

Werner Nachtigall

Der Pneu-Begriff in der Botanik des 19. und beginnenden 20. Jahrhunderts.

Eine wissenschaftsgeschichtliche Analyse des hydraulischen
Formhaltungs- und Formbildungskonzepts.*

Einleitendes

Als »Pneu« bezeichnen Techniker und Architekten ein System, bestehend aus einer biegeunsteifen Membran, die eine Füllung umschließt und durch deren Druck gespannt wird. Der Kinder-Luftballon ist der klassische Pneu, und hier ist auch die Wortschöpfung eingängig: die Ballonmembran wird durch den Innendruck der Luftfüllung, der größer ist als der Außendruck, »pneumatisch« gespannt. Man kann eine Ballonhülle aber auch mit Wasser füllen - und bezeichnet sie dann ebenfalls als Pneu, obwohl der Begriff »hydraulisches System« besser passen würde - oder Erbsen hineinstopfen: In allen Fällen ist die Definition erfüllt. Es kommt nicht darauf an, *welcher Art* die Füllung (1) oder die Hülle (2) ist und *wie* der Innendruck (3) generiert wird, sondern nur darauf, *daß* diese drei Parameter gegeben sind.

Pneus besitzen erstaunliche Festigkeitseigenschaften, können bei Druckänderungen je nach den lokalen Membraneigenschaften kugelförmig oder unregelmäßig größer oder kleiner werden (»wachsen«, »schrumpfen«), durch äußere oder innere Verspannungen sehr unterschiedliche, aber immer als typisch »pneumatisch« erkennbare Formen annehmen sowie ineinandergeschachtelt sein oder zu größeren Verbänden verkoppelt werden. Es ist unbestritten, daß auch biologische Zellen der Definition des »Pneu« entsprechen, auch Gewebeverbände, die unter dem Innendruck einer Füllung stehen (Harnblase, Drüsen, Würmer zur Gänze oder zu Teilen etc.) und vielerlei biologische Komplexe, denen man das beim ersten Hinsehen gar nicht zutraut: Das sich entwickelnde Auge, der sich entwickelnde Schädel ist ein Pneu; der letztere wird nach einem Hinweis von Helmcke (1976) durch den Druck der Augenblase mitbestimmt (!). Es ist das Verdienst der Väter des Pneu-Konzepts - des

* Teil einer umfassenden wissenschaftshistorischen Arbeit zur Pflanzenbiomechanik, die während meines Aufenthalts am Wissenschaftskolleg, Jan.-März 1986, geschrieben worden ist.

Stuttgarter Architekten Frei Otto (1976, 1978, 1985) und seiner Schule (Zusammenfassung: Burkhardt [ed.] [1976]), die Bedeutung des Pneus als wirklich allumfassendes Formhaltungs- und Formbildungsprinzip im biologischen Bereich herausgearbeitet zu haben. Zoologen wie Botaniker haben diesem ihrem Bauprinzip vorher nicht den richtigen globalen Stellenwert gegeben.

Freilich wird dabei behauptet, die Biologen würden die Form ihrer Objekte nur als »erstens genetisch kodiert und zweitens durch Umwelteinflüsse geprägt« betrachten und hätten »die dritte große Kraft, die die Form wachsender Lebewesen bestimmt« (gemeint ist das »pneumatische Bauprinzip«) nicht erkannt; sie würden zwar eine Reihe solcher Formen sehr gut kennen, »ohne daß ihnen der Begriff Pneu ... bewußt gewesen wäre« (Otto [1978] [p. 127]).

Dies ist nun eine kritische Formulierung und impliziert den Anspruch der Architekten, das Pneu-Konzept den Biologen erst bewußt und bekannt gemacht zu haben. Biologen kannten im 19. Jahrhundert schon sehr gut die Zellwand, auch in ihren physikalischen Eigenschaften, den wässrigen Zellinhalt, die Tatsache eines Innendrucks. Aber haben sie wirklich diese drei (und weitere) Elemente als zu einem funktionalen Ganzen zusammengehörig erkannt und in seiner Vielseitigkeit herausgearbeitet? Dann und nur dann wäre ihnen der »Begriff >Pneu< ... bewußt gewesen«, und sie hätten das Bauprinzip der Natur erkannt und in seiner vielseitigen Relevanz nachgewiesen, auch wenn sie es selbstredend nicht mit diesem modernen, erst in der Nachkriegszeit geprägten kurzgefaßten Terminus belegt haben. Wenn nicht, dann hätten die heutigen Architekten tatsächlich »das« Bauprinzip des Lebens entdeckt.

Insofern ist die Beantwortung der Frage nicht rein akademisch. Sie rührt vielmehr am Grundverständnis für die Formen der Natur und ist auch von besonderem wissenschaftshistorischem Interesse.

Ich will zeigen, daß bereits den Biologen des 19. Jahrhunderts das »Pneu-Konzept« in ausnahmslos allen seinen Aspekten bekannt und bewußt war, so selbstverständlich bewußt, daß sie es des weiteren nicht für nötig befanden, dies immer wieder zu betonen. Ich beschränke mich dabei auf die Pflanzenzelle. (Bei zoologischen Objekten ergäbe sich eine ähnliche, wegen der größeren Vielfalt noch detailliertere Beweisführung; zur Begriffsklarstellung s. Gutmann [1972]; vergl. Nachtigall [1976].) Ich betrachte hier lediglich den »Pneu« in seiner einfachsten Form. Eine Reihe von Varianten, zusammengestellt im Abschnitt 2, können hier aus Platzgründen nicht näher betrachtet werden. Abschließend diskutiere ich die Allgemeingültigkeit des Pneu-Prinzips und seinen Bekanntheitsgrad bei den Biologen und zeige auf, daß von den die Biologie betreffenden Pneu-Ansätzen der Stuttgarter Gruppe auch dann noch Wesentliches bleibt, wenn man wissenschaftsgeschichtlich nicht belegbare Ansprüche abzieht.

