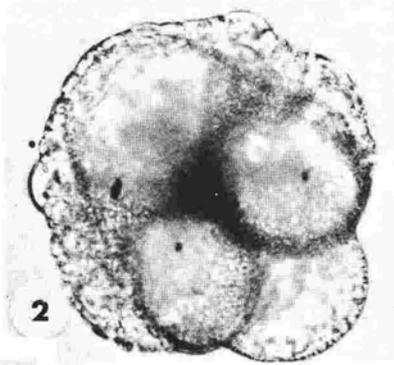
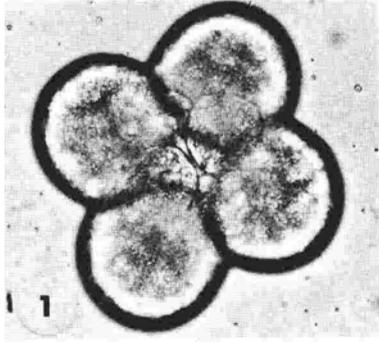


Struktur von Quenstedtoceras, sowie des Septums eines Belemniten
und Embryonalgehäuse von Neritacea
Structure within the shell of Quenstedtoceras and a septum of a
belemnite and embryonic shell of a Neritacea

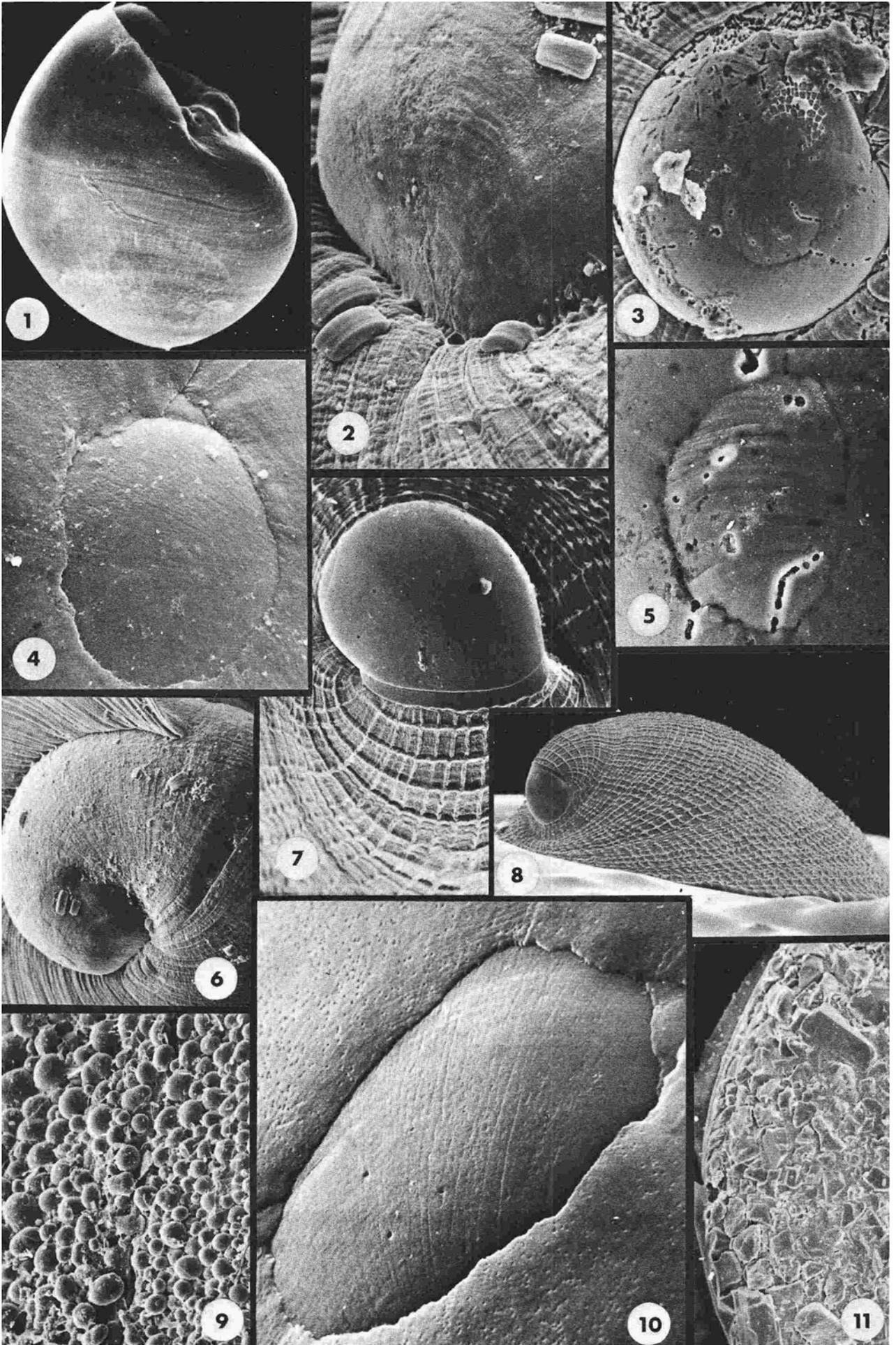
- Fig. 1 Der retrochoanitische Siphonalkragen des 3. Septums von *Quenstedtoceras* zeigt Perlmutterstruktur, deren Lamellen sich in die des organischen Siphonalrohres fortsetzen. Der Kragen ist so stark aus der nach vorne weisenden Ebene des Septums abgelenkt, daß an der Knickstelle Zwickel entwickelt sind. x 5000.
