

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg  
**Herausgeber:** Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 86 (1997)  
  
**Artikel:** Pflanzen haben viele Feinde : warum ist die Welt trotzdem grün?  
**Autor:** Müller-Schärer, Heinz  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-308752>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 30.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Pflanzen haben viele Feinde: Warum ist die Welt trotzdem grün?

von Heinz MÜLLER-SCHÄRER,  
Departement Biologie/Ökologie  
der Universität Freiburg

## Einleitung

Warum aber ist die Welt «grün» angesichts der Vielzahl von Pflanzenfeinden, zumal die Pflanzen ihren Antagonisten kaum «wegrennen» können und etwa ein Baum sich auch nur schwerlich «verstecken» kann? Diese Frage ist von fundamentaler Bedeutung für das Verständnis von Pflanzen-Herbivoren Beziehungen. Eine Antwort gibt uns jedoch auch Hinweise auf allgemein ökologische Prozesse, wie Ressourcen-Konsumenten Interaktionen, die Regulierung von Populationen und Mechanismen der Evolution. Während den letzten 50 Jahren sind verschiedene Antworten vorgeschlagen worden (vgl. Kasten Erklärungsmodelle). Kontroversen entzündeten sich vor allem an der Hypothese, ob Herbivoren nahrungslimitiert sind. Die einzelnen Erklärungsmodelle haben zu neuen Theorien über Pflanzen-Herbivoren Beziehungen geführt, die in der Folge die Forschung in der Ökologie stark belebt haben und unter anderem zur neuen Disziplin der «chemischen Ökologie» geführt haben. Im folgenden werde ich vor allem evolutionsbiologische Aspekte einiger weniger dieser (zahlreichen) Theorien kurz skizzieren. Da Pflanzen, pflanzenfressende Insekten und ihre natürlichen Feinde ca. 80% der Makro-Artendiversität (ohne die Pilze, Algen und Mikroorganismen) auf unserem Planeten ausmachen, beziehen sich die Ausführungen mehrheitlich auf diese Organismengruppen.

## Pflanzen-Sekundärstoffe: Abfall oder Luxus?

Sekundäre Inhaltsstoffe wurden von frühen experimentellen Botanikern als Nebenprodukte des Stoffwechsels bezeichnet, weil diese im Gegensatz zu Verbindungen des Stickstoff-, Kohlehydrat- und Fettsäurestoffwechsels keine weitere Verwendung für den Aufbau von neuen Zellen finden. Sie galten entweder als Abfallprodukte des Primärstoffwechsels oder Luxus der Schöpfung, schienen aber auf alle Fälle entbehrlich zu sein. Ende der 50er Jahre

## Warum ist die Welt «grün»? Einige Erklärungsmodelle\*)

Pflanzliche Nahrung ist im Vergleich zu pflanzenfressenden Organismen in solch grossen Mengen vorhanden, dass es kaum denkbar ist, dass Herbivore durch Nahrung begrenzt werden. Es sind vielmehr Räuber, Parasiten und Krankheiten, die die Dichte der Herbivoren niedrig halten, so dass diese die meiste Zeit zu wenig zahlreich sind, um ihre Nahrungsquelle zu erschöpfen.

Nicht alles was «grün» ist, ist Futter. Grosse Unterschiede in der Nahrungsqualität, der Verdaubarkeit, im Stickstoffgehalt sowie von Toxinen und Repellentien haben zur Folge, dass pflanzliche Nahrung für Herbivore ein «giftverseuchter Garten» darstellt, in dem ab und zu eine Überlebenschance zu finden ist. Sich von Pflanzen zu ernähren bedingt eine Spezialisierung. Herbivore fressen daher keine lateinischen Namen, der Grossteil ernährt sich nur von bestimmten Pflanzenteilen ausgewählter Pflanzengruppen.

Die Welt ist nicht immer «grün». Frassfeinde werden während diesen nicht-grünen Perioden, in denen Pflanzennahrung selten ist, reduziert (z.B. im Winter, während Trockenperioden, nach Feuer oder Überflutungen).

Pflanzenfresser leben in einer Welt, die auf der einen Seite durch natürliche Feinde und auf der anderen Seite durch ein Meer von Vegetation dominiert ist, das bestenfalls ernährungsphysiologisch unausgewogen und im schlechtesten Falle giftig ist; dazwischen liegen zeitlich und örtlich begrenzt die wenigen Frassnischen.

Eine beträchtliche Anzahl von Pflanzen sind nicht in der Lage, Verluste durch Frassfeinde dauerhaft zu begrenzen. Trotz z.T. wiederholter und totaler Entlaubung werden diese Pflanzen jedoch nicht verdrängt. Dank dem «offenen» Wachstum vermögen Pflanzen Verluste von Modulen wie Blätter oder Triebe durch Wiederaustreiben zu kompensieren.