1. Der Pneubegriff

1.1 Bestandteile

Pneu = *Innenmedium* (1) + *Außenmembran* (2) unter (z. B.) *Innendruck* (3): so etwa haben Techniker, Architekten und Biologen unter Mitwirkung des Verfassers bei einem denkwürdigen Pneu-Symposium im Stuttgarter Institut für leichte Flächentragwerke 1973 ihre Definition getroffen. Ist das in der Biologie so neu?

Bereits Haberlandt schreibt in seinem berühmt gewordenen Lehrbuch »Physiologische Pflanzenanatomie« (Erstauflage 1884, zit. 4. Aufl. 1909): »Schon bei einer mikroskopischen Kleinheit der Pflanzen ... ist wenigstens ein das *Plasma* (1) umhüllender *Zelluloseschlauch* (2) notwendig, um bestimmte Formen zu ermöglichen und zu erhalten.« Und, über Versteifungseinrichtungen an anderer Stelle: »... indem sie ... die äußere Form der Pflanze gegenüber der deformierenden Wirkung ihres eigenen *Turgors* (3) sichern« (p. 43). Voilà: der gesamte Pneu, nur heißt er bei Haberlandt nicht so. Einen hübschen derartigen Pneu, eine epidermale Wasserblase des Stengels von *Mesembryanthemum crystallinum*, bildet er ab (*Abb. 1*; Numerierung durch Verf.). Erst vor einem Jahrzehnt gelangen genau an diesem Objekt direkte Turgor-Druckmessungen: Steudle, Lüttge und Zimmermann [1975].

Es kommt nicht auf die Art der drei Parameter an, sondern nur darauf, daß alle drei vorhanden sind; nur zusammen fungieren sie als Pneu. Wie der Innendruck generiert wird und welcher Art die Füllung ist, das ist an

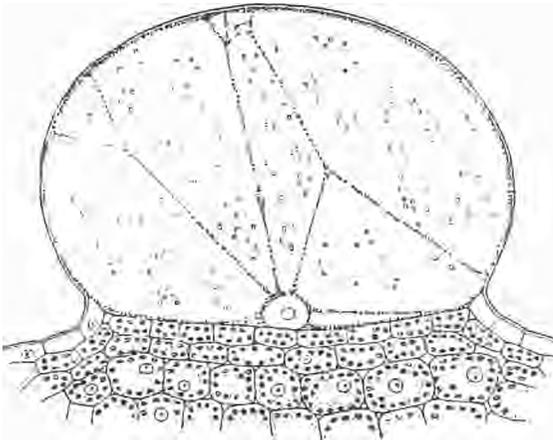


Abb. 1 Epidermale Wasserblase des Stengels von *Mesembryanthemum crystallinum*; Längsschnittansicht. Aus Haberlandt (1904), Fig. 28, p. 108.

sich gleichgültig. Er/sie muß nur vorhanden sein. Auch dafür gibt es frühe Beispiele aus der Botanik.

Der Begriff »Turgescenz« wird nämlich gelegentlich sogar synonym zu dem Ausdruck »Steifigkeit« gebraucht. So beschreibt Haberlandt (1909, p.191) die seltsamen, sich ausstülpenden »Schleimhaare« von Lythraceen, erklärt, daß »die Triebkraft, welche zur Ausstülpung des Fadens notwendig ist ... durch Quellung einer im Lumen der Zelle vorhandenen Substanz gewonnen« wird (also *nicht* durch Turgor, d. h. hydrostatischen Überdruck) und konstatiert, »daß dies sogar eine gewisse Turgescenz des Haares zu bewirken vermag«. Wieder ist dies ein Pneu: Außenmembran über Füllung unter Innendruck. Nur wird diesmal der Innendruck durch einen anderen als den sonst üblichen Mechanismus erzeugt.

1.2 Steifheitsgrad

Ob ein Pneu steifer oder schlaffer ist, hängt von zwei Dingen ab: dem Innendruck, sowie der Größe und Steifheit der Membran. Ein Pneu wird (bei gegebenem Außendruck) schlaffer durch Verminderung des Innendrucks und/oder der Membranoberfläche (wichtig für Zellen: Wachstum!) und Membransteifigkeit. Für Pflanzenzellen schreibt Sachs (1879, p. 563): »Das Gesamtergebnis des Zusammenwirkens des verschiedenen Wachstums der Zellwände, ihrer Dehnbarkeit, Elasticität und des Turgors ist ein bestimmter Grad von Steifheit oder Schlaffheit des ganzen Organs, durch deren Messung man also einen Ausdruck für die Gesamtspannung des Organs in einem gegebenen Zeitpunkt gewinnt. Die Gesamtspannung wird z. B. vermindert, das Organ also schlaffer und biegsamer werden, wenn durch Wasserverlust der Turgor sinkt, oder wenn die Elasticität der gedehnten Zellwände sich verkleinert, oder wenn diese dehnbare werden oder wenn die Ungleichheit des Wachstums verschiedener Gewebeschichten sich mindert.«

Klar ist auch, daß das Volumen bei gegebenem Innendruck (oder der nötige Innendruck für ein einzustellendes Volumen) von den Steifigkeitseigenschaften der Membran abhängt: »Die Volumenänderungen der Organe ... sind durch die Elastizität der Membranen bestimmt« (Stffelt [1929], p. 288).