- Fig. 2 Die Fortsetzung des 3. Siphonalrohr-Segmentes in einen prochoanitischen Kragen wird durch prismatische Kristallite gebildet (links). Diesem ist das kristalline, apikale Ende des 4. Siphonalrohr-Segmentes verankert (rechts), wobei zwischen beiden eine poröse Zone ausgebildet ist. x 5000.
- Fig. 3 Der prochoanitische Septenkragen adulter Individuen von *Quenstedtoceras* wurde gebildet, nachdem das Septum in seiner Form randlich bereits durch prismatische Kristallisation festgelegt war, und das Siphonalrohr-Segment fertig sezerniert war, dessen mineralisches Ende sichtbar ist (Pfeil). Der Perlmuttersschicht ist ein dickes Prismenpolster aufgesetzt (Mitte), welches die mineralische Verankerung des äußeren Teils des nächsten Siphonalrohr-Segments darstellt. x 1200.
- Fig. 4 Die Fortsetzung von Fig. 3 zur Außenwand (ventral) zeigt das Perlmutterseptum (a) in seinem Aufsatz zur Wand (b). Das Prismenpolster der Anheftung des folgenden Siphosegments ist wieder sichtbar (links unten). Die Perlmuttersschicht wurde erst abgelagert nachdem sich sphärolitisch-prismatische Prismenpolster als erste Septenbildungen abgeschieden hatten (c), die in ihrer Form die Oberfläche des Mantelgewebes widerspiegeln und in apikaler Richtung vorwachsen. Bevor diese rasch mineralisierte Wand vom extrapallialen Schleim gebildet wurde (frei in den Raum und nicht auf einer organischen Basalmembran), war der dazugehörige Siphon der Außenwand verankert worden (d). Die organische Lamelle ist in einer stufenförmigen Prismenlage der Wand angeheftet (e). x 1200.
- Fig. 5 Das Septum eines mitteljurassischen Belemniten welcher mit *Quenstedtoceras* zusammen auftritt, weist eine Zusammensetzung der Wand aus Lamellenschichten auf, wie sie ähnlich bei der rezenten *Spirula* entwickelt sind. x 9000.
- Fig. 6 Das Embryonalgehäuse von *Neritina* zeigt fast die gleiche Gestalt wie der Protoconch der Ammonitella. Hier bildet sich allerdings eine fast von Anfang an mineralisierte Embryonalschale, die bis zum Schlüpfen der Veligerlarve allseitig vorgebaut wird und nach dem Schlüpfen nur noch im Bereich der Außenlippe vorwächst, während die Innenlippe als scharfer Grat bleibt. Wegen der frühzeitigen Ablösung des Mantelrandes von der Schale sind deutliche Anwachsstreifen entwickelt. x 500.
- Fig. 1 The retrochoanitic septal neck of the 3. septum of *Quenstedtoceras* shows nacreous structure. The mineral lamellae of this structure are continuous into the lamellae composing the organic siphuncular tube. The neck is twisted strongly out of the plane formed by the septum. The location of change in direction shows cavities between mineral plates. x 5000.
