

# Einiges über Biokrystalle

Von W. J. Schmidt\*).

Das Wesen eines Krystalles besteht darin, daß in ihm die Feinbausteine (Atome, Ionen, Molekeln) in streng regelmäßiger Art, zu einem Raumgitter, geordnet sind: frei schwebend halten sie sich durch ihre eigenen anziehenden und abstoßenden Kräfte in dreidimensional periodischem Gefüge. Dieses Raumgitter, das sich beim Durchstrahlen von Krystallen mit Röntgenlicht in Beugungsbildern kundtut, ja in einzelnen Fällen durch das Elektronenmikroskop sichtbar gemacht werden konnte, ist die Ursache aller bezeichnenden Krystalleigenschaften, mögen sie Formgebung oder physikalisches Verhalten betreffen. So entsprechen die natürlichen Flächen, welche die Krystalle in vielfältigen Mustern begrenzen — ebenso wie die durch Spaltung und Ätzung erzeugbaren — im Raumgitter vorgezeichneten Ebenen. Und die prachtvollen Erscheinungen, welche Krystalle im Polarisationsmikroskop darbieten, sind letzthin Ausdruck der Beeinflussung, die das elektrische Feld durch das Raumgitter erfährt; in der Optik spiegelt sich die allgemeine Symmetrie des Gitters.

Zu den bekanntesten Krystallen rechnen die des kohlen sauren Kalkes, die in der leblosen Natur weit verbreitet auftreten. Das Calciumcarbonat krystallisiert in zweierlei Raumgittern, trigonal als Calcit (Kalkspat) und rhombisch als Aragonit, beide stark doppelbrechend, aber der eine einachsige, der andere zweiachsige, und auch nach Spaltbarkeit, Ätzfiguren, spezifischem Gewicht unterscheidbar, ja auf chemischem Wege, wie unser verstorbener Kollege Meigen entdeckt hat. Auch im Tierkörper erscheint der kohlen saure Kalk in diesen beiden Modifikationen. Z. B. bauen

---

\*) Die folgenden Darlegungen stellen die Erweiterung eines von Mikroprojektionen in polarisiertem Lichte begleiteten Vortrages auf der Jahresversammlung der Gießener Hochschulgesellschaft am 12. Juli 1952 dar.

sich die Muschelschalen aus kleinsten durch organische Substanz verkitteten Kryställchen auf, bei der Steckmuschel Pinna und anderen Meeresmuscheln in der äußeren „Prismenschicht“ von Calcit, in der inneren „Perlmutter-schicht“ von Aragonit. So regelt der Organismus in engsten Bereichen und bei gleicher Temperatur nach seinem Belieben das Entstehen der einen oder der anderen Modifikation — wie man vermuten darf, durch Beigabe bestimmter anorganischer Stoffe zu der auch an organischer Substanz reichen Kalk-Mutterlauge, welche auf der Oberfläche des schalentragenden Weichkörpers ausgeschieden wird.

Es gibt aber auch tierische Kalkgebilde, die ein einziges Calcitindividuum darstellen, wie sich an Röntgendiagramm, Spaltbarkeit, Ätzfiguren sicherstellen läßt. Diesen innerhalb von Zellen oder Syncytien heranwachsenden Gebilden ist eigentümlich, daß sie die dem Raumgitter zukommende Krystalltracht nicht zur Ausbildung bringen. Dabei handelt es sich nicht etwa um eine durch Wachstum im kolloiden Medium abgeänderte Krystallform (Krystallomorphe), obwohl derartige gelegentlich beteiligt sein mag. Vielmehr prägt das Cytoplasma dem Calcit eine artspezifische ererbte organismische Form auf, bald einfach, bald reich entfaltet. Vor allem bei den höchstentwickelten Typen, den Skeletstücken der Stachelhäuter, erscheint die Gestalt an die Funktion angepaßt und an die Formgebung von Nachbar-teilen, und Störungen im Entwicklungsgeschehen, die von dem erstrebten Ziel wegführen, können überwunden werden. Das Wachstum dieser Calciteinkrystalle erfolgt also funktionell, korrelativ und regulativ, ist demnach biologischen Prinzipien unterworfen.

Aber nicht genug damit: es besteht ein geheimnisvoller Einklang zwischen der vom Organismus geprägten Gestalt und dem Raumgitter des Materials. Der Calcit wird nicht etwa beliebig von der Zelle verformt, sondern unter Beachtung des Feinbaues in einer für das jeweilige Gebilde streng eingehaltenen Art: die Lage der krystallographischen Hauptachse und in manchen Fällen auch die der Nebenachsen steht in geregelter Beziehung zu der biologischen Gestalt. Man prüft das hinsichtlich der Hauptachse am einfachsten auf optischem

Wege, durch Ermittlung der „optischen Achse“, die der krystallographischen Hauptachse parallel geht und dadurch ausgezeichnet ist, daß ihr als einer einzigartigen Richtung im Raumgitter Doppelbrechung fehlt.

Im Gegensatz zu amorphem Material, dessen Formung durch äußere Einflüsse erfolgt, wohnt krystallinem in Abhängigkeit vom Raumgitter ein eigenes Gestaltungsvermögen inne. Bei der Prägung der ererbten Gestalt muß also das Bildungsplasma die im Wachstum des Calcits gelegenen Widerstände überwinden; es lenkt den örtlichen Ansatz von Substanz in seinem Sinne. Wie das im einzelnen geschieht, ist noch so gut wie unbekannt.

