

Dorn- und Stachelpflanzen Mitteleuropas

3., unveränderte Auflage
Nachdruck der 2. Auflage von 1964

Dr. Hans-Jürgen Schröder

Vorwort

Das vorliegende Bändchen soll dem interessierten Leser einen kleinen Einblick in die vielfältigen Erscheinungsformen der Dornen- und Stachelpflanzen geben, denn das hier zu behandelnde Gebiet nimmt in der Literatur nur einen kleinen Raum ein. Außer einer Reihe von Spezialarbeiten, die zum größten Teil älteren Datums sind, fehlt eine zusammenfassende Darstellung. Dieses Bändchen soll die Lücke schließen, ohne jedoch Anspruch auf Vollständigkeit zu erheben.

Auf Grund meiner langjährigen Tätigkeit auf dem Gebiet der Dornen finden neben der Morphologie die Anatomie, die Histogenese und auch ökologische Untersuchungen Erwähnung. Sie sollen das Bild über das Dornenproblem vervollständigen.

Die Anregungen zu diesen Arbeiten verdanke ich Herrn Prof. Dr. B. Kaussmann, der auch Betreuer meiner Dissertation war. Ich benutze die Gelegenheit, ihm für das Interesse an meinen Untersuchungen herzlich zu danken.

Mein besonderer Dank gilt dem Ziemsen-Verlag für die Gestaltung dieses Bändchens.

Güstrow, Frühjahr 1964

Hans-Jürgen Schröder

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung	5
B. Das Dornenproblem in der Literatur	6
C. Die Funktion der Dornen und Stacheln	7
D. Sproßdornen	10
1 Pflanzen mit Kurztrieb-dornen	14
2 Pflanzen mit dornenähnlichen Kurztrieben	31
3 Pflanzen, deren Achselknospen fast sämtlich verdornen	49
4 Pflanzen mit Kurztrieb- und terminalen Dornen	55
5 Pflanzen mit terminalen Sproßdornen	65
E. Blatt-dornen	68
1 Verdornungen der Blattzähne und -spitzen	69
2 Verdornungen der gesamten Blattanlage	71
3 Verdornungen an Fiederblättern	80
4 Verdornungen des Blattgrundes	82
5 Verdornungen bei <i>Asparagus</i> -Arten	86
6 Verdornungen des Blattstiels	86
F. Wurzeldornen	88
G. Stachelpflanzen	90
H. Die Abhängigkeit der Dornenbildung von äußeren Faktoren	98
Anhang:	
A. Bestimmungsschlüssel für Dornen- und Stachelpflanzen im Winter	103
B. Bestimmungsschlüssel für Dornen- und Stachelpflanzen im Sommer	110
Blattformen der häufigsten Dorn- und Stachelpflanzen	112
C. Bestimmung von Dornen- und Stachelpflanzen nach der Frucht	115
Literaturverzeichnis	117
Pflanzenverzeichnis	122

A. Einleitung

Die Samenpflanzen haben sich im Laufe der Erdgeschichte durch Differenzierung und Arbeitsteilung infolge der sich ständig verändernden Lebensverhältnisse aus einfachen Formen zu den heutigen komplizierten Organismen entwickelt (Zimmermann 1959). Trotz ihrer großen Mannigfaltigkeit weisen sie alle in ihrem gegenwärtigen Aufbau gemeinsame Grundformen auf. Das sind Sproßachse, Laubblatt und Wurzel. Sie können in den verschiedensten Weisen modifiziert werden, d. h., die Organe der Pflanzen unterliegen zuweilen gewissen Umwandlungen, die man als Metamorphosen bezeichnet. Diese Veränderungen dienen der Erfüllung neuer Aufgaben, sind also durch Funktionswechsel veranlaßt worden und zumeist abhängig von Klima und Standort. Eine solche Metamorphose stellen u. a. die Sproß-, Blatt- und Wurzeldornen dar.