\*) *Eine detaillierte Referenzliste ist auf Anfrage erhältlich*

wurde erstmals die Idee formuliert, dass Pflanzensekundärstoffe (wie Coumarine, Flavonoide, Terpene oder Alkaloide; mittlerweile sind einige Tausend dieser Naturstoffe bekannt) zur Verteidigung gegenüber Frassfeinden

entstanden seien. Viele Arbeiten haben in der Folge gezeigt, dass solche Substanzen toxische, abweisende, wachstums- oder entwicklungshemmende Wirkungen auf Herbivore haben können.

## **Verteidigungsstrategien**

Die Ende der 70er Jahre entwickelte Theorie versuchte Unterschiede in der Art und Konzentration von Sekundärstoffen zwischen Pflanzenarten (und Pflanzenteilen) zu erklären. Apparente Pflanzen wie z.B. Bäume bilden für Herbivore eine verlässliche und gut sichtbare Nahrungsquelle. Sie sind daher dazu «verurteilt», durch Herbivore gefunden zu werden und sollten einen grösseren Anteil ihrer Ressourcen der Verteidigung zuweisen. Kurzlebige Pflanzen können den Herbivoren meist in Raum (kleiner Wuchs) und Zeit (Kurzlebigkeit) entkommen oder sich auf energetisch billigere, toxische Substanzen verlassen, die ihnen Schutz vor nicht-spezialisierten Organismen gewähren, die sie zufällig finden. Zu viele Ausnahmen wurden jedoch beobachtet, so dass diese Theorie in letzter Zeit kritisiert, abgewandelt und teilweise ergänzt worden ist. Die Beziehung zwischen der Art und Intensität der Abwehr und der Wahrscheinlichkeit, von Frassfeinden gefunden zu werden, hat jedoch ihre Gültigkeit behalten.

## **Wieviel kostet die Abwehr?**

Das grosse Interesse, das nach ihrer Entdeckung der chemischen Abwehr entgegengebracht wurde, liess beinahe vergessen, dass es noch andere Pflanzenreaktionen auf Pflanzenfrass gibt. Im weiteren basieren alle Theorien über chemische Abwehr auf der Annahme, dass chemische Abwehr etwas «kostet», und dass Pflanzenfrass immer einen negativen Einfluss auf die Pflanzen hat (im speziellen auf die Pflanzenfitness, d.h. die Anzahl und das Überleben ihrer Nachkommen). Aus der Landwirtschaft sind jedoch praktische Beispiele bekannt, die dieses Paradigma zu widerlegen scheinen. So werden z.B. Schafe im Frühling für eine begrenzte Zeit auf Feldern mit Winterweizen geweidet. Das Abfressen der sich entwickelnden Haupttriebe führt zum Austreiben zahlreicher Seitentriebe und später zu einem erhöhten Ertrag. Aus solchen Beobachtungen ergeben sich eine Reihe von weiteren Fragen, wie: Können Herbivore auch einen positiven Einfluss auf Pflanzen ausüben? Warum bilden Pflanzen nicht auch in Abwesenheit von Herbivoren Seitentriebe aus? Sind Pflanzen, die Herbivorenfrass zu kompensieren vermögen (was u.a. das Vorhandensein von «schlafenden» Knospen und genügend Reservestoffen bedingt) chemisch weniger stark verteidigt, so dass diese beiden Verteidigungsstrategien Alternativen darstellen? Wie «teuer» ist

die chemische Abwehr, d.h. ist das Ausmass der chemischen Verteidigung negativ korreliert mit dem Pflanzenwachstum oder der Samenproduktion, und welches ist die gemeinsame «Währung»? Untersuchungen zu diesen Fragen bilden zur Zeit ein aktives Forschungsgebiet der Ökologie. Für viele der zur Beantwortung dieser Fragen aufgestellten Theorien ist der experimentelle Nachweis jedoch noch nicht geliefert worden.