Die hier hervorgehobenen Zusammenhänge zwischen totem krystallinem Material und organismischer Form lassen sich durch das Wort Biokrystall kennzeichnen, das zuerst von Ernst Haeckel (1872) auf die Nadeln der Kalkschwämme angewandt wurde, „deren . . . . Entstehung auf einem Kompromisse zwischen dem Krystallisationsbestreben des kohlensauren Kalkes und der formativen Thätigkeit der . . . . . Zelle . . . . . beruht.“

Ein erstes und einfaches Beispiel von Biokrystallen geben die der Festigung des Weichkörpers dienenden Kalkkörperchen, Skleriten, gewisser Octocorallen z. B. von *Briareum* (W. J. Schmidt 1922). Diese wachsen im Cytoplasma der Bildungszellen, der Skleroblasten, als bedornte Calcitstäbchen von elliptischem Querschnitt heran, wobei die optische Achse stets dem kurzen Durchmesser des Querschnittes parallel geht, also auf der Abflachungsebene senkrecht steht. Es vollzieht sich somit das Wachstum bevorzugt senkrecht zur optischen Achse (in der Basis-ebene des Calcits), was auch darin zum Ausdruck kommt, daß gelegentlich auftretende Vergabelung sich immer in der Abflachungsebene hält.

Bisweilen stößt man bei *Briareum* auf Skleriten, die aus einem Zwillingskrystall hervorgehen, aus zwei Calcitindividuen, die so verwachsen sind, daß die optischen Achsen senkrecht aufeinander stehen (wahrscheinlich Zwillinge nach der Rhomboederfläche). Jeder Paarling liefert eine Hälfte des Stäbchens, und beide sind in sattelförmiger Grenzfläche so miteinander verfügt,

daß der eine auf dem anderen „reitet“. Da nun jede Hälfte die normale Beziehung zwischen Lage der optischen Achse und Abflachungsebene bewahrt, so entsteht eine Mißbildung: die Abflachung beider Hälften ist um  $90^\circ$  gegeneinander verdreht (W. J. Schmidt 1922).

Die Skleriten von *Erythropodium* stellen gedrungene Stäbchen mit längsverlaufender optischer Achse dar, an jedem Ende mit drei kurzen Gabelästen unter gleichen Winkeln; dabei alterniert die Stellung dieser Äste an den beiden Stabenden in derselben Weise wie die Polkanten des Calcitrhomboeders, so daß hier wohl verschleiert eine Wachstumseigentümlichkeit des Calcits zutage tritt (W. J. Schmidt 1922 u. 1929a).

Die *Spongien*, die niedersten vielzelligen Tiere von auffallend geringer geweblicher Differenzierung, besitzen bei bestimmten Gruppen Kiesel- oder Kalknadeln (Spicula), die in Spiculoblasten entstehend massenhaft und meist unverbunden den zarten Weichkörper durchsetzen und ihm Halt gewähren. Während die aus amorphem Spicopal bestehenden Kieselteile großen Formreichtum darbieten, treten nur drei Gestalten von *Calcitpicula* auf: Stabnadel, Drei- und Vierstrahler. Bei den Dreistrahlern halten sich die drei vom Bildungspunkt ausgehenden Strahlen in derselben Ebene oder sie verlaufen gleich den Kanten einer dreiflächigen Pyramide; Vierstrahler kann man durch Aufsetzen eines weiteren Strahles auf den Verzweigungspunkt eines Dreistrahlers formal ableiten.

Trotz einiger Besonderheiten, die den Calcit der Schwamm-spicula von minerogenem unterscheiden (unvollkommene Spaltbarkeit, Fehlen von Gleitflächen nach mechanischer Beanspruchung, Zerknistern bei geringfügiger Erwärmung, Vorhandensein von Achsenfäden und einer nicht mit der Krystallstruktur zusammenhängenden Wachstumsschichtung, geringe Beigabe von Calciumsulfat), verhalten sich die Nadeln nach Optik und Ätzfiguren wie Einkristalle, die man sich in bestimmter Weise aus einem Kalkspatrhomboeder herausgeschnitten denken kann (v. Ebner 1887).

Z. B. steht die optische Achse bei den gleichwinkligen und -schenkligen „regulären“ Dreistrahlern senkrecht auf der „Facial-

ebene“, und die drei Strahlen fallen in krystallographische Nebenachsen. (Unter Facialebene versteht man die Ebene, der ein flacher Dreistrahler im Ganzen aufruht, einer mit Flächendifferenzierung aber nur mit den Strahlenden.) „Sagittale“ Dreistrahler aber verhalten sich so, als ob man einen Strahl eines regulären in einer durch ihn und die optische Achse gelegten Ebene emporgehoben hätte (im Extrem bis er in die optische Achse fällt); hier steht also die optische Achse schief zur Facialebene, und der durch sie und den emporgehobenen „Basalstrahl“ gelegte Schnitt halbiert den Winkel zwischen den beiden anderen Strahlen. Ähnliche optische Unterscheidungen lassen sich für Vierstrahler treffen. Bei den Stabnadeln bildet die optische Achse einen Winkel mit der Längsrichtung der Nadel und liegt zugleich bei gebogenen Nadeln in der Krümmungsebene. (v. E b n e r 1887)