- Fig. 2 The 3. segment of the siphuncular tube is continuous into a prochoanitic septal neck formed by prismatic crystallites (left). With this neck the apical end of the siphuncular tube is attached by spherulitic crystal growth and a porous zone between the third and fourth tube segment. x 5000.
- Fig. 3 In adult *Quenstedtoceras* the prochoanitic septal neck was formed only after the septum had been established in its final shape. Marginal (fluted) portions were fixed in shape by prismatic growth of crystallites. The new segment of the siphuncle was finished in shape before the neck formed. The mineral attachment of the organic siphuncular tube was deposited onto the nacreous septal neck of the septum of the chamber before (arrow). x 1200.
- Fig. 4 Continuation of fig. 3 with the prismatic cushion in the lower left. The nacreous septum (a) with its insertion to the outer wall (b) has been secreted on top of a prismatic-spherulitic layer (c). This first formed layer in its morphology reflects the shape of the end of the visceral mass during septum formation. Growth of these first mineral layers occurred away from the tissue of the mantle, while during later growth of the nacreous septum, minerals grew towards the mantle tissue. Before formation of a septum the completed siphuncle had been attached to the outer wall by organic pellicles (d) and their mineral attachment (e). x 1200.
- Fig. 5 Fractured septum of a Middle Jurassic belemnite which is found together with *Quenstedtoceras* shows a composition of nacre-like lamellar structure, as it is in similar way present in the septum of recent *Spirula*. x 9000.
- Fig. 6 The embryonic shell of *Neritina* shows almost the same shape as the protoconch of ammonites. But here the embryonic shell has been built up in mineralized increments mainly. As in ammonites first growth of shell occurs all around the aperture until the inner lip stops its growth (here connected with hatching) and only the outer lip continues to grow. Strong lines of growth differentiate this shell well from that of the ammonite protoconch. x 500.



- Fig. 1 Acht-Zellen Stadium des Keimes von *Neritina virginea*. Die Dotterreserven sind in den 4 Makromeren des vegetativen Pols konzentriert, während das Protoplasma in den 4 Mikromeren angereichert ist. Diese bilden den animalen Pol, der im folgenden alleine wächst. x 300.
- Fig. 2 Die Zellen des animalen Pols (oben) teilen sich und bilden eine Kappe auf den 4 Zellen des vegetativen Pols, die unverändert bleiben. x 400.
- Fig. 3 Nachdem sich die Zellen der Kappe des animalen Pols am vegetativen Pol getroffen haben und dort miteinander verschmolzen sind, verändert sich die Achse des Keims. Es entsteht nämlich seitlich die Schalendrüse (links unten) und gegenüberliegend der Fuß (rechts oben) und das Velum. x 300.
- Fig. 4 Gekoppelt mit der Aufblähung des Keims durch eine Innendruckerhöhung im Eingeweidesack wird der Bereich der Schalendrüse gestreckt und ein erstes rein organisches Schälchen ausgeschieden. Dieses ist fest mit dem Mantelrand verbunden. Der Eingeweidesack hat nun eine glatte gerundete Oberfläche, das Velum zwei mit kurzen Zilien versehene Loben. Der Fuß ist deutlich vorhanden aber in seiner Form noch unbestimmt. x 450.
- Fig. 5 Keim im gleichen Entwicklungsstadium wie in Fig. 4. Die Dottermakromeren sind in ihrer Größe noch fast unverändert, aber nun beinahe vertikal im Keim ausgerichtet. Die Achse des Embryos hat sich also um etwas weniger als 90 Grad verändert. x 300.
- Fig. 6 Schon nach der Bildung einer flachen Schalenkalotte entsteht eine Muskelanheftung (Pfeil) und der Mantelrand löst sich vom Primärgehäuserand. Im folgenden tritt die erste Mineralisierung auf. Der starke Energieverbrauch bei diesen Umwandlungen zeigt sich an der geschrumpften Größe der 4 Dotterzellen. x 300.
- Fig. 7 Embryonalgehäuse eines beinahe schlüpfbereiten Veligers von *Nerita tessellata* aus der Karibischen See bei Santa Marta. Die deutliche Anwachsstreifung auf dem Gehäuse zeigt, daß auch hier die Mantelrand-Ablösung vom Primärgehäuse früh erfolgt, und das Sekundärgehäuse im Form rasch verkalkender Inkremente aufwächst. x 270.