Es sind starre, stechende Pflanzengebilde, die im Pflanzenreich weit verbreitet sind und die sich durch große Mannigfaltigkeit auszeichnen. Obwohl die Dornen aus verschiedenen Organen gebildet werden, ist für ihren Bau charakteristisch, daß sie an mechanischem, widerstandsfähigem Gewebe reicher sind als ihre morphologisch gleichwertigen Organe. Mit diesem Überwiegen an mechanischem Gewebe ist oft eine Reduktion des Assimilationsgewebes verbunden. Auch das Leitungssystem ist nicht so gut ausgebildet. Die Reduktion kann so weit gehen, daß beide, Leitungssystem und Assimilationsgewebe, fehlen. Von einem gewissen Alter ab verdicken und verholzen nicht nur diejenigen Gewebe der Dornen, denen die mechanische Festigung schon obliegt, sondern auch alle Zellwände der übrigen Zellen, die nicht zu dem mechanischen Gewebe gehören.

Auch die Stacheln sind starre, stechende Pflanzengebilde. Doch besteht zwischen ihnen und den Dornen ein grundlegender Unterschied. Die Stacheln sind reine Emergenzen, also Anhangsorgane der Epidermis und des Rindengewebes. Troll (1959) gebraucht für den Begriff „Stachel“ auch das Wort „Emergenzdornen“.

Die volkstümliche Meinung, daß sich die Dornen von den Stacheln dadurch unterscheiden, daß letztere leicht abbrechen (Stacheln der Rose), trifft nicht für alle Stacheln zu. Die Stacheln der Stachelbeere lassen sich zum Beispiel schwer und nur mit der Rinde ablösen, während sich im Gegensatz dazu die Nebenblattdornen der Robinie leicht abbrechen lassen.

Die Unterscheidung zwischen Stacheln und Dornen ist in der Verschiedenheit ihrer Insertion zu suchen. Während die Blatt- und Sproßdornen

die Stelle von Blättern bzw. Seiten- und Hauptsprossen einnehmen, sind die Stacheln entweder regellos am Stängel verteilt, oder sie sind unterhalb der Blätter zu finden.

B. Das Dornenproblem in der Literatur

Die große Mannigfaltigkeit der Dornen und Stacheln in ihrer äußeren Form und die Verschiedenheit ihrer Insertion an der Pflanze lenkte schon die Aufmerksamkeit der älteren Forscher besonders auf ihren morphologischen Charakter. Die ersten wissenschaftlichen Veröffentlichungen begnügten sich mit einer rein äußerlichen Beschreibung.

Erst Nehemia Grew (1681) versuchte, Einblick in den inneren Bau der Dornen und Stacheln zu gewinnen. Er sprach zwar noch nicht von Dornen, differenzierte aber zwischen Holz- und Rindenstacheln. Letztere werden nach ihm von dem Rindengewebe gebildet, manchmal auch mit den äußeren Schichten des Holzkörpers, während die Holzstacheln (wörtl. aus Mittmann 1888) „teils aus dem dem Marke zunächst gelegenen Teile des Holzkörpers, teils aus den peripherischen, weniger fruchtbaren Schichten desselben“ gebildet werden.