Dreistrahler und Vierstrahler zeigen oft eine gesetzmäßige Anordnung zum Körperganzen des Schwammes. Infolge der geregelten Beziehung zwischen Lage der optischen Achse und Nadelgestalt kommt dadurch sekundär eine Ordnung der optischen Achsen zum Körperganzen zustande, besonders leicht kenntlich bei primitiven Schwammformen: die regulären Dreistrahler der *Leucosolenia clathrus* liegen mit der Facialebene tangential im schlauchförmigen Körper, so daß ihre optischen Achsen radial weisen; bei *Ascandra variabilis* aber sind die optischen Achsen der sagittalen Drei- und Vierstrahler in Radialschnitten des Schwammes gegen das Osculum hin geneigt (v. E b n e r 1887, W. J. S c h m i d t 1929a; 1930).

Schon H e s s e l (1826) hatte durch Spaltversuche dargetan, daß viele fossile Skeletteile von Stachelhäutern je einem Kalkspatindividuum entsprechen und die krystallographische Hauptachse in den Stacheln von Seeigeln, Stielgliedern von Crinoiden der morphologischen parallel geht; freilich glaubte er, diese Beziehungen zwischen Gestalt und Lage der Hauptachse entstünden erst bei der Fossilisation. H a i d i n g e r (1841) glückten aber solche Spaltversuche auch an Skeletstücken recenter Echinodermen. Bei der Versteinerung werden die Lücken der Skeletteile von minerogenem Calcit gleicher krystallographischer Orientierung erfüllt, so daß die Einkrystallnatur und die ursprüngliche

daß der eine auf dem anderen „reitet“. Da nun jede Hälfte die normale Beziehung zwischen Lage der optischen Achse und Abflachungsebene bewahrt, so entsteht eine Mißbildung: die Abflachung beider Hälften ist um  $90^{\circ}$  gegeneinander verdreht (W. J. Schmidt 1922).

Die Skleriten von *Erythropodium* stellen gedrungene Stäbchen mit längsverlaufender optischer Achse dar, an jedem Ende mit drei kurzen Gabelästen unter gleichen Winkeln; dabei alterniert die Stellung dieser Äste an den beiden Stabenden in derselben Weise wie die Polkanten des Calcitrhomboeders, so daß hier wohl verschleiert eine Wachstumseigentümlichkeit des Calcits zutage tritt (W. J. Schmidt 1922 u. 1929a).

Die *Spongien*, die niedersten vielzelligen Tiere von auffallend geringer geweblicher Differenzierung, besitzen bei bestimmten Gruppen Kiesel- oder Kalknadeln (Spicula), die in Spiculoblasten entstehend massenhaft und meist unverbunden den zarten Weichkörper durchsetzen und ihm Halt gewähren. Während die aus amorphem Spicopal bestehenden Kieselteile großen Formreichtum darbieten, treten nur drei Gestalten von *Calcitpicula* auf: Stabnadel, Drei- und Vierstrahler. Bei den Dreistrahlern halten sich die drei vom Bildungspunkt ausgehenden Strahlen in derselben Ebene oder sie verlaufen gleich den Kanten einer dreiflächigen Pyramide; Vierstrahler kann man durch Aufsetzen eines weiteren Strahles auf den Verzweigungspunkt eines Dreistrahlens formal ableiten.

Trotz einiger Besonderheiten, die den Calcit der Schwammspicula von minerogenem unterscheiden (unvollkommene Spaltbarkeit, Fehlen von Gleitflächen nach mechanischer Beanspruchung, Zerknistern bei geringfügiger Erwärmung, Vorhandensein von Achsenfäden und einer nicht mit der Krystallstruktur zusammenhängenden Wachstumsschichtung, geringe Beigabe von Calciumsulfat), verhalten sich die Nadeln nach Optik und Ätzfiguren wie Einkristalle, die man sich in bestimmter Weise aus einem Kalkspatrhomboeder herausgeschnitten denken kann (v. Ebner 1887).

Z. B. steht die optische Achse bei den gleichwinkligen und -schenkligen „regulären“ Dreistrahlern senkrecht auf der „Facial-

ebene“, und die drei Strahlen fallen in krystallographische Nebenachsen. (Unter Facialebene versteht man die Ebene, der ein flacher Dreistrahler im Ganzen aufruht, einer mit Flächendifferenzierung aber nur mit den Strahlenden.) „Sagittale“ Dreistrahler aber verhalten sich so, als ob man einen Strahl eines regulären in einer durch ihn und die optische Achse gelegten Ebene emporgehoben hätte (im Extrem bis er in die optische Achse fällt); hier steht also die optische Achse schief zur Facialebene, und der durch sie und den emporgehobenen „Basalstrahl“ gelegte Schnitt halbiert den Winkel zwischen den beiden anderen Strahlen. Ähnliche optische Unterscheidungen lassen sich für Vierstrahler treffen. Bei den Stabnadeln bildet die optische Achse einen Winkel mit der Längsrichtung der Nadel und liegt zugleich bei gebogenen Nadeln in der Krümmungsebene. (v. E b n e r 1887)