Bei der Beschreibung des Bewegungsgewebes an den Filamenten von *Centaurea* vermerkt Haberlandt (1909, p. 511): »Die ziemlich starke Verdickung der Längswände des Bewegungsgewebes erfordert behufs ihrer elastischen Dehnung natürlich einen höheren osmotischen Kraftaufwand, einen stärkeren Turgor, als wenn die zu dehrenden Wandungen zart wären.« Im Falle einer »bedeutenden Elastizität« - wir würden heute sagen: geringen Steifigkeit - kann sich die Membran bei gegebenem

Innendruck auch weiter ausbeulen, und damit kann die Zelle ein größeres Wasservolumen speichern. Solche Pflanzen welken weniger schnell: »Die Zellmembranen der Sonnenblume besitzen ... eine bedeutende Elastizität, diejenigen von Impatiens eine sehr geringe. Mit anderen Worten, die Zellmembranen der Sonnenblume sind gespannt und gedehnt, die von Impatiens jedoch gespannt, aber nicht gedehnt.« Die Sonnenblumenblätter können »dank der Elastizität der Zellmembranen große Wasserquantitäten verlieren ohne zu welken«, die Impatiens-Blätter dagegen »welken bei geringstem Wasserverlust« (Krasnosselsky-Maximow [1925], p. 533). Heute wird allgemein so formuliert: »Die Elastizität wird an den reversiblen Volumenschwankungen erkenntlich, die durch Wechsel des Turgordrucks hervorgerufen werden« (Esau [1969]).

1.3 Formveränderung, Wachstum und Krümmung

Wenn die Membran ungleiche Steifigkeit aufweist, wird sich der Pneu unter Innendruck - infolge ungleichförmiger Membranspannungen - zu einem nicht-kugelförmigen Gebilde ausdehnen. Sachs (1870, p. 559) charakterisiert die Verhältnisse »an der einzelnen, im Wachstum befindlichen Zelle« so: »Ist Dehnbarkeit oder Elasticität der äusseren Schicht ... nach irgendeiner Richtung vorwiegend, so wird auch die Spannung nach verschiedenen Richtungen hin verschieden gross sein.« Ist die submikroskopische Morphologie entsprechend unterschiedlich, bei einer langgestreckten Zelle etwa so, daß sie apikal dehnbar, peripher versteift ist, so wird sie unter Turgorerhöhung apikal sich ausbeulen, Voraussetzung für ein Längenwachstum. Dazu Sachs (p. 560): »Verlängert sich eine Zelle durch Scheitelwachstum zu einem Schlauch ... so hat die Haut am Scheitel und hinter diesem oft keine oder nur sehr geringe Schichten-spannung, diese steigert sich aber weiter rückwärts ...« Die Formänderung der wachsenden Zelle wird im wesentlichen vom Turgordruck, bei Zellen im Verband von lokalen äußeren Gegendrücken und in jedem Fall von den lokalen Membranspannungen abhängen.

Diese drei Parameter erkennt, formuliert und kombiniert Sachs (1870, p. 561/70) bereits ganz klar:

Turgordruck und entgegengesetzt gleicher Membrandruck: »Der Turgor ist der hydrostatische Druck des Zellsaftes auf die Zellwand oder, was dasselbe bedeutet, der Druck der elastischen Zellwand auf den gesammten Zellsaft ...; hervorgerufen wird der Turgor dadurch, daß die im Zellsaft gelösten Stoffe endosmotisch einwirken; indem sich das Wasser durch die endosmotische Anziehung im Zellraum anhäuft, drückt es von innen her auf die Zellhaut, diese wird gespannt und drückt vermöge ihrer Elasticität auf das in der Zelle enthaltene Wasser.«

Äußerer Gegendruck: »Wird eine turgeszierende Zelle von aussen her in einer Richtung zusammengedrückt, so behält das Wasser sein Volumen, es weicht aber dem einseitigen Drucke aus und überträgt ihn in allen Richtungen auf die Zellwand; die Zelle ändert, wenn möglich, ihre Form und dehnt sich in allen Richtungen, ausser in der des äusseren Druckes aus.... Auch leuchtet ein, dass, um eine bestimmte Formänderung der Zelle zu bewirken, ein um so grösserer Druck von aussen nöthig ist, je grösser der Turgor schon war; ist die Zellwand durch das endosmotisch aufgenommene Wasser des Zellsaftes zwar schon gespannt, aber noch weit von der Grenze ihrer Elasticität und Festigkeit entfernt, so wird ein äusserer Druck um so leichter eine bestimmte Formänderung bewirken, je dehnbarer sie ist.« Und: »Da das die Zellen erfüllende Wasser für die hier in Betracht kommenden Kräfte weder merklich compressibel noch dehnbar ist, so kann die Gewebespannung nur Formveränderungen an den Zellen bewirken.«

