

Modellierung - Übersicht

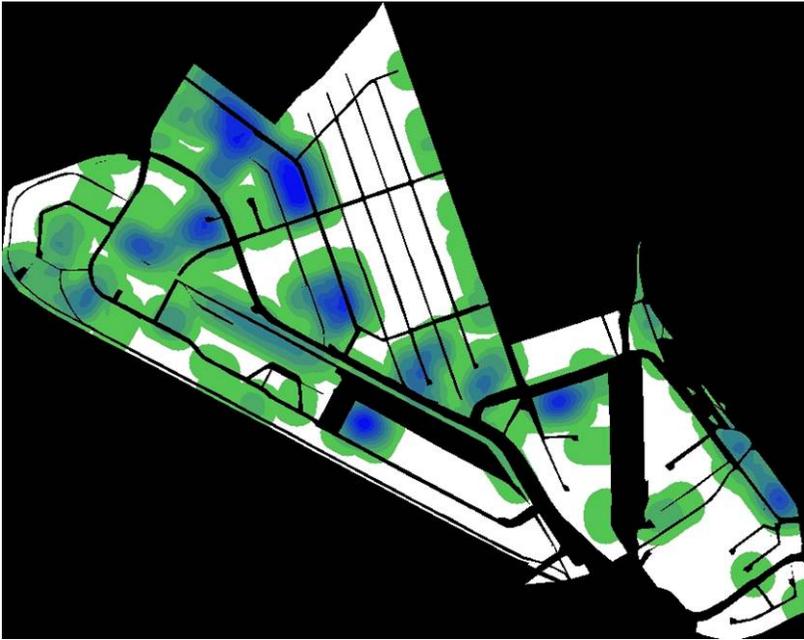


Abb. 1. Flächendeckende Karte einer Landschaftskontext-Variable, wie sie in Schritt D des Landschaftsmodells erzeugt wird (s. Abb. 3).

Das TP Modellierung führte die Ergebnisse der übrigen TEMPO Teilprojekte zusammen.

In einem **Landschaftsmodell** wurden die auf Punktdaten basierenden Habitatmodelle aus den TP Pflanzen- und Tierökologie in die Fläche übertragen. So wurde es ermöglicht, Szenarien unterschiedlicher raum-zeitlicher Konfiguration von Stadtbrachen im Hinblick auf ihre Biodiversität zu untersuchen. Daraus konnten konkrete naturschutzfachliche Empfehlungen und allgemeine Aussagen zur Optimierung von Brachflächenanteilen und Brachflächen-Turnoverraten in Gewerbegebieten abgeleitet werden.

Die statischen Habitatmodelle des Landschaftsmodells gehen davon aus, dass geeignete Flächen immer besiedelt sind. Dagegen berücksichtigten wir in einem **dynamischen Metapopulationsmodell** u. a. auch die Kolonisationswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit von Flächenkonnektivität und Ausbreitungsfähigkeit der Art. Außerdem hatten Subpopulationen auch auf geeigneten Flächen eine gewisse Aussterbe-Wahrscheinlichkeit.

