

Konkurrenz und Prädation in natürlichen Systemen: die Theorie der Ausbeutungs-Ökosysteme (Theory of Exploitation Ecosystems)

Doris Grellmann und Michael Schneider

Synopsis

A central topic in ecology is the discussion about the factors that are important for regulation in natural systems. It is debated whether competition or predation is the main structuring force. The theory of exploitation ecosystems predicts that the way in which populations are regulated is depending on their position in the food chain. According to the theory, primary productivity determines the length of the food chain in a habitat and thus the kind of structuring force on each trophic level.

productivity, food chain length, trophic dynamics, competition, predation

1. Einleitung

Betrachten wir ein Ökosystem als die Menge aller Wechselbeziehungen zwischen den Organismen und der unbelebten Umwelt in einem bestimmten Gebiet (*sensu* TANSLEY 1935), so ist eine der zentralen Herausforderungen der Ökologie, diese Wechselwirkungen darzulegen. Ausgehend von Pflanzen als Primärproduzenten wird versucht, das Ökosystem anhand von energetischen Kreisläufen zu beschreiben (GATES 1971). Bei der Untersuchung und Quantifizierung von Stoff- und Energieflüssen stehen vorwiegend abiotische Interaktionen im Vordergrund. Dabei wird versucht, die aufgrund von anthropogener Beeinflussung veränderten abiotischen Faktoren mit Prozessen im Ökosystem zu korrelieren mit dem Ziel, Veränderungen des Ökosystems nach Störungen vorhersagen zu können (ELLENBERG 1973). Die hierbei behandelten Stoff- und Energiekreisläufe sind mit physikalischen Methoden meßbar und daher verhältnismäßig leicht zu beschreiben. Hierbei wird die Vielfalt der möglichen biotischen Wechselwirkungen auf dem Ökosystemniveau auf den bloßen Transfer von Energie reduziert (ODUM & BIEVER 1984). Inwieweit biotische Interaktionen Lebensgemeinschaften strukturieren, kann unter Zuhilfenahme populationsbiologischer Erkenntnisse und Modelle untersucht werden. Die Populationsbiologie betrachtet Konkurrenz- und Prädationsbeziehungen zwischen zwei Populationen der gleichen bzw. benachbarter Trophieebenen. Die relative Bedeutung von Konkurrenz und Prädation - wobei Prädation hier explizit Herbivorie einschließt (cf. BEGON & al. 1990: 279 f.) - auf dem Ökosystemniveau wird allerdings kontrovers diskutiert. Es bleibt die Frage, ob Prädation oder die Ressourcen, und folglich Konkurrenz zwischen den Konsumenten, der dominierende Faktor sind.

Der in der Nahrungskette stattfindende Energietransfer von der untersten (autotrophen) Trophiestufe zur obersten wurde als Argument für eine Populationsregulation über die Ressourcen vorgebracht (cf. POWER 1992). Auf dieser Grundlage wurde zwischenartliche Konkurrenz als die dominierende populationsbegrenzende biotische Interaktion gesehen und als Erklärung für die Diversität und Artenvielfalt in einem System herangezogen (GILLER 1984).

So wurde argumentiert, daß Pflanzen in der Lage sind, sich gegen Herbivoren durch mechanische oder chemische Abwehrmechanismen (HOWE & WESTLEY 1988), durch spezielle life history-Strategien (FEENY 1976, RHOADES & CATES 1976), oder durch rasche Kompensation von Beweidungsschäden zu schützen (MURDOCH 1966, WHITE 1978, CRAWLEY 1983, MCNAUGHTON 1983). Diese Verteidigungsmechanismen sollten die Ressourcen für Herbivoren verknappen und den Konkurrenzdruck zwischen diesen steigern. Die strukturierenden Kräfte innerhalb von Biozönosen sollten nach diesem Ansatz also von unten, durch Konkurrenz, wirken.