Lokale Membranspannung und Zusammenwirken aller drei Parameter: Es »werden die Formveränderungen der ganzen Zelle ausserdem davon abhängen, ob die Wandung nach allen Richtungen hin gleiche oder verschiedene Dehnbarkeit und Elasticität besitzt, und insofern von den dadurch bewirkten inneren Spannungen auch das Wachstum beeinflusst wird, kann der Turgor für sich allein oder in Verbindung mit äusserem Druck auf die Art des Zellhautwachstums, die Gesamtform der Zelle, und auf die sich dabei bildenden Schichtenspannungen einwirken.«

Unsymmetrische Formänderungen bedeuten Krümmung. Sachs (p. 563) drückt das so aus: »Erfolgt eine derartige Aenderung« (als Beispiel meint er eine Turgorminderung) »einseitig an einem Organ, so wird nicht bloss die Gesamtspannung vermindert, sondern auch eine entsprechende Krümmung hervorgebracht«. Umgekehrt kann man aus der Beobachtung einer Änderung des Steifheitsgrads, der Länge, des Durchmessers oder einer Krümmung eines Pneus nicht schließen, welcher der genannten Parameter sich verändert hat: die Verhältnisse sind nicht umkehrbar eindeutig. Sachs (p. 563): »Beobachtet man nun umgekehrt eine Krümmung, Verkürzung, Verlängerung oder Aenderung der Steifheit eines Organs, so kann diess auf sehr verschiedenen mechanischen Veränderungen beruhen, ganz verschiedene Aenderungen können ähnliche Effecte erzeugen ...«

2. Besondere Pneufornen

Es gibt für alle technischen Pneu-Formen Analoga aus der Natur. Aus Platzgründen können sie an dieser Stelle nur (mit ihren Hauptbearbeitern) angeführt, nicht näher beschrieben werden.

2.1 *Verspannte Pneus* (Haberlandt [1909]).

2.2 *Wachsende Pneus* (Sachs [1868, 1874], Scholz [1887], Schellenberg [1896]).

2.3 *Verhärtende Pneus* (Sachs [1873], Schellenberg [1886], Sonntag [1892]).

2.4 *Bewegungspneus* (Dutrochet [1837], Sachs [1870], Güntz [1873], Schwendener [1874], Duval Jouve [1875], Kraus [1881], Tschirch [1882], Haberlandt [1906], Steinbrinck [1908], Herrmann [1909/1910], Linsbauer [1917], Bachmann [1922], Oberbeck [1923/24, 1925], Stafelt [1929], Mägdefrau [pers. Mitteilung]).

3. Die Allgemeingültigkeit des Pneuprinzips und sein »Bekanntheitsgrad«

3.1 Der Pneu als allgemeingültiges botanisches Formprinzip

Wie im Abschnitt 1 wohl genügend dargelegt worden und bei der im Abschnitt 2 zitierten Literatur nachzulesen ist, war bereits den frühen Untersuchern die Bedeutung des Turgor als allüberall wirkendes Versteifungsprinzip vollständig bekannt, und die damals getroffenen Formulierungen entsprechen in allen Punkten der heutigen Definition des »Pneu« (z. B. Otto [1978]). Auch der Anteil der pneumatischen Mechanismen an der Gesamtsteifigkeit wird schon früh meßtechnisch untersucht, so von Schwendener (1874) und Rasdorsky (1929). In funktionell-anatomischen Arbeiten wird allgemein der pneumatische Anteil an der Versteifung mit beachtet. So kennzeichnet Beyse vor mehr als 100 Jahren (1881) drei von ihm untersuchte *Impatiens*-Arten: »Das mechanische Gerüst ist etwas schwach und wird durch das sehr wasserhaltige und stark turgescente Grundgewebe verstärkt«. Und weiter ganz eindeutig: »Die Festigkeit erlangen die Parenchymzellen durch den Turgor.« Güntz (1886) weist darauf hin, daß auch »dünnwandige Zellen zur Erhaltung der Eigengestalt der Pflanze und ihrer Organe wirksam sein (können), vorausgesetzt, daß sie den nöthigen Turgescenzgrad besitzen«.

Daß die mechanischen Systeme, im wesentlichen also die Baststränge und -beläge, aufgrund der hydraulischen Eigenschaften des Rinden- und Markparenchyms auf Abstand gehalten werden (»Querverspannungen«) wird bereits von Schwendener (1874) klar formuliert: »Diese Gewebe stellen alsdann nicht bloss die erforderlichen ... Querverbindungen her, sondern sie dienen auch zur Aussteifung des Systems und verhüten dadurch ein zu frühes Einknicken ...« Diese Formulierung entspricht der heutigen Kennzeichnung von Steifigkeit bei Pneus oder Pneu-Ver-

bänden. Ganz klar wird auch die funktionelle Identität zwischen solider und pneumatischer Versteifung erkannt: »... daß etwa die Zellfäden die Straffheit der Parenchym-Platten in ähnlicher Weise erhöhen wie etwa eine Steigerung der Turgescenz in den Parenchymzellen selbst«.

Ähnlich funktionell wird »Filzgewebe« gewisser Scirpusarten gesehen. Aus der häufigen Querkontraktion einer solchen filzartigen Verspannzelle »welche ganz die Form einer über der Flamme ausgezogenen Glasröhre zeigt«, wird auf Zugbeanspruchung geschlossen (»... sie verhalten sich also wie ein Netzwerk gespannter Schnüre«); dies wird auch den Sternzellen - Stemparenchym, Aerenchym im Mark gewisser Juncusarten - zugeschrieben, was allerdings fraglich erscheint.