(1) Landschaftsmodell – Grundlagen I

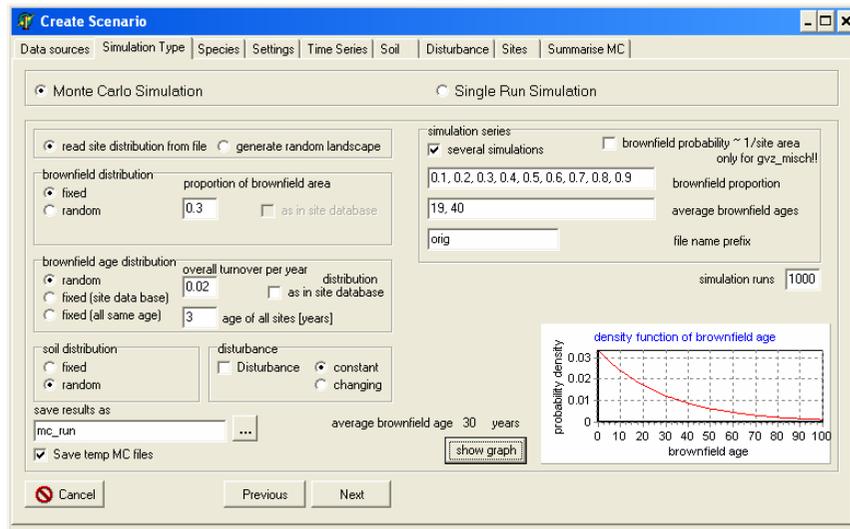


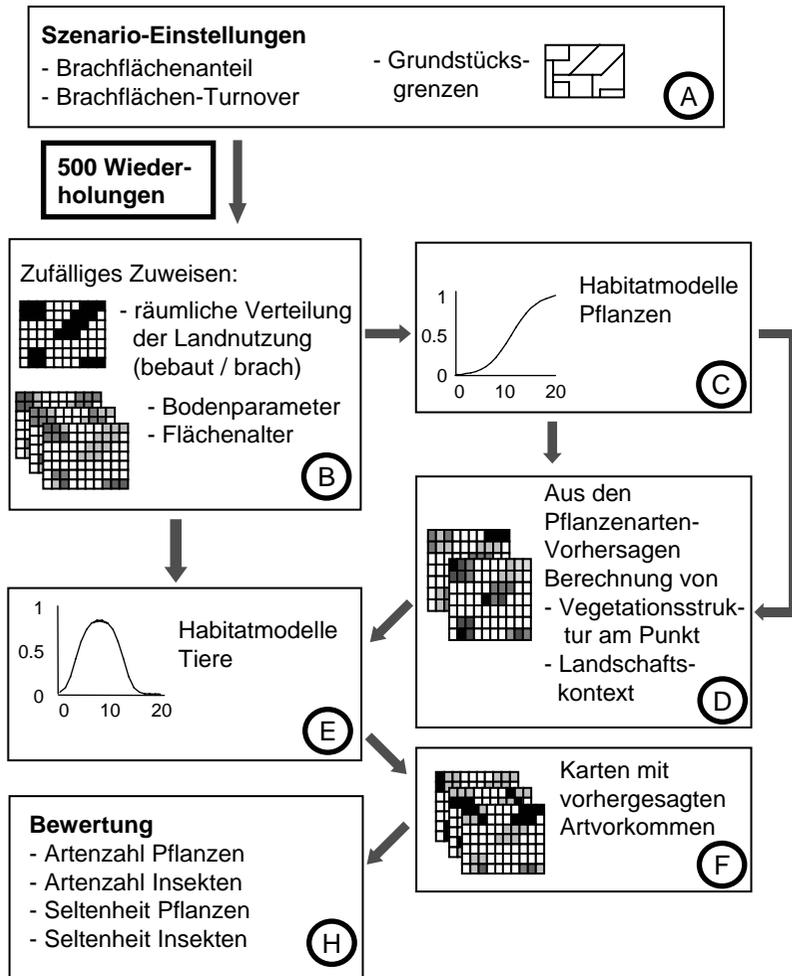
Abb. 2. Benutzeroberfläche des Landschaftsmodells.

Das Landschaftsmodell bietet die Möglichkeit, den Einfluss verschiedener Parameter wie Brachflächen-Turnover oder Brachflächenanteil auf die Artengemeinschaft zu untersuchen. Es hat eine graphische Oberfläche, über die die Einstellungen für diese Parameter vorgenommen werden (Abb. 2).

Als Grundlage für das Landschaftsmodell wurde das gesamte Untersuchungsgebiet in Rasterzellen von 12,5 m x 12,5 m aufgeteilt. Alle Berechnungen werden immer für jede einzelne Rasterzelle durchgeführt.

Als Datengrundlage für das Landschaftsmodell standen die an den Untersuchungspunkten erhobenen Daten aus den Teilprojekten Pflanzen- und Tierökologie zur Verfügung. Für eine flächige Vorhersage der Artvorkommen benötigt das Landschaftsmodell jedoch **flächendeckende Informationen** zu den relevanten Umweltparametern. Einige der erklärenden Variablen in den Habitatmodellen, die nur durch aufwändige Kartierung bereitgestellt werden können, mussten daher durch einfachere ersetzt werden.

(2) Landschaftsmodell – Grundlagen II



Alle Parameter, welche die Brachfläche direkt betreffen (z.B. Alter, Störung), waren unproblematisch, da sie bekannt sind oder aber innerhalb der zu untersuchenden Szenarien vorgegeben wurden. Schwierigkeiten bereitete jedoch die Vegetationsstruktur am Plot, die eine überragende Bedeutung für das Vorkommen der untersuchten Insektenarten hatte. Um diese starke Beziehung dennoch abbilden zu können, wurden die Vorkommenswahrscheinlichkeiten aller modellierten Pflanzenarten zu einer neuen Variablen zusammengefasst und diese in die Insektenmodelle integriert. Die Zusammenfassung zu einer neuen erklärenden Variable geschah mit dem Verfahren Partial Least Squares (PLS), welches ähnlich einer Hauptkomponentenanalyse die einzelnen unabhängigen Variablen in neue Faktoren transformiert.

Klassifikationsbäumen wurden benutzt, um aus den Vorkommenswahrscheinlichkeiten der Pflanzen, die mittels der Habitatmodellen berechnet wurden, die für die Ermittlung des Landschaftskontextes notwendigen Vegetationstypen zu erzeugen. Alle Habitatmodelle wurden schließlich ähnlich dem Verfahren, welches schon für die Insektenmodelle im TP Tierökologie benutzt wurde, neu berechnet.

Insgesamt konnten die Vorkommen von 37 Pflanzen- und 43 Insektenarten (davon 36 Zikaden- und 7 Heuschreckenarten) mit dem Landschaftsmodell vorhergesagt werden.

Abb. 3. Schematische Darstellung der Abläufe im Landschaftsmodell.

(3) Landschaftsmodell – simulierte Szenarien

Unter-suchung	A (Turnover & Alter)	B (statisch vs. dynamisch)	C (Flächen-größe)
Anzahl Szenarien	45	14	18
Flächen-alter bei Wieder-bebauung	5 Stufen (3,6,10,15,20 Jahre)	dynamisch: 5 Stufen, statisch: 9 Stufen	10 Jahre
Brachflä-chenanteil	9 Stufen (10%-90%)	40%	6 Stufen (40%-90%)
Grund-stücks-größe	wie im U.gebiet 2003	wie im U.gebiet 2003	3 Stufen: wie im U.gebiet 2003, "groß", "klein"
bewertete Parameter	Biodiversität, Seltenheit, Reaktion Einzelarten	Biodiversität	Biodiversität, Seltenheit

Tab. 1. Untersuchungsansätze im Landschaftsmodell.

Flächenalter [Jahre]	3	6	10	15	20	30	40
Flächen-Turnover	0.3	0.2	0.1	0.07	0.05	0.03	0.025
Gebäude- (25% brach)	9	18	30	45	60	91	120
alter (40% brach)	4.5	9	15	22.5	30	45	60

Tab. 2. Flächen-Turnover und entsprechendes mittleres Alter, das Brachflächen erreichen, bevor sie wieder bebaut werden. Auch die sich daraus ergebenden Alter, die Gebäude erreichen, sind für 2 unterschiedliche Brachflächenanteile angegeben. Entsprechend den Geländedaten war das maximale Alter für Brachflächen auf 50 Jahre festgelegt.