Nimmt man nun an, daß Konkurrenz die dominierende Kraft bei der Interaktion von Arten sei, so stellen sich folgende Fragen:

* Warum bestätigen Ausschlußexperimente mit Arten, die sehr ähnliche bis gleiche Ansprüche bezüglich ihrer Ressourcen haben, das Vorhandensein starker Konkurrenzmechanismen, wenn Karnivoren oder Pflanzen betrachtet werden, während entsprechende Versuche mit Herbivoren normalerweise keine Hinweise auf das

Auftreten von Konkurrenz erbringen (CONNEL 1983, SCHOENER 1983)?

* Warum können domestizierte Herbivoren selbst bei extensiver Beweidung einen starken Einfluß auf die Zusammensetzung der Vegetation ausüben (cf. Einsatz von Schafen in der Landschaftspflege, z. B. HARNISCHMACHER 1988)?

* Warum erreichen Herbivoren auf Inseln, auf denen ihre natürlichen Freifeinde fehlen, höhere Populationsdichten als auf dem benachbarten Festland (z. B. Wühlmäuse: POKKI 1981, Schneehasen: ANGERBJÖRN 1986)?

* Wie ist es möglich, daß in manchen Systemen nur ein kleiner Teil der pflanzlichen Biomasse von Herbivoren konsumiert wird, während sich die überwiegende Menge als Bestandesabfall ansammelt? Zum Beispiel verliert ein sommergrüner Laubwald mit einer gewöhnlicherweise hohen Abundanz an pflanzenfressenden Arten (v. a. Arthropoden, Wühlmäuse und Schalenwild) durch den Befall an phytophagen Insekten normalerweise lediglich 5 - 10% der lebenden Blattsubstanz (FUNKE 1973, CRAWLEY 1989). Gelegentliche Massenvermehrungen dieser Herbivoren zeigen, daß deren Populationen keineswegs nahrungslimitiert sind. Wühlmäuse, deren Nahrungssuche vor allem die Krautschicht (und damit auch die Keimlinge der Waldbäume) betrifft, konsumieren dort nur rund 1% der vorhandenen Phytobiomasse (WALTER 1984). Die Beeinflussung ist also recht gering, obwohl die vorhandenen Pflanzenarten durchaus von Wühlmäusen verwertet werden könnten (SCHNEIDER 1990). Dabei sollten im Zuge der Fitneßmaximierung natürliche Populationen bekanntlich zu exponentiellem Wachstum neigen, würden sie nicht auf irgendeine Weise reguliert (MOSS & al. 1982).

Als einen Erklärungsversuch diskutierten HAIRSTON & al. (1960) Prädation als einen wichtigen regulierenden Faktor. Herbivorenpopulationen sollten 'von oben' (vgl. Abb. 1), also durch Karnivoren, so stark reguliert werden, daß sie auf die Pflanzenwelt keinen großen Einfluß ausüben können. Es sollte also ein ursächlicher Zusammenhang bestehen zwischen Prädation und der Feststellung der Autoren, daß 'die Welt grün ist'. Diese Feststellung steht im Widerspruch zu der Tatsache, daß es natürliche Systeme gibt, in denen die Vegetation durchaus an Beweidung angepaßt ist und in denen sehr viel Energie in die Nahrungskette fließt (z. B. Savannenökosysteme: POMEROY & SERVICE 1986, TISCHLER 1990). FRETWELL (1977, 1987) brachte einen Lösungsvorschlag für diese Diskrepanz.