Bezüglich der »Schwankungen der Biegefestigkeit, welche mit der Ab- und Zunahme der Turgescenz in den parenchymatischen Geweben zusammenhängen«, wird bereits seit Schwendener's Zeiten auf die gängigen Lehrbücher verwiesen, z.B. auf Sachs (1868), ein Zeichen dafür, daß derartige Aspekte damals schon zum selbstverständlichen Basiswissen gezählt werden.

3.2 Frühe modellmäßige Abstraktion des pneumatischen Formprinzips

Auch über angemessene technisch-modellmäßige Abstraktionen ist man sich schon vor 100 Jahren klar. Rasdorsky spricht 1929 in einem historischen Rückblick von «... den jungen, stark turgeszente Pflanzenorganen, für deren Beschreibung man, wie bereits Schwendener (1874) vermutet, ein besonderes Modell« braucht und denkt an eine Röhre aus elastischem Material, die, mit Wasser oder Luft gefüllt, unter Innendruck gesetzt wird. Detlefsen (1884) nennt den Turgor einen »mehr oder minder großen hydrostatischen Druck«. Das somit bereits vor mehr als hundert Jahren solchermaßen klar formulierte Pneu-Prinzip wird in der Folgezeit dann als »selbstverständlich« in der Literatur kaum mehr besonders herausgestellt.

Als wie selbstverständlich diese Vorstellungen empfunden worden sind, formuliert etwa Schwendener (1874, p. 101-103) in einem Abschnitt über »Steigerung der Biegefestigkeit durch Gewebespannung« so: »Daß die Steifigkeit der Organe durch Gewebespannung erhöht wird, leuchtet im allgemeinen ohne weiteres ein, denn jede mit comprimierter Luft gefüllte Kautschukröhre, jeder mit Wasser gefüllte, unter starkem Druck stehende Schlauch einer Feuerspritze liefert Belege hierfür« (p. 101/102). Es folgt eine physikalische Berechnung zur Tragkraft eines hohlzylindrischen, einseitig horizontal eingespannten und am freien Ende belasteten Trägers, der unter Überdruck gesetzt wird (*Abb. 2*), und dann Übertragung der Überlegung auf eine Baströhre.

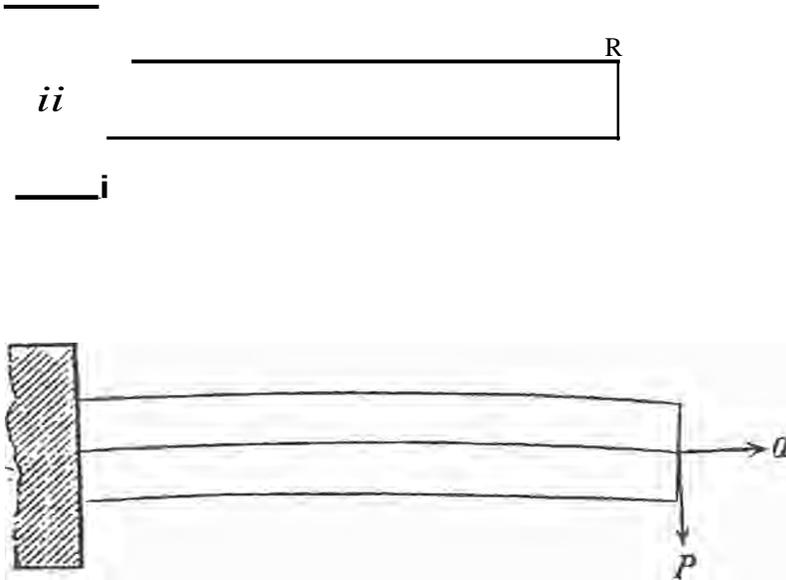


Abb. 2 Skizzen zur Verdeutlichung des Effekts der pneumatischen Versteifung. Aus Schwendener (1874), Fig. 12 und 13, p. 102.

Bei gegebenem Außenradius, Innenradius und Innendruck berechnet Schwendener (1874, p. 104) als »Achsenkraft« die Druckkraft auf die kreisförmige Endfläche und damit die Zugspannung in der Wand. (Der Innendruck auf die zylinderförmige Röhrenwand sei »durch Metallringe oder sonst irgendwie eliminiert«, wie es ja durch den Gegendruck von Nachbarzellen im biologischen Fall anzunehmen ist.) Der somit longitudinal vorgespannte horizontale »Balken« kann je nach seinen Kenngrößen eine kleinere oder größere endständig angehängte Last tragen als der nicht vorgespannte. Schwendener (1874, p. 105) berechnet für den günstigsten Fall eine 1,4 mal größere und schließt aus den geometrischen Verhältnissen, »... daß die Längsspannung der Gewebe für die schwächeren und dehnbareren Internodien oder Theile von Organen eine viel grössere Bedeutung hat als für die verholzten älteren Theile, und ebenso für langgestreckte dehnbare Organe eine grössere als für kurze«.

Entsprechende Notizen finden sich auch bereits in der ersten Auflage des Lehrbuchs der Botanik von Sachs (1868, p. 743). Rasdorsky (1928, p. 74) schreibt zum Problem des Innendrucks, von ihm »Eigenspannung« genannt: »Sind die Eigenspannungen sehr bedeutend, wie bei jungen, stark turgescierenden Pflanzenorganen, so haben wir mit Verhältnissen zu tun, in denen man ein besonderes physikalisches Modell für Pflanzen-

konstruktionen braucht, wie z. B. eine unter starkem inneren Luft- bzw. Wasserdruck befindliche Kautschukröhre ...«. (Daß auch noch nicht mit einer sekundären Zellwand belegte Pflanzenzellen ein mikrotubuläres Zytoskelett besitzen, Voraussetzung für eine pneumatische Formwahrung und Gestaltgebung der wachsenden Zelle, wissen wir allerdings erst seit 23 Jahren (Zusammenfassung: Lloyd [1982]): »Since the orientation of the cellulose microfibrils controls the shape of the cell and since the shape in turn influences tissue morphology it becomes apparent that microtubules are the prime cellular agents regulating morphogenesis« (Hepler [1983]).