In drei Untersuchungen haben wir die Einflüsse von Brachflächen-Turnover und Brachflächenanteil (Untersuchung A), statischer vs. dynamischer Landnutzung (B) und Grundstücksgröße (C) simuliert. Innerhalb jeder Untersuchung gab es dabei mehrere **Szenarien** mit jeweils anderen Einstellungen für Turnover, Brachflächenanteil und Grundstücksgröße (Tab. 1). Jedes Szenario wurde mit 500 Wiederholungen simuliert. Alle Ergebnisse wurden dann über diese 500 Wiederholungen gemittelt.

Der **Brachflächen-Turnover** gibt an, welcher Anteil der Brachflächen jedes Jahr bebaut wird; daraus ergibt sich das mittlere Alter, das Brachflächen erreichen, bevor sie wieder bebaut werden (Tab. 2). Das Alter der einzelnen Flächen ist dabei exponentiell um diesen mittleren Alterswert verteilt. Die Lage der Brachflächen wurde zufällig verteilt.

Die Ergebnisse wurden im Hinblick auf drei Parameter bewertet. (1) **Biodiversität** als Summe der insgesamt vorkommenden Arten. (2) **Seltenheit**: Jeder Art wurde ein regionaler Seltenheitswert zwischen 1 (sehr häufig) und 5 (sehr selten) zugewiesen. Für jede Art wurde dieser Wert mit der Anzahl der besiedelten Rasterzellen multipliziert. Die resultierenden Werte wurden aufsummiert, durch die Anzahl der Rasterzellen geteilt und durch Teilen durch die Summe der Seltenheitswerte aller beteiligten Arten normalisiert. (3) Die **Reaktion der Einzelarten** wurde als Anteil der von der Art besiedelten Rasterzellen berechnet.

(4) Landschaftsmodell A – Einfluss von Brachflächenanteil und Turnover I

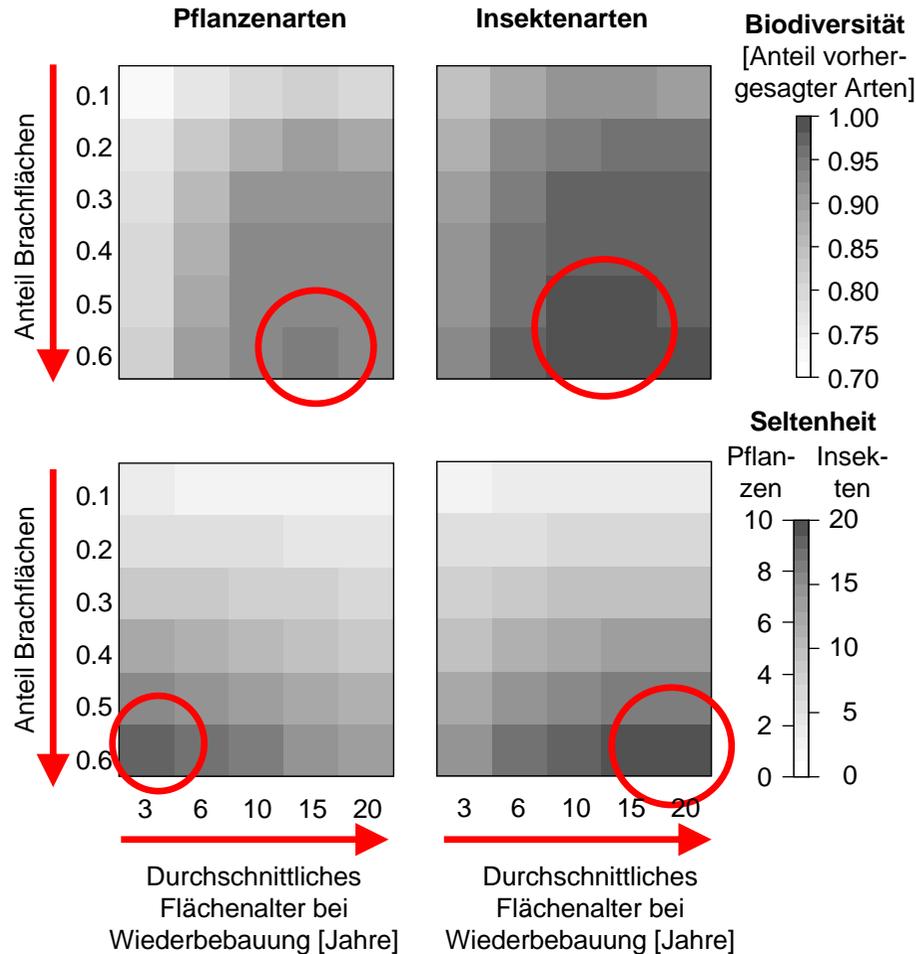


Abb. 4. Einfluss von Brachflächenanteil und Turnover auf Biodiversität (oben) und Seltenheit (unten) der modellierten Pflanzenarten (links) u. Insektenarten (rechts). Rot eingekreist die Kombination aus Brachflächenanteil und Turnover, bei der Biodiversität bzw. Seltenheit am höchsten sind.