Duhamel (1758) versuchte, Aufschluß über die anatomische Beschaffenheit der Dornen und Stacheln zu erhalten. Nach seiner Meinung sind sie tote Gebilde, die keine Verbindung mit dem Holzkörper und dem Mark haben. Als Beispiel bringt der Autor die Stacheln der Rose, die keine Verbindung mit dem Holzkörper und dem Mark haben, und vergleicht sie mit den Nägeln des Menschen. Die Dornen der Schlehe (*Prunus spinosa*) vergleicht er mit Ochsenhörnern, da sie einen holzigen Kern haben; einen zentralen Markstrang konnte Duhamel nicht feststellen (!). Mirbel (1843) schrieb, daß sich die „Stacheln“ (darunter verstand er auch die Dornen) ebenso entwickeln wie normale Zweige, behauptet aber trotzdem, daß sie keinen zentralen Markstrang besäßen. Er machte im Gegensatz zu Duhamel darauf aufmerksam, daß die „Stacheln“ keine toten Gebilde sind, sondern daß manche von ihnen, ebenso wie Stämme und Äste, Jahresringe aufweisen. Sprengel (1812) führte an: „... wenn also die Dornen trocken und unbelebt erscheinen, so sind sie es doch nicht von Anfang an gewesen, und man kann die Spuren der vertrockneten Schraubengänge und anderer Kanäle recht gut noch in ihnen nachweisen“. Dieser Auffassung schloß sich auch Eble (1931) an, der als Erkennungsmerkmal der Dornen angab, daß sie überall aus Zellgewebe und Spiralgefäßen zusammengesetzt seien.

Doch der anfängliche Irrtum, daß die Dornen kein Mark besäßen und als Fortsetzung des „Holzkörpers“ zu betrachten wären, trat immer wieder auf, wie z. B. bei Treviranus (1833), der der Ansicht war, daß „sie bloß aus fibrösen Röhren, ohne Gefäße und Zellgewebe“ beständen, und

daher sollte ihre Härte beträchtlicher sein als die des Holzes und ihre Rinde trocken und braun oder gelb durchscheinen. Da den Dornen nach seiner Meinung das Mark fehlt, sind sie auch unfähig, sich zu verlängern. Erst Delbrouck (1872) legte eine umfassende Arbeit auf diesem Gebiet vor. Neben einer Zusammenfassung aller vorherigen Ansichten brachte er vor allem viele neue entwicklungsgeschichtliche und morphologische Tatsachen. Bemerkenswert ist jedoch, daß er ebenso wie Mittmann (1888), der sich mit zahlreichen anatomischen Untersuchungen auf diesem Gebiet befaßte, die Bezeichnung „Stacheln“ für alle stehenden Gebilde verwendet und den Ausdruck „Dornen“ nicht benutzt.

Erst in der Dissertation von A. Mann (1894) treffen wir wieder auf die Bezeichnung „Dornen“. Goebel (1928) gab eine Zusammenstellung und Erweiterung der Kenntnisse. Troll (1937) brachte einen zusammenfassenden Überblick und eine beträchtliche Vertiefung des Wissens auf dem Gebiete der Dornen, während schließlich Rauh (1942) in seiner Arbeit „Morphologische Beobachtungen an Dorngehölzen“ die Sproßdornen und ihre Gesetzmäßigkeiten untersuchte.

C. Die Funktion der Dornen und Stacheln

Die Frage nach der Funktion der Dornen und Stacheln ist von den verschiedenen Autoren unterschiedlich beantwortet worden. Eindeutige experimentelle Beweise für eine bestimmte Funktion liegen nicht vor.

Am häufigsten wird in der Literatur die Ansicht vertreten, daß die Dornenbildung ein Schutz gegen Tierfraß sei. Mittmann (1888) führt als Beispiel die *Colletia*-Arten in Peru und Chile und die *Acacia*-, *Astragalus*- und *Zilla*-Arten in den nordostafrikanischen Wüsten an. Hier schützen sich nach seiner Meinung die Pflanzen durch Dornen gegen die in diesen Gebieten lebenden Säugetiere, die fast ausschließlich auf pflanzliche Nahrung angewiesen sind. Rauh (1942) bezeichnet Kerner (1887) und Marloth (1908) als die eifrigsten Verfechter dieser Ansicht und zitiert aus den Werken dieser Autoren folgende Schilderung (S. 165 bis 166): Mit einem einfachen Versuch wollen sie (Kerner und Marloth) die Schutzeinrichtung der Dornen beweisen und nehmen dazu *Cotyledon reticulata*, die zwischen den Dornen saftige Blätter besitzt. „Schneidet man die sparrigen Stiele ab und legt ein so entblößtes Exemplar einer Ziegenherde in den Weg, so kann man an dem entstehenden Streite seine Freude haben, denn jedes Tier möchte wenigstens etwas von dem leckeren Bissen abbekommen.“ Rauh (1942) hält der Annahme einer Schutzfunktion entgegen, daß bei hochwüchsigen Formen solche Schäden von vornherein ausgeschlossen sind, weil ihre oberen Teile von den Tieren doch nicht erreicht werden könnten, glaubt aber, daß die Dornen niedriger Dornensträucher „eine gewisse Schutzfunktion gegen Tierfraß“