2. Exploitation Ecosystems

Wie FRETWELL (1977, 1987) darlegte, nimmt die Länge der Nahrungskette aus Pflanzen, Herbivoren und Karnivoren mit steigender Primärproduktion zu, wobei die Populationsdichte auf dem jeweils obersten Glied durch die Produktivität der darunterliegenden Ressourcen bestimmt wird. Es wird angenommen, daß die Populationen auf der obersten Trophieebene die darunterliegende Trophieebene so stark ausbeuten, daß ihre Populationen weit unter der Umweltkapazität des Lebensraumes gehalten werden. Dieses führt dazu, daß die oberste Trophieebene durch Konkurrenz, die darunterliegende dagegen von oben, d. h. durch Prädation (bzw. Herbivorie in einem System mit nur zwei Trophieebenen) strukturiert wird. Da die zweitoberste Trophieebene dadurch weit unter der Umweltkapazität des Habitats gehalten wird, kann sie eine eventuell im System vorhandene darunterliegende Trophieebene nicht nennenswert beeinflussen. Die Populationen auf dieser, eine Stufe tiefer liegenden Trophieebene würden daher die Kapazität ihres Lebensraumes ausnützen können, was wiederum Konkurrenzinteraktionen zur vorherrschenden Kraft innerhalb dieser drittobersten Trophieebene machte. Dieses Zusammenwirken alternierender Prädations- und Konkurrenzinteraktionen läßt sich über beliebig viele Trophieebenen fortsetzen (Abb. 1). In der Natur enthalten Nahrungsketten allerdings selten mehr als vier Glieder (PIMM 1982, BRIAND & COHEN 1987). Daß Prädatoren einen starken regulierenden Einfluß auf ihre Beute ausüben können, wurde mittlerweile gezeigt (cf. HOLLING 1959, PRICE & al. 1980, HANSSON 1984, HENTTONEN & al. 1987).

Mathematische Modelle von Konsument-Ressource-Interaktionen wurden in den populationsökologischen Ansätzen von ROSENZWEIG & MACARTHUR (1963) und ROSENZWEIG (1971, 1973, 1977) entwickelt. In diesen Modellen wurden jeweils zwei benachbarte Trophiestufen und die Wechselbeziehungen zwischen diesen betrachtet. Die Autoren definierten den Begriff 'trophische Ausbeutung' (trophic exploitation) als interspezifische Interaktion, bei der sich Konsument und Ressource gegenseitig stark beeinflussen. d. h., bei einer Dichtezunahme der Beuteart B nimmt die Nettoreproduktionsrate einer Konsumentenart A zu, während bei einer Dichtezunahme der Konsumenten A die Nettoreproduktionsrate der Beute B abnimmt. Folglich werden in diesen Modellen Prädatoren definiert als Organismen mit hoher Effizienz und damit starkem Einfluß auf Beutepopulationen.

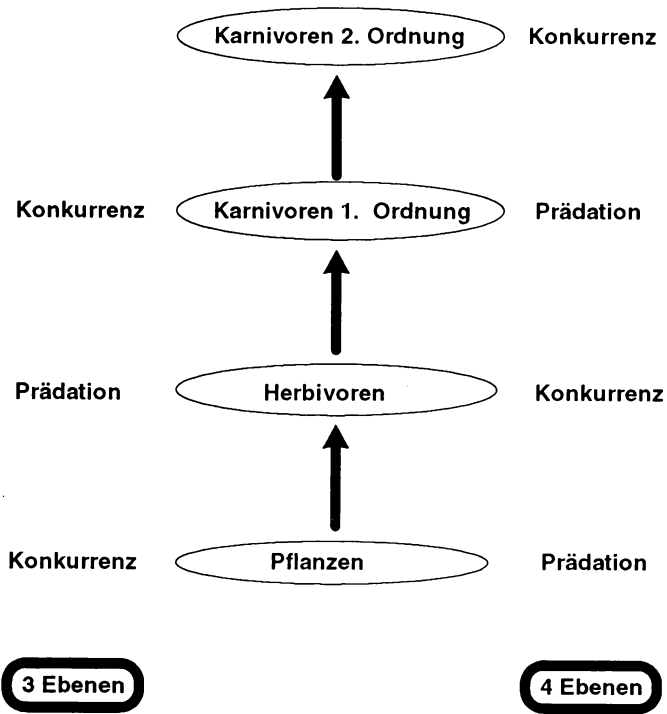


Abb. 1: In Abhängigkeit von der Länge der Nahrungskette in einem gegebenen System ist die Qualität der Regelung auf den einzelnen Trophieebenen unterschiedlich. Die oberste Trophieebene ist jeweils durch Konkurrenz strukturiert, die darunterliegende durch Prädation, die folgende Ebene durch Konkurrenz, usw. (vgl. Text).