Dreistrahler und Vierstrahler zeigen oft eine gesetzmäßige Anordnung zum Körperganzen des Schwammes. Infolge der geregelten Beziehung zwischen Lage der optischen Achse und Nadelgestalt kommt dadurch sekundär eine Ordnung der optischen Achsen zum Körperganzen zustande, besonders leicht kenntlich bei primitiven Schwammformen: die regulären Dreistrahler der *Leucosolenia clathrus* liegen mit der Facialebene tangential im schlauchförmigen Körper, so daß ihre optischen Achsen radial weisen; bei *Ascandra variabilis* aber sind die optischen Achsen der sagittalen Drei- und Vierstrahler in Radialschnitten des Schwammes gegen das Ösculum hin geneigt (v. E b n e r 1887, W. J. S c h m i d t 1929a; 1930).

Schon H e s s e l (1826) hatte durch Spaltversuche dargetan, daß viele f o s s i l e Skeletteile von S t a c h e l h ä u t e r n je einem Kalkspatindividuum entsprechen und die krystallographische Hauptachse in den Stacheln von Seeigeln, Stielgliedern von Crinoiden der morphologischen parallel geht; freilich glaubte er, diese Beziehungen zwischen Gestalt und Lage der Hauptachse entstünden erst bei der Fossilisation. H a i d i n g e r (1841) glückten aber solche Spaltversuche auch an Skeletstücken r e c e n t e r Echinodermen. Bei der Versteinerung werden die Lücken der Skeletteile von minerogenem Calcit gleicher krystallographischer Orientierung erfüllt, so daß die Einkrystallnatur und die ursprüngliche

Beziehung zwischen morphologischer Konfiguration und Lage der optischen Achse gewahrt bleiben (Stelzner 1864). Weitere Fortschritte auf diesem Gebiet erbrachten die Arbeiten von v. Ebner (1887), S. Becher (1914 a, b) und E. Merker (1916). Der letzte ermittelte u. a. sorgsam die physikalischen Eigenschaften des Echinodermenkalkes (spez. Gewicht, Hauptbrechzahlen) und erkannte auch die organische Natur des Farbstoffes (Calceochrom) dilut rötlich getönter Skelettstücke. An den gelblich-grünen Stacheln gewisser Seeigel konnte ich Dichroismus (Unterschied der Absorption für die beiden Schwingungsrichtungen) beobachten, so daß dieser Farbstoff orientiert dem Raumgitter des Calcits eingelagert sein muß. Auch für die larvalen Skeletteile (der Seeigel) ist optische Einheitlichkeit, geregelte Lage der optischen Achse und Gültigkeit der Gitterplattenregel (s. u.) festgestellt (Prenant 1926b, Runnström 1931).

Die Skeletteile der Echinodermen entstehen in Bindegewebszellen oder -syncytien und zwar gehen sie meist von einem sogenannten „Primärstab“ aus, der sich an beiden Enden unter  $120^{\circ}$  vergabelt und damit zum „Primärkreuz“ wird; bisweilen treten statt dessen Dreistrahler auf, ähnlich einem einseitig vergabelten Primärstab. Durch weitere Vergabelung und Verschmelzung der Gabeläste formt sich eine „Gitterplatte“, deren Maschen mindestens anfangs eine gesetzmäßige Anordnung darbieten. Auf solchem Stadium verbleiben manche der kleinen Kalkkörper in der Haut der Seewalzen zeitlebens. In anderen Fällen aber entwickelt die Gitterplatte auf einer Fläche oder auf beiden Fortsätze, die sich in den Raum erheben, in mehr oder minder streng geregelter Art selbst wieder sich vergabeln und verschmelzen, so daß schließlich Gebilde ansehnlicher Größe vorliegen können. Sie alle zeigen ein zusammenhängendes Bälkchenwerk, in dessen Lücken das Bildungsgewebe seinen Platz hat. Infolgedessen sind die Skelettstücke verhältnismäßig leicht, und die Durchsetzung der Kalkmasse mit lebenden Zellen ist für Wachstum, Regeneration, Verheilung und Abbau von Vorteil.

Wie S. Becher (1914a) zuerst und des näheren E. Becher (1924) dargetan hat, erscheint nicht nur die Außenform der oft fein modellierten Skelettstücke der Funktion angepaßt, sondern



auch der Bälkchenverlauf in ihrem Inneren. Ein besonders schönes Beispiel solcher Art bietet Stachel und Stachelhöcker der Seeigel, die in calottenartiger Gelenkfläche gegeneinander beweglich sind: der Verlauf der meridionalen Muskelfasern von einem zum anderen erfährt in den Bälkchen von beiden eine Fortsetzung, die offenbar der Übertragung des Muskelzuges dient; und in beiden Skeletelementen findet sich senkrecht zur Gelenkfläche eine Bälkchenstreifung, die der gegenseitigen Pressung der beiden Stücke Widerstand leistet. Auch am Kauapparat der Seeigel, an der Laterne des Aristoteles, konnte E. Becher (1924) überall da, wo Muskel ansetzen, die Zugstruktur nachweisen, bald senkrecht, bald schräg zur Oberfläche des Kalkstückes ziehend, aber immer genau in Richtung des Muskelfaserlaufes. (Über Wachstumsstrukturen vgl. Deutler 1926.)