- Fig. 8 Das Gehäuse eines noch nicht schlüpfbereiten Embryos von *Nerita versicolor*, wie es aus einer Eikapsel aus der Karibischen See von Santa Marta entnommen wurde, zeigt den noch allseitigen Vorwuchs des Gehäuserandes. Die Innenlippe ist links und die Außenlippe rechts. Vor dem Schlüpfen wird das Wachstum der Innenlippe beendet. x 200.
- Fig. 9 Larvales Gehäuse von *Smaragdia* sp. aus der Seegraslagune des Roten Meeres von Port Sudan. x 150.
- Fig. 10 Veligerlarve von *Neritina virginea*, welche die Eikapsel in Santa Marta (Kolumbien) verließ, mit dem zweilobigen Velum (oben) und dem rechten Retraktormuskel (Pfeil). Noch immer sind Reste der 4 Dotterzellen im Eingeweidesack erkennbar (Mitte). x 420.
- Fig. 1 Eighth cell phase of the embryo of *Neritina virginea*. The yolk is connected within the 4 macromeres of the vegetative pole, while protoplasm is enriched within the transparent and smaller cells of the animal pole. Only the small cells will develop into a cell cap. x 300.
- Fig. 2 The cells of the animal pole (up) have undergone further cleavage and have formed a cap, while the 3 yolk cells have remained unchanged. x 400.
- Fig. 3 After the cells of the animal pole have completed their growth around the yolk cells a closed ectodermal cover is formed. Now the axis of the embryo changes due to the differentiation of ectodermal cells into cells of the mantle (shell gland) (lower left) and the appearance of velar lobes and foot (upper part). x 300.
- Fig. 4 Connected with increased internal pressure within the visceral mass the shell gland widens and produces a first purely organic shell which is connected with the mantle margin. The visceral mass has become smooth on the outside, the velum has been enlarged and the foot has grown, even though its shape is still quite variable. x 450.
- Fig. 5 Embryo in the same stage of development as in fig. 4. The yolk cells now are arranged almost vertically within the visceral mass, so that a change of the embryonic axis of almost 90 degrees can be stated. x 300.
- Fig. 6 After formation of a shallow symmetrical shell a muscular attachment between body and shell is differentiated (arrow) and the mantle becomes detached from the margin of the shell. Now first mineralization occurs and the energy used for all these constructions of the body has been taken from the yolk held in the 4 macromeres which therefore have decreased in size. x 300.
- Fig. 7 Embryonic shell of veliger of *Nerita tessellata* almost ready to hatch, from the Caribbean Sea near Santa Marta. The shell shows growth lines a lower side from its most apical portion x 270.
- Fig. 8 Shell of an embryo not yet ready to hatch of *Nerita versicolor* taken from an egg capsule in Santa Marta (Caribbean Sea). The whole shell margin is still involved in growth. The inner lip (left) will stop in growth only very shortly before hatching. x 200.
- Fig. 9 Larval shell of *Smaragdia* sp. from seagrass bottom of a lagoon of the Red Sea near Port Sudan. x 150.
- Fig. 10 Veliger larva of *Neritina virginea* which has hatched from an egg capsule in Santa Marta (Columbia) shows the ciliated two lobes of the velum (up) and the right retractor muscle (arrow). The remains of the 4 yolk cells are still to be seen in the visceral mass (center). x 420.



- Fig. 1 Embryonalgehäuse einer schlüpfbereiten Larve von *Neritina ctenchi* aus der Mangrove der Küste bei Santa Marta zeigt die Anwachsstreifung und die feine Längsstreifung. x 410.
- Fig. 2 Das Detail von Fig. 6 zeigt den Apex des Embryonalgehäuses von *Theodoxus fluviatilis*. Die Anwachsstreifung erweist, daß sich hier das organische Primärgehäuse rasch vom Mantelsaum löste, der Eingeweidesack zur gleichen Zeit jedoch durch die Nöhreieraufnahme so aufgebläht wurde, daß die Schalenbildung anfangs eine flache Kappe formte, die aber bereits verkalkt war. Erst später folgte die normale trochospirale Umwachsung des Eingeweidesackes. x 283.
- Fig. 3 Das Embryonalgehäuse von *Nerita (Ritena) striata* aus dem Litoral des Roten Meeres bei Port Sudan wird zum größten Teil vom nachfolgenden Larvalgehäuse abgedeckt, welches etwas mehr als eine Windung umfaßt. Auf das glatte, stark konvolute Larvalgehäuse folgt die anders skulpturierte Adultschale. x 135.