### **Koevolution als Resultat eines gegenseitigen Wettrüstens**

Die Beobachtung, dass nah-verwandte Insektenarten sich ebenfalls von nah-verwandten Pflanzenarten ernähren, trug wesentlich zur Entstehung des Modells der stufen- und paarweisen Koevolution zwischen diesen beiden Taxa bei. Art A (z.B. eine Pflanze) evoluiert als Antwort auf Selektionsdruck durch Art B (z.B. auf Frass durch eine Herbivorenart). Art B evoluiert als Antwort auf eine Änderung in A. Dieses ursprüngliche Modell einer reziproken, evolutiven Änderung zwischen zwei Arten evoluierte selbst zur «diffusen Koevolution» zwischen Artengruppen und später zur «sequentiellen Evolution». Letztere erklärt die biochemische Diversität innerhalb der Blütenpflanzen vor allem als Folge von Selektionseinflüssen durch Klima, Bodenverhältnisse und Pflanzenkonkurrenz. Auf diesem biochemisch und morphologisch vielfältigen Teppich entwickelten und diversifizierten sich später die herbivoren Insekten, ohne ihrerseits die Evolution der Pflanzen massgeblich zu beeinflussen. Vertreter der sequentiellen Evolution argumentieren also, dass Pflanzen, nebst ihren Frassfeinden verschiedensten weiteren ungünstigen Umweltbedingungen ausgesetzt sind, wie Ressourcenknappheit, Konkurrenz mit anderen Pflanzen und Mikroorganismen, zahlreichen Krankheitserregern sowie einer Vielzahl von abiotischen Faktoren. Viele neuere Untersuchungen stützen die Hypothese, wonach Herbivore nicht die alleinigen Rechte auf den Ursprung und die Aufrechterhaltung von Mechanismen der chemischen und physikalischen Abwehr (wie Dornen und Haaren) haben. Anpassungen von Insekten bleiben jedoch eine Notwendigkeit zur erfolgreichen Nutzung ihrer Wirtspflanzen als Nahrungsressourcen, die ihrerseits als Folge wechselnder Umweltbedingungen dauernd in Änderung begriffen sind.

Gegenstand der heutigen ökologischen Forschung zu diesem Thema, auch von Arbeiten unserer Forschungsgruppe ist es, den relativen Beitrag der einzelnen Begrenzungsfaktoren, wovon die Herbivoren ein einzelnes Glied darstellen, zu quantifizieren, um ein besseres Verständnis für die Mechanismen zu erhalten, die die heutige Verbreitung, Häufigkeit und die vielfältigen Eigenschaften einzelner Pflanzenarten bestimmen. Methodische Ansätze für Arbeiten zu diesem Thema reichen in unserer Arbeitsgruppe von detaillierten Naturbeobachtungen über Labor- und Gewächshausexperimenten bis wiederum zu Feldversuchen.

## Exoten und Unkräuter erforschen

Arbeiten unserer Forschungsgruppe liefern einen theoretischen und experimentellen Beitrag zu den oben diskutierten Modellen. Sie umfassen einerseits Untersuchungen über pflanzliche Eindringlinge, sog. «Exoten», die weltweit als einer der wichtigsten Faktoren bestimmt worden sind, die zur Reduktion der Artenvielfalt und zum Aussterben einzelner Arten geführt haben, und andererseits Studien über Unkräuter. Beide Pflanzengruppen können in kurzer Zeit hohe Dichten und teilweise eine weite Verbreitung erreichen, das heisst sie vermögen ihren natürlichen Feinden offenbar erfolg-

### **Unkrautjäten mit Pilzen und Insekten: ein Forschungsprojekt am Institut für Pflanzenbiologie**

- In der biologischen Unkrautregulierung wird versucht, Unkrautbestände mit Hilfe von Organismen, meist Pilzen und Insekten, möglichst dauerhaft zu begrenzen.
- Im Rahmen eines europäischen Projektes (COST-816) klären wir Möglichkeiten der biologischen Regulierung von fünf Unkrautarten in der Landwirtschaft ab, um diese später in die Praxis umzusetzen.
- In unserer Forschungsgruppe untersuchen wir (unterstützt durch das Bundesamt für Bildung und Wissenschaft, den Schweizerischen Nationalfonds und das Schwerpunktprogramm Umwelt) insbesondere die spezifischen Beziehungen zwischen dem gemeinen Kreuzkraut (*Senecio vulgaris*) und einem spezifischen, natürlich vorkommenden Rostpilz (*Puccinia lagenophorae*). Diesen versuchen wir als möglichen Kontrollorganismus einzusetzen.
- Das gemeine Kreuzkraut dient uns dabei als Modellsystem. Das Kreuzkraut ist ein hartnäckiges Unkraut vor allem im Gartenbau (Zierpflanzen- und Gemüsebau), sowie im Obst- und Weinbau, da es sehr kurzlebig und gegen die gängigen Herbizide resistent ist.