ausüben. Auch der Bau und die Anordnung der Dornen sollen darauf hindeuten, daß sie von den Pflanzen zu ihrem Schutze hervorgebracht worden sind. Mittmann (1888) macht darauf aufmerksam, daß die Dornen senkrecht oder fast senkrecht zum Tragorgan stehen; hierdurch werde beim Dorn auf einen von außen wirkenden Druck ein Maximum von Widerstandsfähigkeit erreicht. Auch ist nach Mittmann der Dorn druckfest gebaut, da das mechanische Gewebe nach der Peripherie verlegt ist. Eine weitere Auffassung ist, daß die Dornen einiger Wüstpflanzen u. a. der Wasserkondensation dienen (Knoche 1931). Sie sollen nachts auf Grund der großen Abkühlung nach der starken Tageswärme atmosphärischen Wasserdampf kondensieren, der über den Stamm zum Boden fließt und von den Wurzeln aufgenommen wird. Nach Rauh (1942) dürfte diese geringe Wassermenge der Pflanze keinen nennenswerten Vorteil bieten.

Auch als Kletterorgane können Dornen dienen, wie z. B. *Lycium halimifolium* (S. 48), *Asparagus*-Arten (S. 86), *Celastrus flagellaris* u. a.

Achyranthus aspera liefert ein Beispiel dafür, daß die Dornen ein Mittel zur Verbreitung der Art darstellen. Die Pflanze hat Vorblattdornen, die auf die Infloreszenzregion (Blütenstandregion) beschränkt sind. Auch die Tragblätter der Blüten verdornen. Die Dornen haften leicht an den Körpern von Tieren, die die Pflanze streifen, und reißen die sich leicht lösende Frucht ab (zoochore Verbreitung).

Ferner bieten die Dornen Schutz gegen zu starke Transpiration. Die Verdornung wird danach als eine Anpassung an trockene Standorte angesehen. Dafür würde die Tatsache sprechen, daß die Dornenpflanzen ihre größte Entwicklung in extremen Trockengebieten (Wüsten und Steppen) erreichen. Die Dornenbildung ruft meist eine Reduktion der Laubblätter hervor, dadurch wird die transpirierende Oberfläche erheblich verkleinert. Mit dieser Verringerung wird der wirksamste Transpirationsschutz erzielt, wie er für viele Pflanzen der Trockengebiete charakteristisch ist (Xerophyten). Damit kann man die Verdornung als eine Anpassung an trockene Standorte betrachten. Die Assimilation übernimmt häufig die Sproßachse (Kakteen). Durch den großen Reichtum der Dornen an mechanischem Gewebe ist auch bei größerem Wasserverlust die Festigkeit gewährleistet. Viele Xerophyten zeichnen sich durch einen Reichtum an Sklerenchym aus.

Die wichtigsten Argumente, die Rauh (1942) gegen diese Ansicht anführt, sind:

1. Eine vollkommene Reduktion der Laubblätter tritt selten auf. Bei den meisten Pflanzen sind im Jugendstadium an den trockenen Standorten Laubblätter vorhanden.
2. Viele Dornen, die nicht absterben, weisen Spaltöffnungen auf; somit wird keine größere Verringerung der Transpirationsoberfläche bewirkt.
3. Am gleichen Standort treten bei einigen Pflanzen Dornen auf, bei anderen dagegen nicht.