L. OKSANEN & al. (1981) faßten die in mathematischen Termen dargestellten populationsökologischen Modelle ROSENZWEIGs und die verbalen Ausführungen FRETWELLS zur Theorie der Ausbeutungs-Ökosysteme (theory of exploitation ecosystems) zusammen. Wichtige Parameter dieser Theorie, deren Gültigkeit zunächst nur für terrestrische Ökosysteme mit vertebraten Konsumenten postuliert wurde, sind die Primärproduktion und die von dieser abhängige Länge der Nahrungskette in einem gegebenen Habitat (L. OKSANEN 1988, 1990a, 1990b, L. OKSANEN & ERICSON 1987) (Abb. 2).

* In produktiven Ökosystemen sind drei Trophiestufen vorhanden: Pflanzen, Herbivoren und Karnivoren. Die Karnivoren als oberstes Glied der Kette sind nahrungslimitiert und ihre Artengemeinschaften also durch Konkurrenz strukturiert. Die Herbivoren werden durch Prädation reguliert und erreichen nicht die Umweltkapazität ihres Lebensraumes (cf. ROSENZWEIG 1971). Der Beweidungsdruck auf die Pflanzen ist in einem solchen System nur gering, weshalb die Pflanzengemeinschaften durch Konkurrenz um Ressourcen strukturiert sind.

* In minder produktiven Ökosystemen reicht die vorhandene pflanzliche Biomasse nur für so wenige Herbivoren aus, daß Karnivoren nicht dauerhaft existieren können. In solchen zweistufigen Systemen sind die Pflanzenfresser nahrungslimitiert und ihre Gemeinschaften durch Konkurrenz strukturiert. Herbivoren haben in diesen Gebieten tiefgreifende Auswirkungen auf die Pflanzengemeinschaften. Auf der untersten Trophiestufe besteht also keine Konkurrenz um Nahrungsressourcen, sondern vielmehr setzen sich beweidungstolerante Pflanzentypen durch.

* In sehr unproduktiven Systemen schließlich kommen nur noch so wenige Pflanzen vor, daß deren Biomasse für das dauerhafte Überleben von Herbivoren nicht ausreicht. In diesen Habitaten konkurrieren die Primärproduzenten um die wenigen vorhandenen Ressourcen.

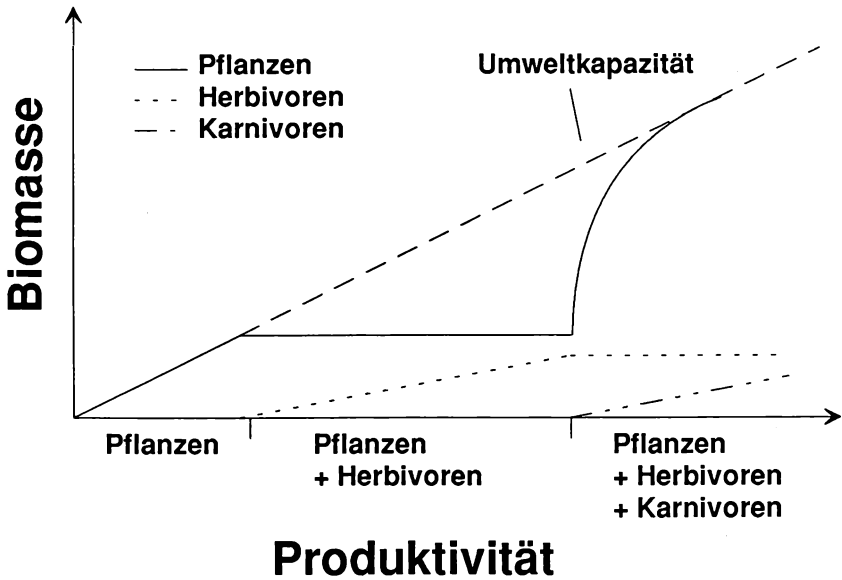


Abb. 2: Biomasseentwicklung bei Pflanzen, Herbivoren und Karnivoren mit steigender Produktivität des Lebensraumes. In einstufigen Systemen entspricht die Biomasse der Pflanzen der Umweltkapazität. In zweistufigen Systemen äußert sich ein Anstieg der Produktivität nur in einer steigenden Biomasse der Herbivoren, während die der Pflanzen durch Beweidung auf gleichbleibendem Niveau gehalten wird. In dreistufigen Systemen schließlich wird die Dichte der Herbivoren durch Prädation auf dem gleichen Level fixiert, weshalb sich die pflanzliche Biomasse ebenso wie die der Karnivoren mit steigender Produktivität erhöht (verändert nach L. OKSANEN & al. 1981).