Auch der Anschluß zur Technik fehlt nicht. Rasdorsky (1928) weist auf theoretisch-technische Erwägungen von Perry (1908, p. 473-475) hin, »die an die Betrachtung der pneumatischen Radreifen anschließen und die Möglichkeit des Konstruierens der pneumatischen Säulen besprechen«.

Unsere moderne Formulierung des »Pneus« ist also weder inhaltlich noch sprachlich im Prinzip neuartig. Daß sie nicht früher explizit als allumfassendes Bauprinzip apostrophiert worden ist, liegt einfach daran, daß ihre übergreifende Bedeutung als selbstverständlich empfunden worden ist. (*Jede* turgeszente Pflanze welkt bei Turgorabfall). Man kann deshalb nicht den Biologen auf der einen Seite zuerkennen, sie würden eine Reihe biologischer Pneus sehr gut kennen, auf der anderen Seite einengend sagen: »... ohne daß ihnen der Begriff »Pneu« bzw. das gemeinsame Konstruktionsprinzip bewußt gewesen wäre« (Otto [1977, p. 127]). »Bewußt«, d. h. in seiner allgemeinen funktionellen Bedeutung geläufig, war dies bereits den Biologen des 19. Jahrhunderts.

3.3 Zitierungsfragen

Beachtenswert ist also, in wie frühen Ansätzen nicht nur den speziellen starren Festigungsgeweben »Skelettcharakter« zugeschrieben wird, sondern auch den hydraulischen. Die moderne Diskussion um die Bedeutung des Innendruckes mit ihrem so neuartig erscheinenden Konzept »Der Pneu - Bauprinzip des Lebens« (Otto [1978]) greift tatsächlich - freilich in einer mutvollen Gesamtschau - nur klassische Vorstellungen wieder auf: Schon in der Mitte des 19. Jahrhunderts wird die Bedeutung des Turgor als allüberall wirkendes Versteifungsprinzip bei Pflanzen voll erkannt. So bestimmt sich nach Sachs (1868) die Steifheit und Schlaffheit eines pflanzlichen Organs als »das Gesamterhalt des Zusammenwirkens des verschiedenen Wachstums der Zellwände, ihrer Dehnbarkeit, Elastizität und des Turgor«. Diese Formulierung entspricht - mit anderen Worten, inhaltlich aber nahezu identisch - der modernen Definition des

Pneu als einer von einer biegeunsteifen Membran eingeschlossenen, unter (z. B.) Innendruck stehenden Füllung. In einer modernen Literaturstelle (Esau [1969, p. 119]) heißt es denn auch bei der Erläuterung von Spaltöffnungen der Poaceae und Cyperaceae schlicht: »Erhöht sich der Turgor, so blähen sich die dünnwandigen Zellenden auf.« Es steht nicht explizit da, daß die Schließzelle ein zentral verstärkter Pneu ist (warum auch?), aber die Pneufunktion ist zwingend impliziert. (U. Lüttge, Darmstadt, dem wesentliche neue Ergebnisse zur Direktmessung des Turgordrucks und der Membranelastizität zu danken sind, schrieb mir [1986]: »Den Begriff des Pneu habe ich in der Botanik nie verwendet ... Der Grund ist einfach der ..., daß dies alles selbstverständlich erscheint. Bestimmt gebrauche ich mehrmals im Jahr den Vergleich mit dem aufgepumpten Fußball oder dem Fahrradreifen, um meinen Hörern das Prinzip zu verdeutlichen.«)

Man kann also aus der Tatsache, daß Biologen oft über Formbildung sprechen, ohne gleich auch stets die Innendruck-Membran-Verhältnisse anzuführen, nicht schließen, daß ihnen deren Bedeutung nicht geläufig wäre. Modellversuche (Seifenblasen, zusammengedrückter Bleischrot) lassen die Botaniker die Bedeutung rein physikalischer Aspekte bei der Ausbildung der Formen von Parenchymzellen erkennen: »Diese Beobachtungen deuten darauf hin, daß sowohl Druck wie Oberflächenspannung auf die Formbildung der Zellen Einfluß haben« (Esau [1969, p. 140]). Wenn die gleiche Autorin die Bildung und Ausformung einer Drüsenschuppe bei *Ligustrum* beschreibt und abbildet (Abb. 3) und dabei lediglich vermerkt »Ein Trichom wird als Vorwölbung einer Epidermiszelle angelegt. Durch weitere Streckung entstehen einzellige Haare ...« ohne dabei näher auszuführen, daß es natürlich das Zusammenwirken des Innendrucks und der (unterschiedlich biegesteifen) »Membran« ist, das diese Vorwölbung und Streckung initiiert, darf man ihr daraus nicht den Vorwurf machen, sie hätte den Pneu-Charakter der Zelle als Formbildungs- und Formveränderungsprinzip nicht erkannt. Es besteht eben kein Grund, dieses Prinzip immer und immer wieder anzuführen,