Weitere Informationen zu diesen Projekten sind auf unserer Homepage zu finden (<http://www.unifr.ch/plantbio/cost816>); Überblicks- oder Fachartikel können auch direkt beim Autor dieses Berichtes bezogen werden.

reich zu entkommen oder zumindest zu widerstehen. Nach ausführlichen Untersuchungen über die Ursachen ihres «Erfolges» versuchen wir, durch gezielte Beeinflussung ihres Antagonistenkomplexes das Gleichgewicht zu Gunsten der Antagonisten zu verschieben und entsprechende Pflanzenbestände so zu schwächen, dass die Biodiversität erhalten bleibt, resp. Ertrags-einbussen durch Konkurrenz mit «Unkräutern» vermindert werden (vgl. Kasten Unkrautjäten).

Das Studium von Pflanzen-Antagonisten Beziehungen (von Prozessen auf molekularbiologischer bis zur Ökosystem-Ebene) bildet auch einer der Forschungsschwerpunkte unseres neu, durch den Zusammenschluss der Institute für Zoologie und Pflanzenbiologie, entstehenden Departements Biologie.

## **Zusammenfassung**

Pflanzenfresser (Herbivore) konsumieren durchschnittlich 10%–20% der jährlichen Nettoproduktion terrestrischer Ökosysteme. Viele Herbivore, insbesondere pflanzenfressende Insekten, können zudem periodisch hohe Dichten erreichen und Pflanzenbestände über weite Gebiete stark reduzieren und z.T. zum Absterben bringen. Dies ist vor allem von land- und forstwirtschaftlichen Monokulturen bekannt. Solche Massenvermehrungen von Herbivoren sind jedoch in natürlichen Ökosystemen selten; die Welt ist also «grün» und scheint es vorläufig zu bleiben.

Warum aber ist die Welt «grün» angesichts der Vielzahl von Pflanzenfeinden, zumal die Pflanzen ihren Antagonisten kaum «wegrennen» können und etwa ein Baum sich auch nur schwerlich «verstecken» kann?

Im Vortrag werde ich einige Antworten, die während den letzten 50 Jahren vorgeschlagen worden sind, vorstellen und diskutieren. Anhand von zwei ausgewählten Pflanzen-Antagonisten Beziehungen möchte ich im Anschluss auch unser verwandtes Forschungsgebiet kurz vorstellen: Es sind dies einerseits Untersuchungen über pflanzliche «Eindringlinge», sog. «Exoten», die weltweit als einer der wichtigsten Faktoren bestimmt worden sind, die zur Reduktion der Artenvielfalt und zum Aussterben einzelner Arten geführt haben, und andererseits Studien über «Unkräuter». Beide Pflanzengruppen können in kurzer Zeit hohe Dichten und eine weite Verbreitung erreichen, das heisst sie vermögen ihren natürlichen Feinden offenbar erfolgreich zu entkommen oder zumindest zu widerstehen. Durch gezielte Beeinflussung ihres Antagonistenkomplexes versuchen wir diese Pflanzenbestände so zu schwächen, dass die Biodiversität erhalten bleibt, resp. Ertragseinbussen durch Konkurrenz mit «Unkräutern» vermindert werden.

## **Resumée**

Les herbivores consomment en moyenne 10%–20% de la production annuelle nette des écosystèmes terrestres. En plus, beaucoup d'herbivores, particulièrement les insectes phytophages, peuvent atteindre périodiquement

une haute densité et réduire fortement la végétation ou même mener au dépérissement de vastes régions, principalement de monocultures agricoles et forestières. De telles propagations d'herbivores en masse sont cependant rares dans les écosystèmes naturels; le monde est donc «vert» et semble bien le rester pour le moment.

Pourquoi alors le monde est-il «vert» malgré le grand nombre d'ennemis qu'ont les plantes et vu le fait que les plantes ne peuvent guère «fuir» leurs antagonistes et qu'un arbre par exemple aurait bien du mal à se «cacher»?

Je présenterai et discuterai quelques réponses proposées au cours des dernières 50 années. Au moyen de deux exemples de relations plantes-antagonistes j'aimerais ensuite présenter brièvement notre propre sujet de recherche il s'agit d'une part de recherches sur les «envahisseurs» végétaux, les soi-disants «plantes exotiques», qui sont reconnus globalement comme un des facteurs les plus importants menant à la réduction de la diversité et au dépérissement de certaines espèces et d'autre part de recherches sur les «mauvaises herbes». Les deux groupes de plantes peuvent atteindre rapidement de hautes densités et une vaste répartition, démontrant qu'ils ont la capacité d'échapper à leurs ennemis naturels avec succès ou au moins de leur résister. En influençant l'ensemble des antagonistes d'une manière ciblée nous essayons d'affaiblir ces populations de sorte que la diversité biologique soit conservée, respectivement, que les pertes de rendement dues à la concurrence des «mauvaises herbes» soient réduites.