3. Bewertung dieses Ansatzes

Das oben beschriebene Modell gibt einen Eindruck von der relativen Bedeutung von Konkurrenz und Prädation auf den jeweiligen Trophieebenen in Abhängigkeit von der Länge der Nahrungskette bzw. Produktivität. Gleichwohl ist dieses Modell in der jetzigen Form nur auf terrestrische Systeme mit vertebrierten Konsumenten anwendbar, in denen die Ressourcen keine wirkungsvollen Abwehrmechanismen gegen effektive Konsumenten haben. Um Aussagen über Ökosysteme in der Natur treffen zu können, müssen weitere Parameter Berücksichtigung finden. Dazu gehören u. a. verhaltensökologische Aspekte der untersuchten Schlüsselarten, beispielsweise was Nahrungssuche (Spezialisten, Generalisten), life history oder Fortpflanzungsstrategien betrifft. Zudem gibt es Überlegungen bezüglich möglicher Interaktionen zwischen den Prädatoren, die deren Effizienz als Konsumenten herabsetzt (ARDITI & GINZBURG 1989). Wie HANSKI (1991) darlegte, verkompliziert das Vorhandensein unterschiedlicher räumlicher und zeitlicher Maßstäbe auf dem Niveau des Individuums und auf Populationsniveau die Analyse des Verhältnisses von Ressource und Konsument. Desweiteren sind Lebensräume oft nicht großflächig homogen, sondern bestehen aus einer Vielzahl von kleinräumigen Habitatcheaten, die sich in ihrer Produktivität und damit in ihrer trophischen Dynamik unterscheiden können (WIENS 1976). Wie T. OKSANEN (1990) zeigte, können sich benachbarte Systeme mit unterschiedlicher Dynamik gegenseitig beeinflussen (Abb. 3). Aus einem hochproduktiven Gebiet wandern dabei 'überzählige' Konsumenten (Herbivoren oder Karnivoren) in ein minder produktives Gebiet ein und nutzen dort Ressourcen aus, die bei alleiniger Präsenz des unproduktiven Systems überhaupt keine Konsumenten ernähren könnten. Diese Aussagen implizieren, daß Veränderungen in den relativen Anteilen von Gebieten mit unterschiedlicher Produktivität in einer gegebenen Landschaft zu grundlegenden Änderungen in der trophischen Dynamik einzelner Landschaftsbestandteile führen können, die nur sehr schwer vorauszusehen sind.

Die Theorie der Ausbeutungs-Ökosysteme ist in ihrer mathematischen Form nicht auf terrestrische Vertebratensystem beschränkt. Starke Einflüsse von Konsumenten höherer Ordnung auf die Dynamik von Nahrungsketten

ten sind insbesondere in aquatischen Systemen gezeigt worden (PAINE 1966, CARPENTER & al. 1985), von wo auch die bisher umfangreichsten Tests dieser Theorie vorliegen (z. B. KITCHING & PIMM 1985, BOWLBY & ROFF 1986, PERSSON & al. 1992). Die Übertragung der Theorie auf aquatische Nahrungsketten oder terrestrische Arthropodensysteme stößt allerdings auf neue Probleme, wie zum Beispiel das häufige Vorkommen trophischer Omnivorie (Konsumtion von Ressourcen auf mehr als einer Trophieebene), und das Vorhandensein von Größenstruktur in praktisch allen Populationen wirbelloser Organismen, welches beispielsweise Individuen ein und derselben Art während ihrer Ontogenie von Beutetieren über Konkurrenten zu Prädatoren einer anderen Art verwandeln kann (WILBUR 1988, POLIS 1991).