- Fig. 4 Das Detail zu Taf. 20/9 zeigt einen kleinen Ausschnitt des Embryonalgehäuses von *Smaragdia* sp., während der Rest durch die folgenden 3,5 Windungen des Larvalgehäuses abgedeckt ist. Die feine Längsrundung erweist, daß der Protoconch rechts gelegen ist. x 750.
- Fig. 5 Das Detail von Fig. 3 zeigt das weitgehend vom Larvalgehäuse abgedeckte Embryonalgehäuse von *Nerita striata* mit seiner kräftigen Anwachsstreifung. x 333.
- Fig. 6 Das Embryonalgehäuse der Süßwasser-Neritacee *Theodoxus fluviatilis* aus einem Karsttümpel Dalmatiens ist im Vergleich zu nahe verwandten Arten aus dem Meere (= *Neritina*) stark abgewandelt. Das Gehäuse unterscheidet sich kaum von ebenfalls kriechend schlüpfenden Landpulmonaten. Die Adultskulptur tritt hier schon in Ansätzen auf. x 73.
- Fig. 7 Das Detail zu Fig. 8 zeigt das Larvalgehäuse von *Phenacolepas hamillei* in seinem Aufsatz auf das Napfgehäuse des Adultus. x 83.
- Fig. 8 Das Gehäuse von *Phenacolepas hamillei* aus dem Seegrassbiotop der Karibischen See bei Santa Marta ist napfförmig. Das Gehäuse der planktonfressenden Larve hingegen ist stark konvolut, trochospiral aufgerollt und sitzt ihm unvermittelt auf. x 23.
- Fig. 9 In die Oberfläche des Eikapseldeckels von *Nerita fulgurans* aus der Karibischen See bei Santa Marta sind zahlreiche runde Aragonitkugeln eingelagert, die vom Weibchen gebildet werden. x 150.
- Fig. 10 Das weitgehend von den 3,5 larvalen Gehäusewindungen abgedeckte Embryonalgehäuse von *Smaragdia* sp. aus dem Roten Meer zeigt deutlich die beiden Skulptur-elemente. Von oben nach unten verläuft die der Längsachse folgende Streifung und weniger deutlich sichtbar von links nach rechts im Bogen die Anwachsstreifung. x 1500.
- Fig. 11 In der Oberfläche des Eikapseldeckels von *Neritina virginea* aus der Cienaga Grande-Lagune bei Santa Marta sind Sandkörner eingefügt, die vom Weibchen vor der Eiablage in einem speziellen Beutel gesammelt werden. x 150.
- Fig. 1 Embryonic shell of a veliger of *Neritina ctenchi* from the mangrove of the coast of Columbia near Santa Marta ready to hatch shows growth lines and longitudinal striae. x 410.
- Fig. 2 Detail of fig. 6 shows the apex of the embryonic shell of *Theodoxus fluviatilis*. Growth lines indicate that the organic primary shell soon became detached from the mantle edge. At the same time the visceral mass was expanded by the yolk ingested from nurse eggs. Thus the first shell cap is almost plane, but was calcified right from start. Only later normal trochospiral growth of the shell around the visceral mass continued. x 283.
- Fig. 3 The embryonic shell of *Nerita (Ritena) striata* from the shore of the Red Sea near Port Sudan is largely covered by the following larval shell, which forms more than one whorl. The smooth, strongly convolute larval shell is followed by a normal, differently sculptured adult shell. x 135.
- Fig. 4 The detail of pl.20/9 shows a small section of the embryonic shell of *Smaragdia* sp., while the remainder of it is covered by the strongly convolute 3,5 larval whorls. The fine longitudinal striation of the embryonic shell indicates that the protoconch lies to the left. x 750.
- Fig. 5 Detail of fig. 3 show the portion of the embryonic shell of *Nerita striata* that is not covered by the larval whorls. Growth lines are prominent. x 333.
- Fig. 6 The embryonic shell of the freshwater neritacea *Theodoxus fluviatilis* from a pool in Dalmatia is quite differently formed from its close relatives from the sea (= *Neritina*). The shell of the young that hatches as crawling miniature adult is quite similar to pulmonate gastropods with similar development and shows traces of the adult sculpture.