4. Die Dornen verändern sich kaum, höchstens verholzen sie nicht so stark (S. 98).

Die Auffassung über die vermutliche Funktion der Dornen ist also nicht einheitlich. Für den mitteleuropäischen Raum erscheinen die Dornen meist indifferent, da sie keine, zumindest bis jetzt bekannte Funktion haben, ausgenommen sind natürlich solche Pflanzen, deren Dornen als Kletterorgane dienen (*Lycium halimifolium*). In den Hauptverbreitungsgebieten der Dornenpflanzen, den Wüsten, Steppen und Trockenwäldern, wird die Einschränkung der Transpiration die wesentlichste Aufgabe der Dornen sein. Durch ihre starke Sklerenchymbildung (Holzbildung) tragen die Dornenpflanzen Xerophytencharakter (Pflanzen, die zeitweise große Trockenheit ertragen können). Sie wahren somit bei starkem Wasserverlust ihre Festigkeit und bilden durch ihre Starrheit auch einen Schutz gegen Tierfraß.

Die Dornen als morphologischer Bestandteil einiger Pflanzen sind erst verhältnismäßig spät in der Entwicklung der Pflanzen aufgetreten, da sie hauptsächlich bei den Dikotylen zu finden sind. Ferner ist festzustellen, daß sich die Dornenpflanzen über zahlreiche Familien der Dikotylen erstrecken und nicht nur in bestimmten Entwicklungsreihen erscheinen. Danach läßt sich vermuten, daß die Dornenbildung mehrmals während der Phylogenese der Dikotylen aufgetreten ist.

Die Dornenbildung ist nach R a u h in der Gesamtorganisation verankert; ob die Pflanze einen Nutzen davon hat, ist sekundärer Natur. Meines Erachtens ist die Dornenbildung jedoch von zwei Komplexen abhängig, den Erbanlagen und den Umwelteinflüssen. Sie ist nicht nur, wie es Henslow (1895) annahm, eine direkte Folge der Einwirkung von Umweltfaktoren, denn Henslow unterschätzt dabei die Bedeutung der inneren Faktoren. Es ist aber zweifellos auch nicht richtig, die Dornenbildung nur als absolutes Bauplanmerkmal aufzufassen (R a u h) und den Einfluß der äußeren Faktoren zu vernachlässigen. Obwohl bei den Dornenpflanzen die Anlage zur Dornenentwicklung gegeben ist, kann sie durch bestimmte Umweltänderung unterdrückt werden (S. 98). Diese Erscheinung deutet offenbar darauf hin, daß auch die sogenannten Organisationsmerkmale über die Anpassungsmerkmale entstanden sind.

Von den meisten Autoren wird — wie bereits erwähnt — der Nutzen, den die Pflanzen aus der Stachelbildung ziehen, in einem Schutz gegen Tierfraß gesehen. Auch dienen die Stacheln als Kletterorgane, wie z. B. bei den Rankrosen, die gebogene Stacheln haben.

Im mitteleuropäischen Raum treten in der überwiegenden Mehrzahl Pflanzen mit Sproßdornen auf. Sie werden hier zuerst beschrieben, es folgen dann die Vertreter mit Blattdornen.