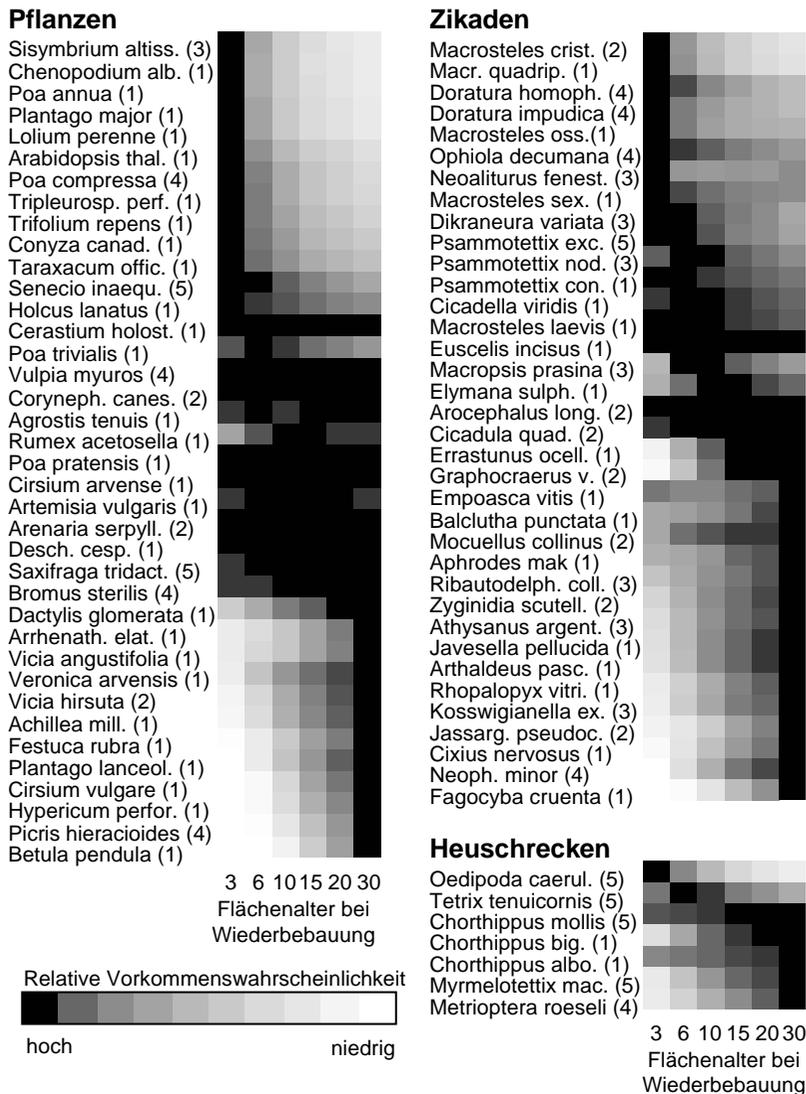
Um den Einfluss von Brachflächenanteil und Brachflächen-Turnover herauszuarbeiten (Untersuchung A), haben wir 45 Szenarien mit unterschiedlichen Kombinationen dieser beiden Szenarien simuliert (Tab. 1).

Die **Biodiversität** stieg sowohl bei den Pflanzen als auch bei den Insekten mit steigendem Brachflächenanteil und Brachflächenalter.

Für die Pflanzen nahm die durchschnittliche **Seltenheit** mit schneller werdendem Turnover zu. Viele regional seltene Arten profitierten also vom Vorhandensein vieler junger Flächen. Im Gegensatz dazu nahm der Seltenheitswert der Insekten mit zunehmendem Turnover ab. Die Mehrheit der regional seltenen Insekten wurden somit von einer höheren Anzahl von Flächen fortgeschrittener Sukzessionsstadien begünstigt. Der Brachflächenanteil hatte jeweils einen positiven Einfluss auf die Seltenheit.

Die Simulationsergebnisse zeigten, dass bei einem Brachflächenanteil von etwa 40 % und einem mittlere Alter der Flächen von ca. 10 – 15 Jahren für ein Maximum an Arten Lebensraum zur Verfügung steht und gerade auch die seltenen Arten ausreichend geeigneten Lebensraum finden. Bei dieser Konfiguration würde die mittlere Lebensdauer der genutzten Flächen und damit der Gebäude etwa 22 Jahre betragen, wobei einige einen deutlich längeren Zeitraum erhalten blieben und andere kurzlebiger wären.

(5) Landschaftsmodell A – Einfluss von Brachflächenanteil und Turnover II



Auf Ebene der **Einzelarten** zeigten sich sehr unterschiedliche Reaktionen auf den Brachflächen-**Turnover** (Abb. 5). Die Arten können in 4 Gruppen eingeteilt werden: (1) Arten, die schnellen Turnover bevorzugen (z. B. *S. inaequidens*), (2) Arten, die mittleren Turnover bevorzugen (z. B. *C. viridis* oder *Poa trivialis*), (3) Arten, die langsamen Turnover bevorzugen (z. B. *A. makarovi*) und (4) Arten, die keine Reaktion auf den Turnover zeigen (z.B. *Poa pratensis*). Daraus wird deutlich, dass es keine Turnoverrate gibt, von der alle Arten gleichermaßen profitieren.

In Bezug auf die **Seltenheit** konnte auf Artebene kein eindeutiger Trend ausgemacht werden. Allerdings kamen lokal seltene Zikaden hauptsächlich bei geringem durchschnittlichen Flächenalter vor. Dies steht im Widerspruch zu den Ergebnissen auf Ebene der Artengemeinschaft, wo der Seltenheitswert mit zunehmendem Flächenalter anstieg. Dieser Unterschied zwischen Betrachtung von Einzelarten und der ganzen Artengemeinschaft zeigt, dass Biodiversitätsmaße wie etwa die Artenzahl alleine den Einfluss von Parametern nur unzureichend beschreiben. Dies bestätigt die Ergebnisse aus dem TP Tierökologie.