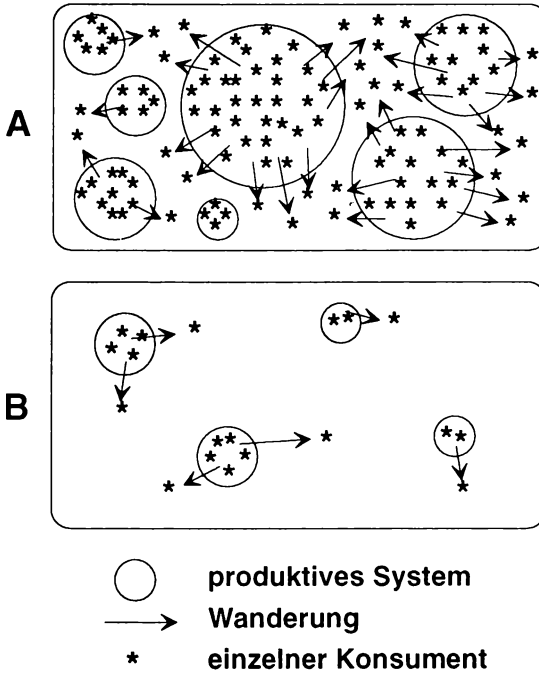


Abb. 3: Benachbarte Patches mit unterschiedlicher Produktivität beeinflussen sich gegenseitig durch wandernde Konsumenten. A: Das produktive System überwiegt. Folglich ist die Anzahl der Tiere, die in das unproduktive System wechseln, verhältnismäßig hoch. Die Populationsdynamiken der beiden Gebiete gleichen sich an. B: Das unproduktive System überwiegt. Die wenigen einwandernden Tiere haben keinen nennenswerten Einfluß auf die Dynamik in diesem Gebiet (nach T. OKSANEN 1990).

4. Trophic exploitation und Wildverbiss - (kein Zusammenhang ?

Um zu dem verwendeten Beispiel zurückzukommen: Mitteleuropäische Laubwälder gehören zu den hochproduktiven Systemen (WALTER 1984). Nach o.g. Theorie sollten also die Pflanzen um ihre Ressourcen konkurrieren, weil sie von den Herbivoren kaum beeinflusst werden und somit hohe Populationsdichten besitzen. Denn Pflanzenfressergesellschaften werden durch Prädation von Seiten karnivorer Arten reguliert. In einem solchen System sollten die Karnivoren einen so starken Einfluß auf die Herbivoren ausüben, daß die vorhandenen Pflanzenarten zwar konkurrenzkräftig, aber nicht an Beweidung angepaßt sind. Ein Wegfall der Fleischfresser aus dem Nahrungsnetz sollte zu einer starken Zunahme der Herbivorendichte und damit einer Veränderung der Vegetation mit Begünstigung beweidungstoleranter Arten führen. Nach der Ausrottung von Luchs und Wolf und nur zögerlicher Bejagung durch den Menschen stellt der Verbiß durch Schalenwild (Reh, Rothirsch) heute ein großes Problem für den Waldbau dar (z. B. STERN & al. 1979). Daß auch anthropogen erhöhte Herbivorendichten in mitteleuropäischen Laubwäldern zu einer starken Beeinflussung und Veränderung des Systems führen, wurde deutlich, als die Wälder als Weidegründe für das Vieh genutzt wurden (ELLENBERG 1988).

Danksagung

Wir danken Lauri Oksanen für kritische Anmerkungen zu einer früheren Fassung dieses Manuskripts und Sebastian Diehl für hilfreiche Hinweise aus dem limnischen Bereich.