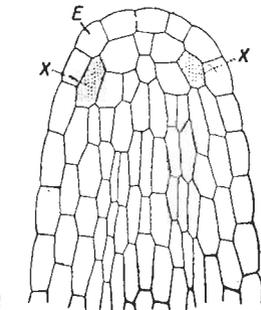
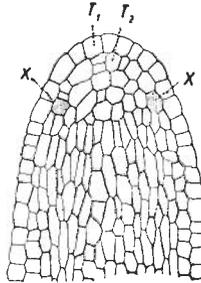
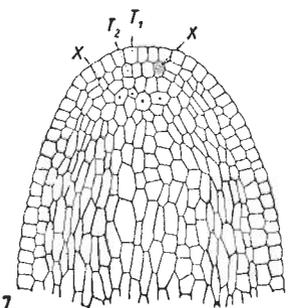
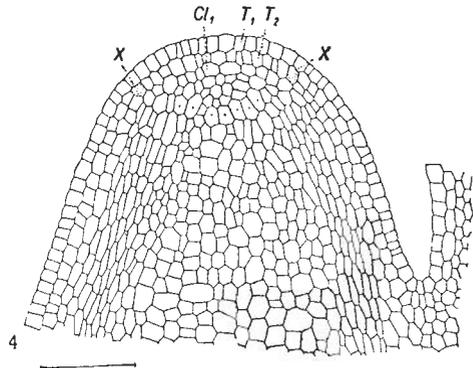
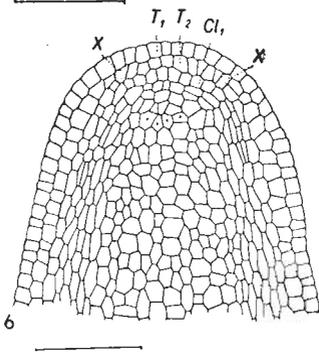
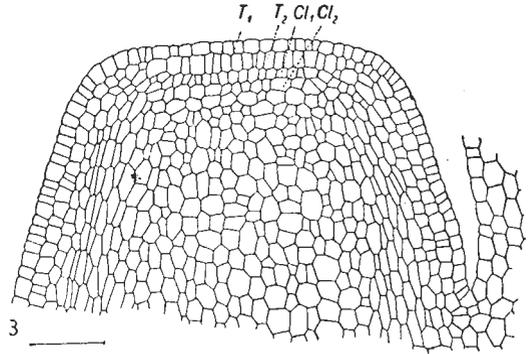
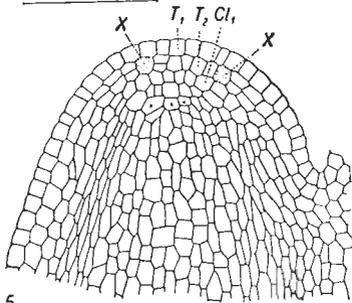
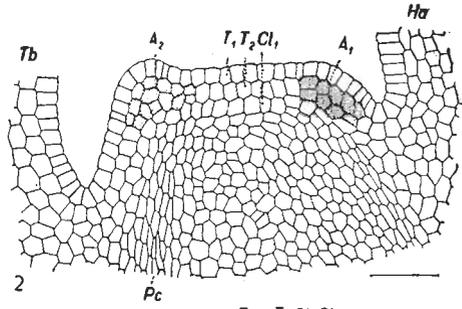
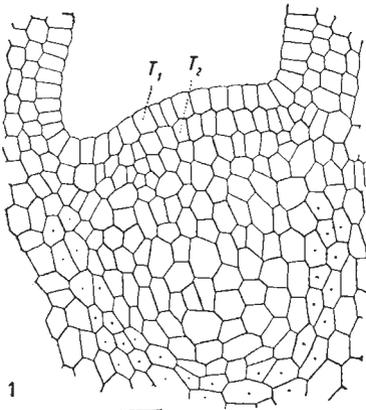
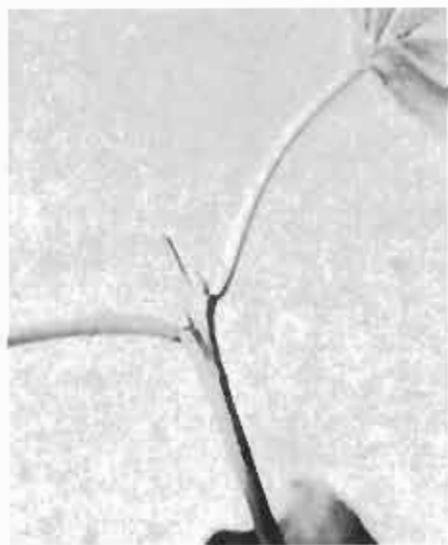