Abb. 5. Reaktion der Einzelarten auf unterschiedlichen Brachflächen-Turnover. Der Brachflächenanteil lag hier bei 40%. In Klammern regionale Seltenheit (5 = regional sehr selten)

(6) Landschaftsmodell B – Landnutzung statisch vs. dynamisch

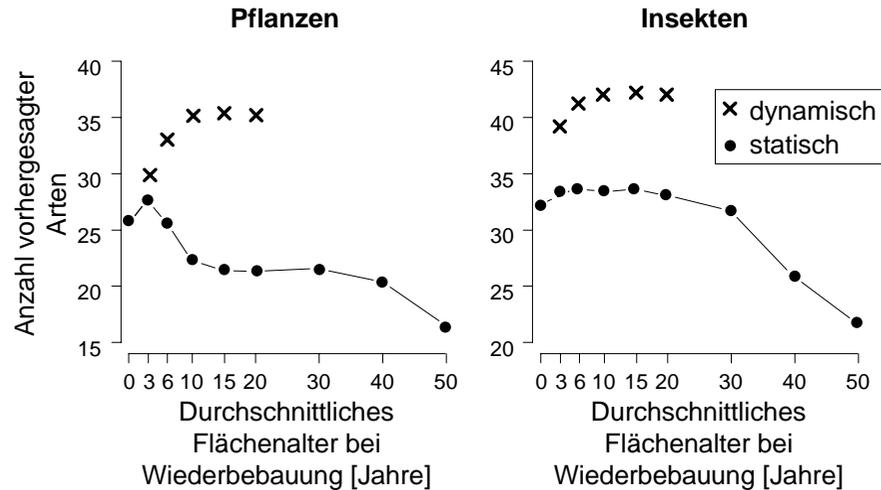


Abb. 6. Vorhergesagte Artenzahl von Pflanzen (links) und Insekten (rechts) bei dynamischer und statischer Landnutzung.

In Untersuchung B haben wir den Einfluss von **statischer und dynamischer Landnutzung** auf den **Artenreichtum** quantifiziert. Dabei veränderten sich für die Szenarios der **statischen Landnutzung** die Flächennutzung über die Zeit nicht, bebaute Flächen blieben also bebaut und Brachflächen un bebaut. Dabei hatten alle Flächen exakt das gleiche Alter. Eine solch statische Anordnung würde etwa entstehen, wenn bestimmte Flächen für den Naturschutz reserviert und mit Pflegemaßnahmen in einem entsprechenden Sukzessionsstadium konserviert würden. Bei der **dynamische Landnutzung** dagegen wurde ein gewisser Anteil von Brachflächen jedes Jahr in Nutzung genommen, während ein Teil der genutzten Flächen brach fiel. Für die statische Landnutzung simulierten wir 9, für die dynamische 5 Szenarien mit jeweils unterschiedlichen Turnover-Raten.

Die statische Landnutzung hatte sowohl auf die Pflanzen- als auch auf die Insektenarten einen negativen Einfluss (Abb. 6). Im Vergleich mit dem jeweiligen dynamischen Szenario war der Artenreichtum immer geringer. In den statischen Szenarios sank die Artenzahl mit zunehmendem Flächenalter dramatisch, wobei dieser Effekt bei den Pflanzen schon nach 10 Jahren auftrat und damit sehr viel schneller als bei den Insekten (40 Jahre). Daraus wird deutlich, wie sehr die Biodiversität auf eine dynamische Nutzung angewiesen ist, da nur so ein räumliches Nebeneinander unterschiedlicher Sukzessionsstadien und damit unterschiedlicher Habitats gewährleistet ist.

(7) Landschaftsmodell C – Einfluss der Flächengröße

	„original“	„klein“	„groß“
Mittelwert	2.58	0.95	8.67
Minimum	0.11	0.11	4.68
Maximum	12.1	1.98	13.39

Tab. 3. Verteilung der Grundstücksgrößen [ha] in den Einstellungen „original“, „mittel“ und „groß“.

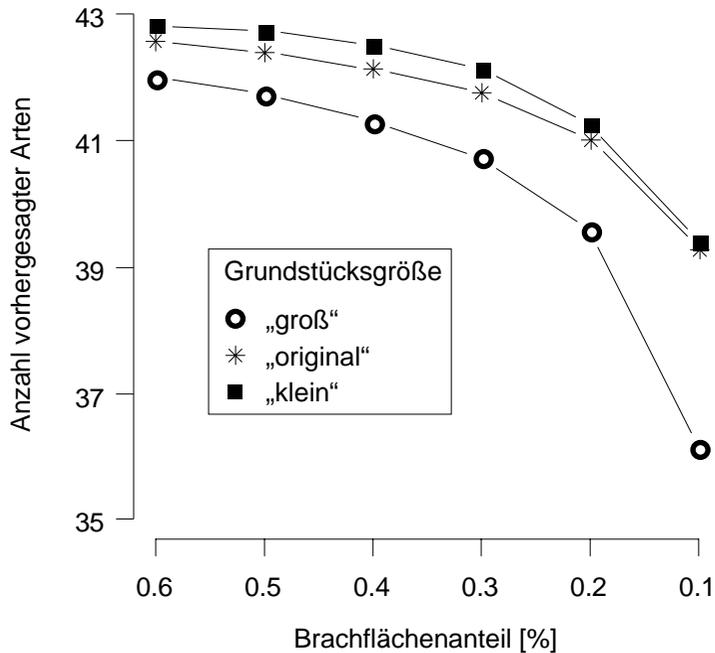


Abb. 7. Einfluss von Grundstücksgröße und Brachflächenanteil auf die Anzahl vorhergesagter Insektenarten. Der Einfluss auf die Anzahl der Pflanzenarten (nicht dargestellt) ist vergleichbar.

In Untersuchung C haben wir den Einfluss unterschiedlicher **Grundstücksgrößen** analysiert. Dabei untersuchten wir 3 verschiedene Verteilungen der Grundstücksgrößen (Tab. 3): (1) „original“, d.h. wie im Untersuchungsgebiet 2003, (2) „klein“, d.h. viele kleine Flächen, (3) „groß“, d.h. wenige sehr große Flächen. Für jede Größeneinstellung haben wir 6 unterschiedliche Brachflächenanteile simuliert, insgesamt also 18 Szenarien (Tab. 1).