Für die jeweilige Lage der optischen Achse in den einzelnen Skeletteilen ergibt sich ein Verständnis auf entwicklungsgeschichtlicher Basis anhand der Gitterplattenregel (W. J. Schmidt 1925): Die optische Achse steht nach weithin bestätigter Erfahrung senkrecht auf der Ebene, in welcher der Primärstab sich zum Primärkreuz oder Dreistrahler verzweigt. Da nun weiter jedes Skeletstück durch eine ganz bestimmte Art des Wachstums aus seiner Anlage hervorgeht, so erklärt sich die Lage der optischen Achse am fertigen Skeletelement aus dem Zusammenwirken dieser beiden Umstände<sup>1)</sup>.

Wenn z. B. die optische Achse im Seeigelstachel längs verläuft, so deshalb, weil der Stachel aus einem Dreistrahler hervorging, dessen Ebene quer zur Achse des fertigen Stachels liegt. Die Haut der Synaptiden birgt ankerförmige Kalkkörper mit der optischen Achse senkrecht zur Fläche; nach der Optik sind sie als modifizierte Gitterplatten zu deuten, was auch die vergleichend morphologische Analyse bezeugt; denn der Anker kommt durch Unterdrückung bestimmter Vergabelungen des sich verzweigenden Primärstabes zustande. Die optische Achse im Molpadiiden-

---

<sup>1)</sup> Zu Panning's (1928; 1929; 1931) Auffassungen habe ich (W. J. Schmidt 1930 und 1932) Stellung genommen; ein Eingehen auf die spätere Veröffentlichung (1933) dieses Autors erübrigt sich.

anker aber verläuft längs in seinem Schaft; dieser muß also senkrecht zur Gitterplattenebene orientiert sein, einen vertikalen Aufsatz derselben darstellen, was ebenfalls der morphologische Vergleich bestätigt (W. J. Schmidt 1925).

Gewisse Kalkkörper von Seewalzen, die sog. echten Schnallen, gehen nicht auf einen Primärstab zurück, sondern auf einen platten Stab, der seitliche Auswüchse an gegenüberliegenden Stellen in der Abflachungsebene entwickelt; durch ihre Verschmelzung kommt es zur Bildung einer durchlöcherten Platte. Hier liegt die optische Achse in der Plattenebene und zwar senkrecht zum „Schnallenstab“. Ihrem Aussehen nach können echte Schnallen den aus Gitterplatten hervorgegangenen „Pseudoschnallen“ sehr ähnlich werden; die Optik aber verrät sofort ihre Besonderheit, die sich auch auf Grund einer näheren Analyse der Löcheranordnung erweisen läßt (W. J. Schmidt 1925; 1930).

Prüfung der Optik der Skeletstücke erwies sich auch sonst als wertvoll für die vergleichende Morphologie: S. Becher (1914b) konnte am fertigen Ophiurenwirbel die Zusammensetzung aus den zwei Stücken nachweisen, deren Anlagen frühzeitig verschmelzen, aber wegen unterschiedlicher Lage der optischen Achse im Polarisationsmikroskop stets trennbar bleiben. Weiter entdeckte er ein neues an den Vergabelungsstellen der Gorgonocephalidenarme eingekeiltes Skeletstück, das er als ein bei der dichotomen Gabelung am fakultativen Arme zurückbleibendes Terminale deutete.

Die Regel, daß jedes Echinodermenskeletstück sich optisch wie ein Einkrystall verhält, erleidet Ausnahmen aus verschiedenen Ursachen. Beim Zerbrechen eines Kalkstückes im lebenden Tier kommt es meist zu kleinen Verschiebungen der entstandenen Stücke gegeneinander, womit die optische Einheitlichkeit nach Bruchheilung verlorengegangen ist, wie es z. B. W. J. Schmidt (1924b) bei Holothurienskalkkörpern, Borig (1933) bei einem Seeigelstachel beobachtete. Daß gewisse Skeletteile normalerweise durch Verschmelzung mehrerer einkrystalliner Anlagen entstehen, wurde bereits erwähnt (s. o. Ophiurenwirbel). Eigenartigerweise gelingt der optische Nachweis dieses Vorganges nicht beim Centrodorsale an der Kelchbasis von Seelilien,

das aus der oberen Stielgliedplatte und den fünf Subbasalien zusammentritt; diese Stücke müssen sich also vor der Verschmelzung mit ihren optischen Achsen genau parallel stellen. Wohl aber ist der Beweis leicht zu erbringen bei den zur „Rosette“ vereinten Basaltplatten dieser Tiere (K i r c h n e r 1929). Die Z ä h n e der Seeigel bilden sich durch Verwachsen z a h l r e i c h e r optisch einheitlicher Anlagen (M. P r e n a n t 1926a). H. M a n n (1935) sah, daß nach quерem Abschneiden der Armspitze von *Asterias rubens* zunächst eine neue Endplatte (Terminale) auftritt, die, wie normal, aus einer oder aber auch aus mehreren verwachsenen Anlagen hervorgehen kann, was sich auch im Polarisationsmikroskop erkennen ließ. Auch im letzten Falle entspricht die Form des neuen Terminale der eines normalen.