Abb. 12. *Genista anglica*.
Langtrieb mit beblättertem
Achsel sproßdorn

Abb. 13. *Ulex europaeus*.
Langtrieb mit verdornten
Seitentrieben und verdornten
Blättern

Abb. 14. *Rhamnus cathartica*.
Sproßspitze im
Herbst. Die letzten beiden
Blattpaare mit ihren
Achselknospen sind sichtbar.
Die Sproßspitze des
Langtriebes hat sich zum
Dorn (dornenähnlicher
Kurztrieb) umgewandelt



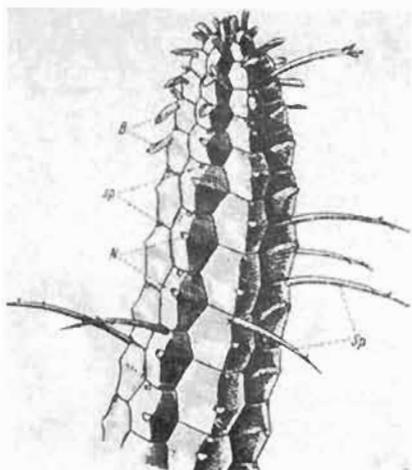
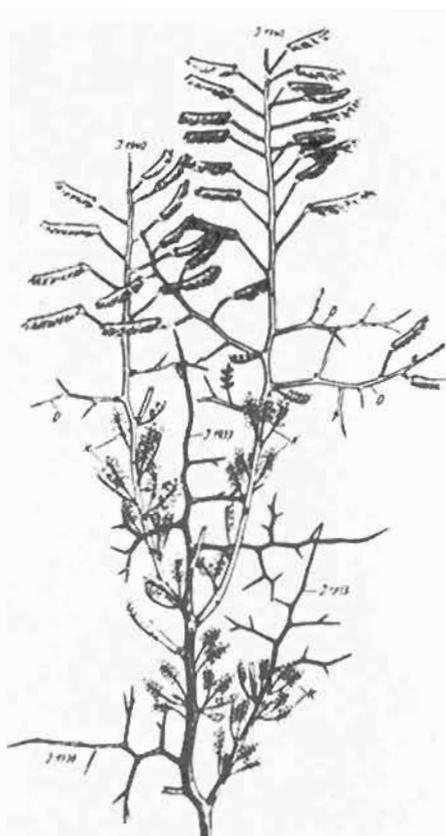
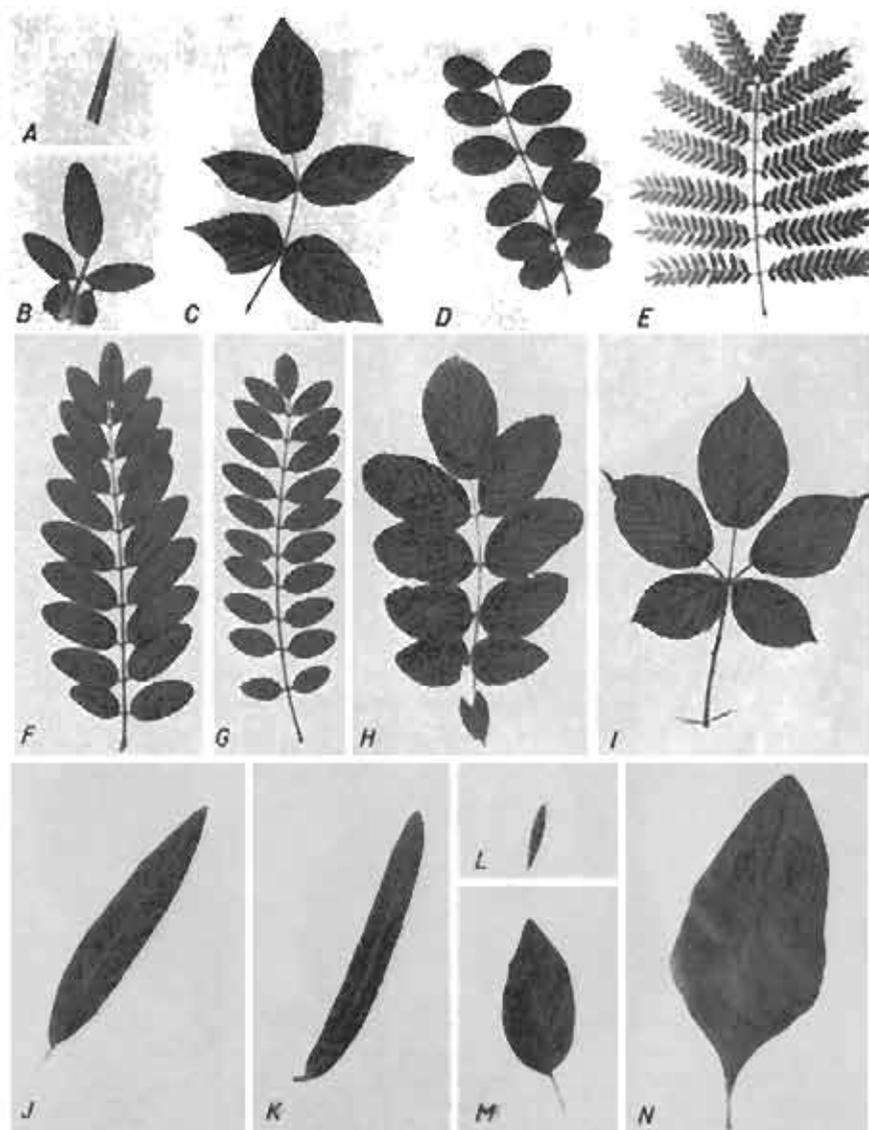