Die niedrigsten Artenzahlen fanden sich bei großen Grundstücken, besonders bei geringem Brachflächenanteil (Abb. 7). Kleine Grundstücke sowie die originalen Grundstücksgrößen führten fast zu identischen Ergebnissen. Dies galt sowohl für Pflanzen also auch für Insekten. Die Seltenheit entwickelte sich nach dem selben Muster (nicht dargestellt).

Insgesamt waren also eher kleinere Grundstücke günstiger für die modellierten Arten. Dies liegt darin begründet, dass kleinere Grundstücke zugleich auch eine größere Anzahl an Grundstücken bedeuten. Dies wiederum erhöht die Chance, dass für jede Art zu jedem Zeitpunkt geeignetes Habitat vorhanden ist. Allerdings ist zu beachten, dass die Populationen kleinerer Lebensräume deutlich anfälliger und damit weniger überlebensfähig sein können.

(8) Metapopulationsmodell – Grundlagen

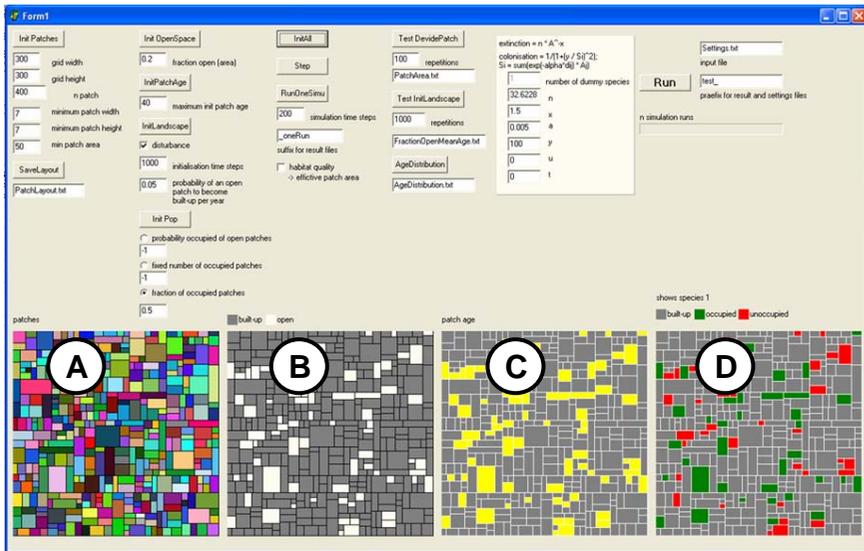


Abb. 8. Benutzeroberfläche des Landschaftsmodells.

- A: Virtuelle Landschaft mit 400 Grundstücken unterschiedlicher Größe
- B: Lage der Brachflächen (weiß) und der bebauten Flächen (grau)
- C: Alter der Brachflächen (hier: alles gleiches Alter)
- D: Von Art 1 besiedelte (grün) und unbesiedelte (rot) Brachflächen

In einem **dynamischen Metapopulationsmodell** untersuchen wir das Überleben von Arten und die Biodiversität in Abhängigkeit **landschaftsbezogener Faktoren** (Brachflächen-Turnover und Brachflächenanteil) und **artbezogener Faktoren** (Lage und Breite der ökologischen Nischen der Arten auf dem Sukzessionsgradienten).

Unsere Untersuchungen führten wir in einer **virtuellen Landschaft** mit einem räumlichen Ausmaß von 200 x 200 Einheiten durch. Diese Landschaft war in 400 **Patches** (=Flächen) unterschiedlicher Größe unterteilt. Jeder Patch war in einem Zeitschritt entweder bebaut oder unbebaut. Die unbebauten Patches stellten potenzielles Habitat dar.

In jedem simulierten Zeitschritt (=1 Jahr) starb die Population eines besiedelten Patches in Abhängigkeit von Patchgröße und Habitatqualität (= Sukzessionsalter) mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit aus. Unbesiedelte Patches wurden in Abhängigkeit ihrer Entfernung zu den anderen besiedelten Patches, Patchgröße und Habitatqualität mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit neu besiedelt. Flächen-Turnover schließlich zerstörte bestehendes potentielles Habitat durch Bebauung, während neues Habitat durch Brachfallen entstand.

Jedes Szenario wurde jeweils über 100 Zeiteinheiten (Jahre) mit jeweils 500 Wiederholungen simuliert.

(9) Metapopulationsmodell – simulierte Szenarien

Untersuchung	A	B	C
	Flächen-Turnover & ökologische Nische	Flächen-Turnover & Variabilität der Flächengröße	Flächen-Turnover & Flächenanteil
Bezugsgröße	Einzelarten	Einzelarten	Biodiversität
Anzahl Arten	5	1	12
Optimum	2,10, 35 Jahre	35 Jahre	2, 10, 35 Jahre
Nischenbreite	7 Jahre; für Optimum 35 auch 5 u. 9	7 Jahre	7 Jahre
Flächenalter	4-400 Jahre	4-400 Jahre	4-400 Jahre
Brachflächenanteil	0.25	0.25	0.1-0.4
Median und Spanne der Patchgrößen	90 [49-715]	100 [100-100], 90 [49-715], 75 [9-1566]	90 [49-715]

Tab. 4. Untersuchungsansätze mit dem Metapopulationsmodell.