Literatur

- ANGERBJÖRN, A., 1986: Population dynamics of mountain hares *Lepus timidus* L. on islands. - Dissertation, Department of Zoology, University of Stockholm: 133 S.
- ARDITI, R. & L. R. GINZBURG, 1989: Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. - *J. Theor. Biol.* 139: 311-326.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & C. R. TOWNSEND, 1990: *Ecology*. 2. Aufl. - Blackwell Scientific Publications, Boston: 945 S.
- BRIAND, F. & J. E. COHEN, 1987: Environmental correlates of food chain length. - *Science* 238: 956-960.
- BOWLBY, J. N. & J. C. ROFF, 1986: Trophic structure in southern Ontario streams. - *Ecology* 67: 1670-1679.
- CONNELL, J. H., 1983: On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. - *Am. Nat.* 122: 661-696.
- CRAWLEY, M. J., 1983: *Herbivory*. - Blackwell, Oxford: 437 S.
- CRAWLEY, M. J., 1989: Insect herbivores and plant population dynamics. - *Ann. Rev. Entomol.* 34: 531-564.
- ELLENBERG, H. (ed.), 1973: *Ökosystemforschung*. - Springer-Verlag, Berlin: 280 S.
- ELLENBERG, H., 1988: *Vegetation ecology of Central Europe*. 4. Aufl. - Cambridge University Press, Cambridge: 731 S.
- FEENY, P., 1976: Plant apparency and chemical defense. - *Recent Adv. Phytochem.* 10: 1-40.
- FRETWELL, S. D., 1977: The regulation of plant communities by food chains exploiting them. - *Perspect. Biol. Med.* 20: 169-185.
- FRETWELL, S. D., 1987: Food chain dynamics: the central theory of ecology? - *Oikos* 50: 291-301.
- FUNKE, W., 1973: Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. - In: H. ELLENBERG (ed.): *Ökosystemforschung*. Springer-Verlag, Berlin: 143-164.
- GATES, D., 1971: The flow of energy in the biosphere. - *Sc.Amer.* 224: 89-100.
- GILLER, P. S., 1984: *Community structure and the niche*. - Chapman and Hall, London: 176 S.
- HAIRSTON, N. G., SMITH, F. E. & L. B. SLOBODKIN, 1960: Community structure, population control, and competition. - *Am. Nat.* 94: 421-425.
- HANSKI, I., 1991: The functional response of predators: worries about scale. - *TREE* 6: 141-142.
- HANSSON, L., 1984: Predation as a factor causing extended low densities in microtine cycles. - *Oikos* 43: 255-256.
- HARNISCHMACHER, M., 1988: Möglichkeiten und Durchführung extensiver Nutzungs- und Pflegeformen auf Trockenhängen der südlichen Frankenalb aus der Sicht des Naturschutzes. - *Schriftenreihe Bayer. Landesamt f. Umweltschutz* 84: 115-123.
- HENTTONEN, H., OKSANEN, T., JORTIKKA, A. & V. HAUKISALMI, 1987: How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga? - *Oikos* 50: 353-365.
- HOLLING, C. S., 1959: The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the european pine sawfly. - *Can. Entomol.* 91: 293-320
- HOWE, H. F. & L. C. WESTLEY, 1988: *Ecological relationships of plants and animals*. - Oxford University Press, New York und Oxford: 273 S.
- KITCHING, R. L. & S. L. PIMM, 1985: The length of food chains: phytotelmata in Australia and elsewhere. - *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 14: 123-140.
- MCNAUGHTON, S. J., 1983: Compensatory plant growth as a response to herbivory. - *Oikos* 40: 329-336.
- MOSS, R., WATSON, A. & J. OLLASON, 1982: *Animal population dynamics*. - Chapman and Hall, London, New York: 80 S.
- MURDOCH, W. W., 1966: 'Community structure, population control, and competition' - a critique. - *Am. Nat.* 100: 219-226.
- ODUM, E. P. & L. J. BIEVER, 1984: Resource quality, mutualism, and energy partitioning in food chains. - *Am. Nat.* 124: 360-376.
- OKSANEN, L., 1988: Ecosystem organization: mutualism and cybernetics or plain Darwinian struggle for existence? - *Am. Nat.* 131: 424-444.
- OKSANEN, L., 1990a: Exploitation ecosystems in seasonal environments. - *Oikos* 57: 14-24.