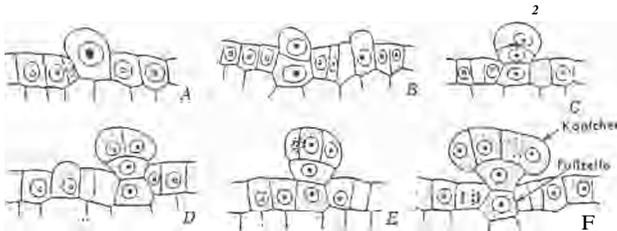


Abb. 3 Entwicklung einer Drüsenschuppe von *Ligustrum*. Aus Esau (1969), Fig. 41, p. 126.

es sei denn bei sehr auffallenden Sonderfällen, so den eben erwähnten Spaltöffnungs-Schließzellen, bei denen die Autorin von einer Aufblähung der Zellenden spricht (p. 119): Hier ist das Prinzip des seine Form verändernden Pneu ohne Namensnennung ganz klar formuliert.

3.4 Effekte von Präparationsartefakten

Heute wird gerne gesagt, daß die pneumatischen Verhältnisse in ihrer ganzen »Prallheit« gar nicht erkannt werden konnten, weil sich die Biologen immer nach - notwendigerweise geschrumpften - mikroskopischen Schnitten orientiert hätten. Es ist aber schon vor mehr als 100 Jahren bekannt gewesen, daß mikroskopische Schnitte wegen Druckausgleichs beim Schneiden oder als Fixationsartefakte das »pralle lebende Gewebe« verfälschend wiedergeben. Auf eine Notiz von Schwendener (1882) »daß die bekannte Faltung der tangentialen Wände der Endodermis am lebenden Organ meist gar nicht vorhanden sei, sondern erst durch die Spannungsänderung während der Präparation entstehe« antwortet Detlefsen (1884, p. 161, 162) unter Hinweis auf eine frühere Arbeit (1881), daß »an Querschnitten von Organen mit bedeutender Gewebespannung durch Verminderung der Längsspannungen und die dadurch hervorgerufene Änderung der radial und tangential gerichteten Querspannungen mehr oder minder bedeutende Formänderungen eintreten, so daß also das mikroskopische Bild des Querschnittes nicht genau der Konfiguration der Zellwände im unverletzten Organ entspricht ...«.

Schrumpfungen geschehen im übrigen auch beim Welken, und auch hier spielen Veränderungen des »Turgordrucks« eine Rolle (Pringsheim [1906]).

3.5 Der Pneu als allumfassendes biologisches Formbildungsprinzip

Es ist zweifellos richtig, wenn Otto (1978) schreibt, daß nach Annahme der Biologen die Form eines biologischen Objekts »erstens genetisch kodiert und zweitens durch Umwelteinflüsse geprägt« ist. Doch unterstützt die Forschungsgeschichte nicht die weitere Aussage »Die dritte große Kraft jedoch, die die Form wachsender Lebewesen bestimmt, konnten sie nicht erkennen:... das pneumatische Bauprinzip ist ein technisches Problem«. Ob technisch oder nicht: als formendes Prinzip war der Pneu schon im 19. Jahrhundert allgemein akzeptiert, und heute »... ist es uns einfach selbstverständlich und vom Konzept und der Erfassung seiner allgemeinen Bedeutung her nichts besonders Problematisches mehr« (Lüttge, pers. Mitteilung).

Diese Tatsache schmälert nicht die Leistung der Gruppe um Frei Otto, die das »Bauprinzip Pneu« bei immer wieder neuen biologischen Gebilden bewiesen oder doch wahrscheinlich gemacht hat. Eine Renaissance des Pneu-Gedankens (unter erstmaliger konsequenter Verwendung des suggestiven Schlagworts »Pneu«) ausgelöst und wahrscheinlich gemacht zu haben, daß »der Pneu« nicht nur ein wesentliches, sondern wohl das einzige allumfassende Bau- und Formbildungsprinzip der Natur ist, war besonders bedeutsam. Die Sätze »Das Montageprinzip Pneu (ist) das einzige in der Biologie« und »Nicht jedes biologische System ist ein Pneu, sondern jedes System entsteht als Pneu« (Otto [1978]) sind zwar prinzipiell nicht beweisbar, doch schrumpft die Zahl der Formen, die man zumindest bei der Entstehung für nicht-pneumatisch halten muß, bei näherer Betrachtung mehr und mehr.

Wo das Konzept übertrieben formuliert und angewandt wurde, hat es doch zum Widerspruch gereizt und damit die Forschung weitergebracht: er bewährt sich auch als heuristisches Prinzip.