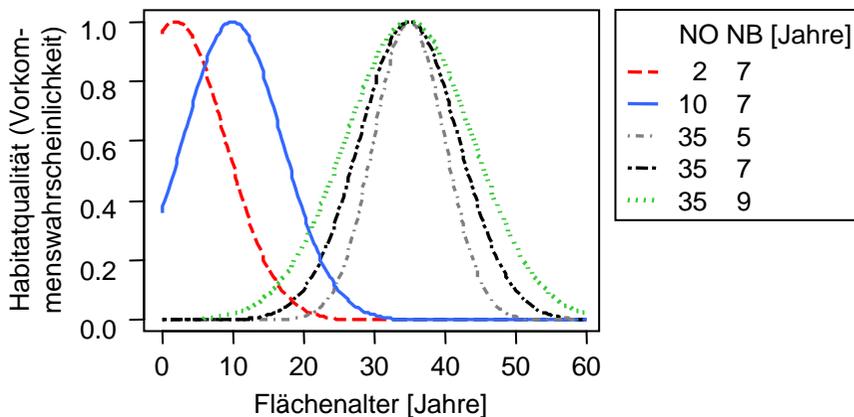


Abb. 9. Nischenoptima (NO) und Nischenbreiten (NB) der in Untersuchung A simulierten Arten.

In **3 Untersuchungen** betrachteten wir unterschiedliche Aspekte. Dabei simulierten wir verschiedene **virtuelle Arten**, die sich in ihren **ökologischen Ansprüchen** unterschieden (Tab. 4). Auf dem Sukzessionsgradienten (= Flächenalter) hatten diese Arten sowohl unterschiedliche Nischenoptima (NO) als auch unterschiedliche Nischenbreiten (NB). Stellvertretend für Arten früher, mittlerer und später Sukzessionsstadien wählten wir Optima von 2, 10 und 35 Jahren. Die Nischenbreiten lagen bei 5, 7 und 9 Jahren.

Der **Brachflächenanteil** wurde in unterschiedlichen Szenarien zwischen 10 % und 40 % variiert, der **Brachflächen-Turnover** zwischen 0.25 und 0.0025, was bedeutet, dass die Flächen im Schnitt ein Alter zwischen 4 und 400 Jahren erreichen, bevor sie wieder bebaut werden.

Zudem variierten wir die Spannweite der **Flächengrößen** zwischen keiner (alle Flächen gleich groß), mittel und hoch.

(10) Metapopulationsmodell A – Flächen-Turnover & ökologische Nische

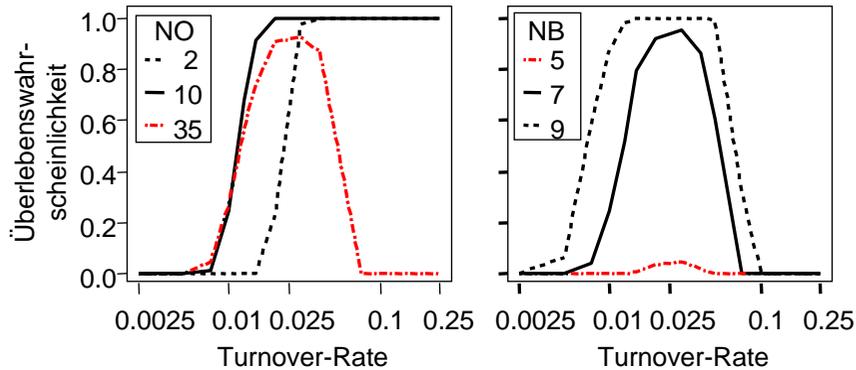


Abb. 10. Überlebenswahrscheinlichkeit der Metapopulation in Abhängigkeit des Flächen-Turnovers. Links für unterschiedliche Optima (bei Nischenbreite = 7), rechts für unterschiedliche Nischenbreiten (bei Optimum = 35). Brachflächenanteil = 0.25.

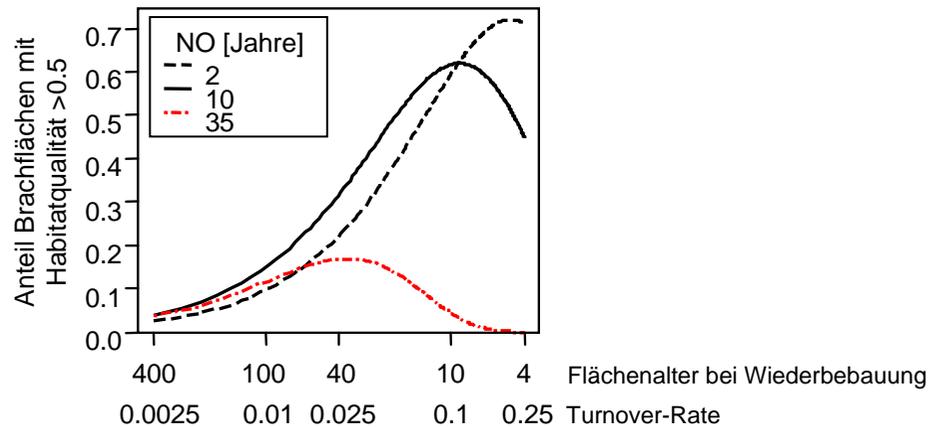
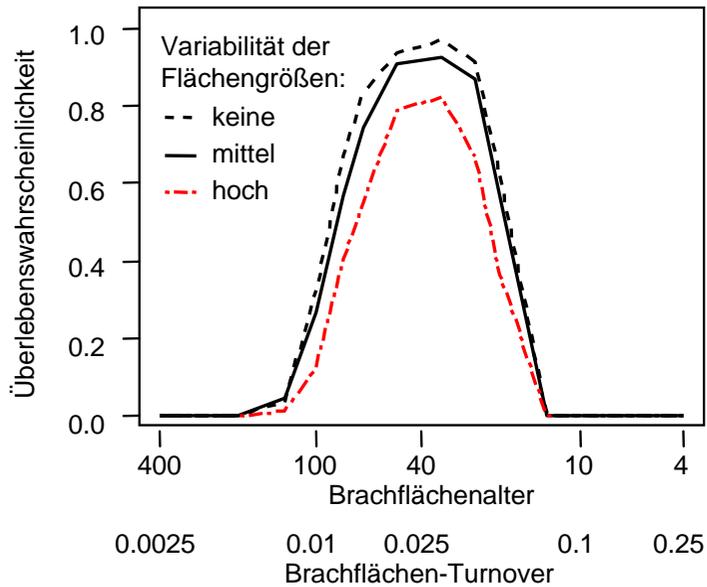


Abb. 11. Anteil von Brachflächen mit Habitatqualität >0.5 in Abhängigkeit des Flächen-Turnovers. Dargestellt sind 3 verschiedene Nischenoptima (NO). Nischenbreite = 7.