Schließlich können an einer optisch einheitlichen Anlage während des Auswachsens Störungen auftreten, vielleicht durch „Gleitung“ des Calcits infolge mechanischer Beanspruchung; bei ihrer Entstehung dürften sie nur eine kleine Stelle betreffen, die sich dann aber durch weiteren Ansatz gleichorientierten Kalkes vergrößert. So findet man sektorenartiges Auslöschen an den Stachelhöckern von Seeigeln (B e c h e r 1914a). Bei den Ankern von *Synapta digitata* beobachtete ich öfter, daß die Spitzen des „Bogens“ aus desorientiertem Calcit bestanden und sich dann zugleich durch einen abnormen Verlauf bemerkbar machten (noch unveröffentlicht).

Geht ein Skeletgebilde aus einem Zwillingskeim hervor — wobei es dahin gestellt sei, ob es sich um eine krystallographisch definierbare Verwachsung handelt oder nicht —, so kommt es zu Mißbildungen, die um so auffälliger werden, je mehr die optischen Achsen der beiden Paarlinge voneinander abweichen; denn jeder von ihnen hat das Bestreben, in seinem Bereich die Formung gemäß der geregelten Beziehung zwischen Lage der optischen Achse und Gestalt durchzuführen. Derartiges wurde bei Holothurienkalkkörpern von W. J. S c h m i d t (1924c; 1930) und H. B l a e ß (1943) beobachtet (vgl. auch W i l h e l m i 1920). B o r i g (1933) fand bei *Echinus miliaris* einen am Ende gegabelten Stachel, der sich gemäß optischer Prüfung aus zwei Calcitindividuen zusammengesetzt erwies, deren optische Achsen einen

Winkel von  $24^{\circ}$  eingeschlossen; die etwas unregelmäßig verlaufende Trennungslinie beginnt basal in der Mitte der Gelenkfläche — also da, wo der erste Anfang des Stachels liegt — und endet in der Achsel der Gabelung. Während die beiden Teile nach außen hin den normalen Abschluß der Schaftoberfläche durch Septen darbieten, erscheinen sie an der Berührungsfläche unvollkommen; hier fehlen die Septen, die erst oberhalb der Gabelung auftreten. In jeder Stachelhälfte halten die Längsbalken selbständige Verlaufsrichtung ein und zwar, wie es einem normalen Stachel entspricht (nämlich annähernd parallel der optischen Achse); sie stoßen daher in der Trennungslinie unter einem zur Stachelspitze offenen Winkel zusammen. Offensichtlich ging dieser Stachel aus einem Calcitzwilling hervor, von dessen Paarlingen ein jeder das Längsmaschenwerk nach seiner Art erzeugte, so daß es in den beiden Hälften immer mehr auseinander strebte, der Stachel zunächst nach dem distalen Ende hin breiter wurde und schließlich sich gabelte. Dieses Objekt bezeugt eindrucksvoll die innige Beziehung zwischen Lage der optischen Achse und Gestalt und zwar nicht nur bezüglich der Außenform, sondern auch hinsichtlich der inneren Struktur, der Balkenanordnung, welche die primäre Grundlage der Form liefert. Eine Anpassung der Paarlinge trat nur insoweit ein, als die Septen an der Oberfläche eine geringere Divergenz aufweisen als die Längsbalkchen.

Sehr häufig tritt bei Seeigelstacheln Querbruch ein; der verlorene Spitzenabschnitt wird dann oft regeneriert; auch an einem solchen Regenerat kann erneut Bruch und Regeneration ablaufen. Äußerlich lassen solche Stacheln nur wenig von den genannten Vorgängen erkennen, am Schliff aber sind die Bruchstellen als Strukturstörung immer nachweisbar. Basaler Stumpf und Regenerat verhalten sich stets wie ein Calcitindividuum, d. h. der neu ansetzende Kalk erfährt seine feinbauliche Orientierung durch den Stachelstumpf (W. J. Schmidt 1924a, Borig 1933).

Als sehr seltenes Vorkommen ist bei Seeigelstacheln Ausbildung eines Seitenastes bekannt. Borig (1933) hat das Wesen solcher Fälle bei *Eucidaris clavata* aufgeklärt: Ein

noch junger Stachel wurde geknickt, die Spitze löste sich aber nicht völlig vom Stumpf, sondern neigte sich nur zur Seite. Dann begann der Stumpf zu regenerieren, wobei die Spitze teilweise im Wege stand; der Versuch, sie durch Abbau zu beseitigen, gelang nur teilweise; vielmehr wurde die Spitze an ihrer Basis allmählich vom regenerierenden Stumpf umwachsen, während sie zugleich ihr eigenes Wachstum fortsetzte. All' dies ließ sich an einem Schliff durch den Stachel mit Seitenast ablesen: der Stumpf mit seinem Regenerat verhielt sich nämlich, wie stets, optisch einheitlich, der Seitenzweig aber erwies sich als selbständig und zwar im einzelnen so, wie es von einer Stachelspitze zu erwarten war.