- Fig. 7 The detail of fig.8 shows the larval shell of *Phenacolepas hamillei* in its position on the limnet-like shell of the adult. x 83.
- Fig. 8 The shell of *Phenacolepas hamillei* from the seagrass lagoon of the Caribbean Sea near Santa Marta is limpet-like. the shell of the larva, that had been secreted by the plankton-eating veliger, is strongly convolute and trochospirally coiled. x 23.
- Fig. 9 The surface of the egg capsule of *Nerita fulgurans* holds numerous round aragonite spheres which have been produced by the female of this Caribbean species. x 150.
- Fig. 10 The embryonic shell of *Smaragdia* sp. from the Red Sea is largely covered by the shell but still shows the longitudinal striation from top to bottom and, a little less clearly, curving growth lines from right to left. x 1500.
- Fig. 11 The surface of the egg capsule of *Neritina virginea* from the Cienaga Grande Lagoon near Santa Marta shows inclusions of sand grains that had been collected by the female in the reenforcement sack. x 150.



- Fig. 1 Das Primärgehäuse von *Collisella* sp. aus der Karibischen See bei Santa Marta zeigt ein Grubenmuster, welches zum Netzmuster der *Calliostoma*-Arten überleitet. x 550.
- Fig. 2 Blick in die geöffnete Anfangskammer von *Spirula spirula* aus der Region der Kanarischen Inseln. Auf der linken Seite ist das Ende des Siphonalrohres zu sehen sowie seine Anheftungslamelle zur Kammerwand. Rechts ist der Streifen auf dem Gehäuse zu erkennen, in dem der Trichtermuskel des Embryos angesessen hat (Pfeil). x 240.
- Fig. 3 Der apikale Teil des Gehäuses eines gerade zum Bodenleben übergegangenen *Dentalium* aus dem Mittelmeer zeigt, daß die offene Schalenspanne des Primärgehäuses erst nachträglich durch ringförmige Wuchsinkremente verschmolzen wird. x 650.
- Fig. 4 Das röhrenförmige Gehäuse eines gerade zum Bodenleben übergegangenen juvenilen *Dentalium* zeigt, daß die Schalenspanne des Primärgehäuses keine Anwachsstreifen aufweist, während das verkalkte Sekundärgehäuse deutlich gestreift ist. x 150.
- Fig. 5 Das noch unverkalkte aber fertige Primärgehäuse von *Dentalium* stellt eine offene Schalenspanne dar. x 760.
- Fig. 6 Aufsicht auf die Innenseite des Kammerapparates von *Spirula* zeigt den deutlichen Streifen, in dem der Trichtermuskel angesessen hat. x 25.
- Fig. 7 Das Detail zu Fig. 6 zeigt den gegen das Septum hin abgerundeten Ansatzstreifen des Trichtermuskels von *Spirula* mit deutlichen Längsriefen, wie sie auch manche Steinkerne paläozoischer Orthoceren aufweisen. x 120.
- Fig. 1 The primary shell of *Collisella* sp. from the Caribbean Sea near Santa Marta shows a groove-network structure which is transitional to the hexagon network as is developed among the members of the genus *Calliostoma*. x 550.
- Fig. 2 View into the first chamber of the shell of *Spirula spirula* from the area of the Canary Islands with the apical wall removed. The blind end of the siphuncular tube is seen on the left side along with its lamellar organic attachment membrane to the shell wall. On the right side toward the upper edge the trace of the muscle insertion onto the inner shell side is seen (arrow) x 240.
- Fig. 3 Apical portion of the tube-like shell of *Dentalium* from the Mediterranean Sea. The univalve primary shell has secondarily been fused by ring-like increments of growth. x 650.
- Fig. 4 The shell of a juvenile *Dentalium* demonstrates a univalve primary shell without growth lines and the tube-like secondary shell with strong growth lines. x 150.
- Fig. 5 The not yet calcified, but finished primary shell of *Dentalium* consists of one bent clip which is not fused to form a tube. x 760.
- Fig. 6 The inner side of the chambered shell of *Spirula* shows clear traces of the insertion of the musculature of the funnel. x 25.
- Fig. 7 Detail of fig. 6 shows the end of a muscle insertion close to the base of a septum. The muscle scar shows longitudinal grooves very similarly to those seen on some fossil orthoceratid cephalopods. x 120.