- OKSANEN, L., 1990b: Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity. - In: J. B. GRACE & G. D. TILMAN (eds.): Perspectives on plant competition. Academic Press, New York: 445-474.
- OKSANEN, L. & L. ERICSON, 1987: Concluding remarks: trophic exploitation and community structure. - *Oikos* 50: 417-422.
- OKSANEN, L., FRETWELL, S. D., ARRUDA, J. & P. NIEMELÄ, 1981: Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. - *Am. Nat.* 118: 240-261.
- OKSANEN, T., 1990: Exploitation ecosystems in heterogeneous habitat complexes. - *Evol. Ecol.* 4: 220-234.
- PAINE, R. T., 1966: Food web complexity and species diversity. - *Am. Nat.* 100: 65-75.
- PERSSON, L., DIEHL, S., JOHANSSON, L., ANDERSSON, G. & S. F. HAMRIN, 1992: Trophic interactions in temperate lake ecosystems: a test of food chain theory. - *Am. Nat.* 140: 59-84.
- PIMM, S. L., 1982: Food webs. - Chapman and Hall, London: 219 S.
- POKKI, J., 1981: Distribution, demography and dispersal of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in the Tvärminne archipelago, Finland. - *Acta Zool. Fennica* 164: 1-48.
- POLIS, G. 1991: Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. - *Am. Nat.* 138: 123-155.
- POMEROY, D. & M. W. SERVICE, 1986: Tropical Ecology. - Longman, Harlow: 233 S.
- POWER, M. E., 1992: Top down and bottom up forces in food webs: Do plants have primacy? - *Ecology* 73: 733-746.
- PRICE, P. W., BOUTON, C. E., GROSS, P., MCPHERON, B. A., THOMPSON, J. N. & A. E. WEIS, 1980: Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65
- RHOADES, D. F. & R. G. CATES, 1976: Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. - *Recent Adv. Phytochem.* 10: 168-213.
- ROSENZWEIG, M. L., 1971: Paradox of enrichment; destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. - *Science* 171: 385-387.
- ROSENZWEIG, M. L., 1973: Exploitation in three trophic levels. - *Am. Nat.* 107: 275-294.
- ROSENZWEIG, M. L., 1977: Aspects of biological exploitation. - *Quarterly Review of Biology* 52: 371-380.
- ROSENZWEIG, M. L. & R. H. MACARTHUR, 1963: Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. - *Am. Nat.* 97: 209-223.
- SCHOENER, T. W., 1983: Field experiments on interspecific competition. - *Am. Nat.* 122: 240-285.
- SCHNEIDER, M., 1990: The impact of winter grazing by voles on an experimental community of boreal forest field layer plants. - Diplomarbeit an der Fakultät für Biologie der Julius-Maximilians-Universität, Würzburg: 81 S.
- STERN, H., BIBELRIETHER, H., BURSCHEL, P., PLOCHMANN, R., SCHRÖDER, W. & H. SCHULZ, 1979: *Rettet den Wald*. - Kindler Verlag, München: 393 S.
- TANSLEY, A. G., 1935: The use and abuse of vegetational concepts and terms. - *Ecology* 16: 284-307.
- TISCHLER, W., 1990: *Ökologie der Lebensräume*. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 356 S.
- WALTER, H., 1984: *Vegetation und Klimazonen*. - UTB Ulmer, Stuttgart: 382 S.
- WHITE, T. C.R., 1978: The importance of a relative shortage of food in animal ecology. - *Oecologia* 33: 71-86.
- WIENS, J. A., 1976: Population responses to patchy environments. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 81-120.
- WILBUR, H., 1988: Interactions between growing predators and growing prey. - In: EBENMANN, B. & L. PERSSON (eds.): *Size structured populations: ecology and evolution*. Springer-Verlag, Berlin et al.: 157-172.

Adressen

Doris Grellmann
Department of Ecological Botany
University of Umeå

Michael Schneider
Department of Animal Ecology
University of Umeå

S - 901 87 Umeå

S - 901 87 Umeå

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [21_1992](#)

Autor(en)/Author(s): Schneider Michael, Grellmann Doris

Artikel/Article: [Konkurrenz und Prädation in natürlichen Systemen: die Theorie der Ausbeutungs-Ökosysteme \(Theory of Exploitation Ecosystems\) 71-77](#)