Abb. 15A. *Proustea pungens*. Dorninfloreszenz. Die Dornenzweige haben Schuppenblätter, in deren Achseln Blüten entstehen (Rauh 1942, Abb. 20)

Abb. 15B. *Adesmia microphylla*. Jede Vegetationsperiode wird mit einer großen Infloreszenz beendet. Die Spitzen der Rispenachsen verdornen. Die langgestielten Einzelblüten stehen in den Achseln schuppenförmiger Hochblätter (Rauh 1942, Abb. 14)

Abb. 16. *Euphorbia mamillaris*. In den Achseln hinfälliger Blätter (B) entwickeln sich Sprossdornen (SP), diese tragen Blütenstände (Rauh 1942, Abb. 30)

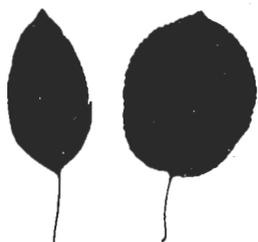


A *Ulex euroaeus*
 B *Ononis spinosa*
 C *Rubus idaeus*
 D *Caragana arborexscens*
 E *Gleditsia triacanthos*
 F *Robinia pseudoacacia*
 G *Robinia viscosa*

H *Rosa rugosa*
 I *Rubus fruticosus*
 J *Elaeagnus angustifolia*
 K *Hippophaë rhamnoides*
 L *Genista anglica*
 M *Maclura pomifera*
 N *Lycium halimifolium*

Blattformen der häufigsten Dorn- und Stachelpflanzen

Blätter gesägt, gezähnt, gekerbt



*Rhamnus
cathartica*



*Chaenomeles
speciosa*



*Pyracantha
coccinea*



*Berberis
vulgaris*



*Pyrus
achras*



*Malus
sylvestris*



*Ribes
uva-crispa*



*Crataegus
crus-galli*



*Crataegus
monogyna*



*Crataegus
oxyacantha*

Blätter 3zählig



*Ononis
spinosa*