Gelegentlich kommt es zur Bildung mikrokrystallinen Calcits, der sich z. B. als Rinde auf Seeigelstacheln<sup>1)</sup> (v. Ebner 1887, S. Becher 1914b, W. J. Schmidt 1930, Borig 1933), aber auch auf die Kalkkörper der Holothurie *Caudina chilensis* (Blaeß 1943) abgelagert; hier setzt sich die Rinde aus mikroskopischen oder submikroskopischen Kalkspatkryställchen zusammen, die mit der optischen Achse senkrecht zur Unterlage stehen. Mit dem Beginn der Rindenbildung findet das Wachstum des davon überzogenen Einkrystals natürlich sein Ende. Bei *Caudina* nimmt die deutlich geschichtete Rinde, in der Phosphor und Eisen nachgewiesen wurde, durch Einlagerung von Eisenverbindungen manchmal gelbe bis braune Farbe an; damit sinkt die Doppelbrechung, ja kann völlig schwinden. Offensichtlich wird der Gehalt der Rinde an kohlen-saurem Kalk mit fortschreitender Eisenablagerung allmählich vermindert. Ja, solche Umwandlung kann auch den von der Rinde umschlossenen Einkrystal allmählich erfassen, so daß auch dieser schließlich seine Doppelbrechung ganz verliert und außer seiner Form nichts mehr daran erinnert, daß hier einmal ein Biokrystal vorlag. Die Verkittung der zahlreichen Anlagen eines Seeigelzahn (s. o.) erfolgt nach meinen Beobachtungen in gewissen Fällen unter Verwendung mikrokrystallinen Kalkes.

---

<sup>1)</sup> Die Rinde der Seeigelstacheln scheint nach meinen Beobachtungen nicht durch einfache Auflagerung zustande zu kommen, sondern unter Mitwirkung von Resorptionsvorgängen.

Auch bei den Stachelhäutern besteht weithin regelmäßige Orientierung der optischen Achsen der Skeletteile zum Körperganzen. Sie verdankt ihr Entstehen (wie auch sonst, s. Seite 9) dem Umstande, daß die nach bestimmtem Typ (meist der Gitterplattenregel folgend) angelegten Skeletteile durch Wachstumsvorgänge ihre endgültige Lage und Gestalt erhalten. Als ein einfaches Beispiel solcher Art (Kirchner 1929) sei das Verhalten der Endklaue an den (der Centrodorsalplatte ansitzenden) Cirren (Ranken) der Seelilie *Antedon rosacea* betrachtet. Jede Ranke enthält eine Folge cylindrischer Kalkstücke, die bei der Larve aus übereinandergestapelten Gitterplatten entstehen, die auf beiden Flächen in Richtung der optischen Achse bevorzugt auswachsen; die optische Achse verläuft also längs in der Ranke. Auch die Endklaue hat solchen Ursprung; aber durch einseitiges Wachstum wird ihre optische Achse zunehmend gegen die Cirrenachse geneigt, bis sie zunächst senkrecht dazu steht, dann noch weiter, nach der Gegenseite, sinkt, und schließlich eine Gesamtdrehung von ungefähr  $140^{\circ}$  erfahren hat.

Bei den Seesternen (z. B. *Asterias rubens*) fand Schulz (1935) die jüngsten gitterplattenartigen Anlagen der paarigen Ambulacralplatten am Armende horizontal gelegen, so daß ihre optischen Achsen senkrecht zur Oralfläche des Tieres stehen, wie E. Merker (1916) das als allgemeine Gesetzmäßigkeit hinstellte und zu erklären (1921) versucht hatte. Mit fortschreitendem Alter aber richten sich die beiden Stücke eines Paares so gegeneinander auf, daß sie einen Giebel bilden; mit dieser Lageänderung der Platten ist natürlich eine solche ihrer optischen Achsen verbunden, die jetzt gegen die Mediane des Armes nach der Oralfläche hin zusammenneigen. Zu dieser Aufrichtung der Platten kommt noch ihre dachziegelartige Deckung, welche die optische Achse gegen das Mundfeld hin neigt.

Aus dem Vorstehenden erhellt, daß die Biokrystalle in gleicher Weise das Interesse des Biologen und des Krystallographen beanspruchen können. Eine tiefer gehende Darstellung der einschlägigen Fragen findet sich bei W. J. Schmidt 1930.