Literaturverzeichnis

- Bachmann, F. (1922): Studien über Dickenänderungen von Laubblättern. Jb. Wiss. Bot. 61, 372.
- Beyse, G. (1881): Untersuchungen über den anatomischen Bau und das mechanische Princip im Aufbau einiger Arten der Gattung *Impatiens*. Nova Acta d. Ksl. Leop.-Carol.-Deutsch. Akad. d. Naturforscher 43 (Nr. 2), 183-243.
- Brücke, E. (1848): Über die Bewegungen der *Mimosa pudica*. Arch. Anat. u. Physiol. Zit. Haberlandt (1906).
- Burkhardt, B. (Hrsg.) (1976): Pneus in Natur und Technik. IL 9 (Mitt. d. Inst. f. leichte Flächentragwerke [IL], Univ. Stuttgart).
- Detlefsen, E. (1881): Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachstums verholzter Achsen und Wurzeln. Arb. Bot. Inst. Würzb. 2.
- Detlefsen, E. (1884): Über die Biegeelasticität der Pflanzen. Arb. Bot. Inst. Würzburg 3, 144-187 und 408-425.
- Dutrochet, H. (1873): Mémoires pour servir à l'histoire, anatomique et physiologique des végétaux. Paris.
- Duval-Jouve (1875): Etudes histotaxiques des feuilles de graminées. Ann. des Sciences Naturelles 6 (sér 1), 294-371.
- Esau, K. (1969): Pflanzenanatomie. Fischer, Stuttgart.
- Güntz, H. E. M. (1886): Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter in ihrem Verhältnis zu Standort und Klima etc. 71 p. Diss. Leipzig. Rossberg, Leipzig.
- Gutmann, W. F. (1972): Die Hydroskelett-Theorie. W. Kramer, Frankfurt.
- Haberlandt, G. (1884): Physiologische Pflanzenanatomie (1. Aufl.), Engelmann, Leipzig, (2. Aufl. 1896, 3. Aufl. 1904, 4. Aufl. 1909, 5. Aufl. 1917, 6. Aufl. 1924).
- Helmcke, G. (1976): zit. in Otto (1976), p. 16.
- Hepler, P. K. (1983): Besprechung Lloyd, C. W.: The cytoskeleton in plant growth and development. Science (London) 221, 641-642.

- Herrman, W. (1909): Ober das phylogenetische Alter des mechanischen Gewebesystems bei *Setaria*. Cohn's Beitr. zur Biologie der Pflanzen 10 (Heft 1).
- Herrmann, W. (1910): Eine neue Theorie über die Wirkungsweise des mechanischen Gewebesystems bei Gräsern. Naturwiss. Wochenschrift N.F. 9, 441-446.
- Krasnosselesky-Maximow, T. A. (1925): Untersuchungen über Elastizität der Zellmembranen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 43, 527.
- Kraus, G. (1881): Die tägliche Schwellungsperiode der Pflanzen. Abh. Naturforsch. Ges. Halle 15.
- Linsbauer, K. (1917): Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora 109, 100.
- Lloyd, C. W. (1982): The cytoskeleton in plant growth and development. 450 pp. Academic press, New York.
- Nachtigall, W. (1976): »Pneus«: - Beispiele aus der Zoologie. In: Burkhardt, B. (Hrsg.): Pneus in Natur und Technik. IL 9 (Mitt. d. Inst. f. leichte Flächentragwerke [IL], Univ. Stuttgart), 182-191.
- Otto, F. (1976): Zum Kolloquium. In: Burkhardt, B. (Hrsg.): Pneus in Natur und Technik. IL 9 (Mitt. d. Inst. f. leichte Flächentragwerke [IL], Univ. Stuttgart), 11-19.
- Otto, F. (1978): Der Pneu - Bauprinzip des Lebens. Bild der Wissenschaft, Heft 10, 124-135.
- Otto, F. et al. (1985): Tragende Wesen. Konzepte SFB 230, Heft 9.
- Overbeck, F. (1923, 1924): Studien an Turgeszenzschleudermechanismen etc. Jb. Wiss. Bot. 62 (1923) und 63 (1924).
- Overbeck, F. (1925): Ober den Mechanismus der Samenausschleuderung von *Cardamine impatiens*. L. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 43 (Heft 1), 469-475.
- Perry, J. (1908): Angewandte Mechanik, Leipzig, Berlin.
- Pfeffer, W. (1873): Physiologische Untersuchungen I. Untersuchungen über Reizbarkeit der Pflanzen. Leipzig.
- Pringsheim, E. G. (1906): Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jb. Wiss. Bot. 43, 98-144.
- Rasdorsky, (1928): Über das baumechanische Modell der Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gei. 46, 48-109.
- Rasdorsky, W. (1929): Über die Baumechanik der Pflanzen. (Teil I bis III). *Biologia generalis*; Internationales Archiv für die allgemeinen Fragen der Lebensforschung, V., 63-94.
- Sachs, J. (1868): Lehrbuch der Botanik (1. Aufl.), Engelmann, Leipzig (2. Aufl. 1870, 3. Aufl. 1873).
- Schellenberg, S. (1896): Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. Jb. Wiss. Bot. 29, 237-266.
- Scholtz, (1887): Über den Einfluss von Dehnung auf das Längenwachstum der Pflanzen. Cohn's Beitr. zur Biologie der Pflanzen 4, 323-364.
- Schwendener, S. (1874): Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Engelmann, Leipzig.
- Schwendener, S. (1882): Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin.
- Sonntag, P. (1892): Die Beziehungen zwischen Verholzung, Festigkeit und Elastizität vegetabilischer Zellwände. Landw. Jb.
- Stäfel, M. G. (1929): Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz *Planta*. Arch. f. Wiss. Bot. 8, 287-294.
- Steinbrinck, (1908): Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* und einiger Dünengräser. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 399-412.

-
- Steudle, E., U. Lüttge und U. Zimmermann (1975): Water relations of the epidermal bladder cells of the halophytic species *Mesembryanthum crystallinum*: Direct measurements of hydrostatic pressure and hydraulic conductivity. *Planta* 126, 229-246.
- Tschirch, (1882): Beiträge zur Anatomie und dem Einrollmechanismus einiger Grasblätter. *Jb. Wiss. Bot.* 13.544-568.