## Schrifttum

- E. Becher, 1924, Über den feineren Bau der Skelettsubstanz bei Echinoideen, insbesondere über statische Strukturen in derselben. Zool. Jahrb. (Physiol.) 41, 179—244.
- S. Becher, 1914 a, Über statische Strukturen und kristalloptische Eigentümlichkeiten des Echinodermenskeletts. Verh. deutsch. Zool. Ges. 24, 307—327.
- S. Becher, 1914 b, Über die Benutzung des Polarisationsmikroskopes zur morphologischen Analyse des Echinodermenskeletts. Zool. Jahrb. (Anat.) 38, 211—252.
- H. Blaess, 1943, Beiträge zur chemischen und optischen Kenntnis der Hartteile in der Holothurienhaut. Z. Morph. u. Okol. Tiere 40, 248—275.
- P. Borig, 1933, Über Wachstum und Regeneration der Stacheln einiger Seeigel. Z. Morph. u. Okol. Tiere, 27, 624—653.
- F. Deutler, 1926, Über das Wachstum des Seeigelskeletts. Zool. Jahrb. (Anat.) 48, 119—200.
- V. v. Ebner, 1887, Über den feineren Bau der Skelettheile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelete überhaupt. S. B. Akad. Wiss., Wien, math.-nat. Klasse I Abt. 95, 55—149.
- E. Haeckel, 1872, Die Kalkschwämme, eine Monographie. Berlin.
- W. Haidinger, 1841, Über einige neue Pseudomorphosen. IX. Kalkspath in den Echiniden. Abh. böhm. Ges. Wiss. Prag 14—16.
- J. F. C. Hessel, 1826, Einfluß des organischen Körpers auf den unorganischen, nachgewiesen an Encriniten, Pentacriniten und anderen Tierversteinerungen, Marburg.
- G. Kirchner, 1929a, Die Optik des Crinoidenskeletts. Zool. Jahrb. (Allg. Zool.) 46, 413—464.
- G. Kirchner, 1929 b, Über die Lage der optischen Achse in Skeletteilen von Seeigeln. Zool. Jahrb. (Anat.) 51, 299—312.
- H. Mann, 1935, Regenerationsversuche an Seesternen und Schlangensterne. Diss. Philos. Fak. Gießen 1—11.
- E. Merker, 1916, Studien am Skelet der Echinodermen. Zool. Jahrb. (Physiol.) 36, 25—108.
- E. Merker, 1921, Die Richtung der Molekeln im Kalkskelet der Stachelhäuter und ihre mutmaßliche Ursache. Biol. Zbl. 41, 110—118.
- E. Merker, 1927, Ernst Siegfried Becher, Zool. Jahrb. 43 (Physiol.) 431—538.
- W. Panning, 1928, Über das optische Verhalten der Kalkkörper der aspidochiroten Holothurien. Z. Zool. 135, 95—104.
- W. Panning, 1929, Zur Kristalloptik der Kalkkörper der aspidochiroten Holothurien. Mitt. Zool. Staatsinstitut u. Zool. Mus., Hamburg 44, 47—56.

- W. Panning, 1931, Über die Kristalloptik der Kalkkörper der Seewalzen. Zool. Jahrb. (Physiol.) 49, 205—230.
- W. Panning, 1933, Über die Natur der Kalkkörper der Seewalzen. Zool. Jahrb. 57 (Anat.) 116—138.
- M. Prenant, 1926 a, Notes histologiques sur la structure et la croissance des dents d'Oursin. Arch. Zool. expér. 65, 25—38.
- M. Prenant, 1926 b, L'Etude cytologique du calcaire III. Observations sur le déterminisme de la forme spiculaire chez les larves Pluteus d'Oursin. Bull. biol. France et Belg. 60, 522—560.
- J. Runnström, 1931, Zur Entwicklungsmechanik des Skelettmusters bei dem Seeigelkeim. Arch. Entwickl. mech. 124, 273—297.
- W. J. Schmidt, 1922, Die Skleriten der Octokoralle Briareum als Biokrystalle. Arch. Entw.-Mech. 51, 509—551.
- W. J. Schmidt, 1924 a, Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Lichte, Bonn.
- W. J. Schmidt, 1924 b, Über Regeneration bei Holothurienskalkkörpern (Euphronides). Z. Morph. u. Oekol. Tiere 2, 251—258.
- W. J. Schmidt, 1924 c, Entwicklungsmechanische Analyse abnormer Chiridota-Rädchen. Z. Morph. u. Oekol. Tiere, 2, 611—642.
- W. J. Schmidt, 1925, Über die Lage der optischen Achse in den Kalkkörpern der Holothurien und ihre Bedeutung für die vergleichende Morphologie. Zool. Jahrb. (Anat.) 47, 113—154.
- W. J. Schmidt, 1929a, Bestimmung der Lage der optischen Achse in Biokrystallen. Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmeth. Abt. V, Teil 2, Vol. 2, 1357—1400.
- W. J. Schmidt, 1929b, Röntgenographische Erforschung biologischer Feinstrukturen. „Natur u. Museum“ 59, 539—544.
- W. J. Schmidt, 1930, Die Skeletstücke der Stachelhäuter als Biokrystalle. Zool. Jahrb. (Physiol.) 47, 357—510.
- W. J. Schmidt, 1931, Über den Biokristallcharakter der Skeletstücke bei den Stachelhäutern. „Forsch. u. Fortschr.“ 7, 25—26.
- W. J. Schmidt, 1932, Einige Bemerkungen zu A. Pannings Arbeit „Über die Kristalloptik der Kalkkörper der Seewalzen“. Zool. Jahrb. (Physiol.) 50, 597—611.
- A. Schulz, 1935, Optik der Skeletstücke der Seesterne und das Verhalten ihres Peristoms, nebst Bemerkungen über Optik der Skeletstücke des Ophiuridenarmes. Zool. Jahrb. (Anat.) 60, 107—132.
- A. W. Stelzner, 1864, Ein Beitrag zur Kenntnis des Versteinerungszustandes der Crinoidenreste. N. Jahrb. Mineral. 565—579.
- H. Wilhelmi, 1920, Zur Analyse der Entwicklungskorrelationen bei der Skelettbildung der fußlosen Holothurien. Zool. Jahrb. (Allg. Zool. 37, 493—548.