Bei sehr langsamem Flächen-Turnover überlebte die Metapopulation bei keiner der simulierten Arten, unabhängig von der Lage des Nischenoptimums (Abb. 10 links). Alle Arten brauchen also eine gewisse Dynamik. Die Art junger Sukzessionsstadien (NO = 2) überlebte immer, wenn der Flächen-Turnover höher als 0.2 war, die Flächen also ein mittleres Alter von 5 Jahren erreichen, bevor sie wieder bebaut werden. Die Art mittlerer Sukzessionsstadien überlebte auch bei noch langsameren Turnover-Raten immer. Dagegen hatte die Metapopulation der Art mit Optimum 35 Jahre nur dann eine hohe Überlebenswahrscheinlichkeit, wenn die Flächen im Schnitt ein Alter von 25 – 100 Jahren erreichten. Die Art mittlerer Sukzessionsstadien zeigte sich also am tolerantesten gegenüber unterschiedlichen Turnover-Raten. Arten später Sukzessionsstadien scheinen dagegen in sehr dynamischen Habitaten ebenso einen Nachteil zu haben wie in sehr undynamischen. Dies liegt daran, dass der Anteil geeigneter Flächen für sie immer gering ist, während für die Arten früher und mittlerer Sukzessionsstadien viele geeignete Flächen zur Verfügung stehen (Abb. 11).

Je weiter die Nischenbreite, desto weiter war auch der Bereich tolerierter Turnover-Raten (Abb. 10 rechts). Eine sehr geringe Nischenbreite erlaubte dagegen praktisch nie ein sicheres Überleben. Besonders sensibel sind also Arten, die sehr eng an ein ganz bestimmtes Sukzessionsstadium gebunden sind.

(11) Metapopulationsmodell B – Flächen-Turnover & Spanne der Flächengrößen



Die Variabilität der Flächengrößen hatte einen signifikanten Einfluss auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Metapopulation. Die beiden Szenarien „keine Variabilität“ (also alle Flächen gleich groß) und „mittlere Variabilität“ unterschieden sich zwar kaum. Bei hoher Variabilität lag die Überlebenswahrscheinlichkeit jedoch bei allen Turnover-Raten deutlich niedriger (Abb. 12). Dies liegt darin begründet, dass es hier zu Situationen kommen kann, in denen nur *sehr* kleine Flächen mit entsprechend hoher Aussterbewahrscheinlichkeit ein geeignetes Flächenalter aufweisen.

Abb. 12. Überleben der Metapopulation für unterschiedliche Streubreiten der Flächengrößen in Abhängigkeit des Flächen-Turnovers. Keine Streubreite: alle Flächen haben die gleiche Größe (100), mittlere Streubreite: Median: 90, Spanne 49-715, hohe Streubreite: Median: 75, Spanne: 9-1566. Nischenoptimum: 35 Jahre, Nischenbreite: 7 Jahre, Anteil offener Flächen: 0.25%.

(12) Metapopulationsmodell C – Flächen-Turnover & Brachflächenanteil

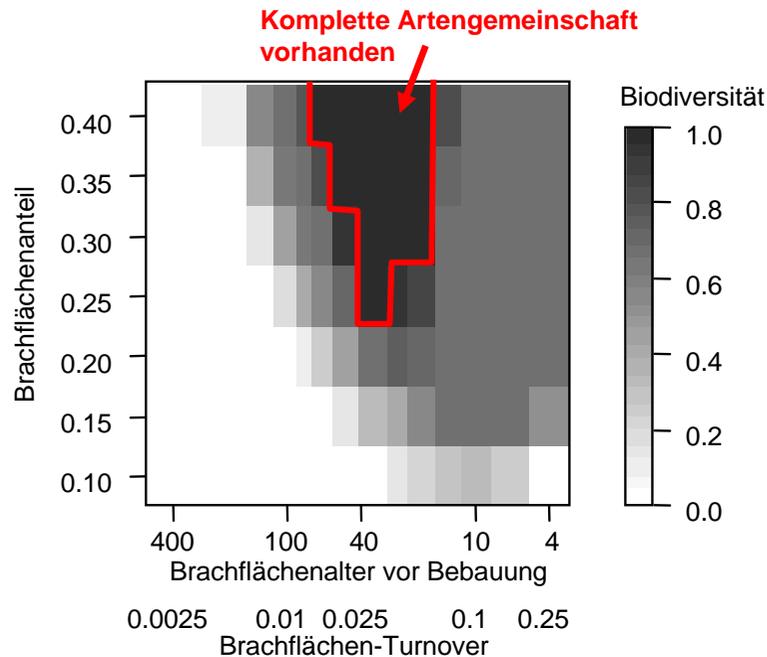


Abb.13. Biodiversität von 12 Arten unterschiedlicher Ausbreitungsfähigkeit und Nischenoptima. Dabei wurden die Überlebenswahrscheinlichkeiten der einzelnen Arten je Plot aufsummiert und normalisiert. Nischenbreite aller Arten: 7 Jahre.

Eine entscheidende Frage ist, wie sich Turnover-Raten und Brachflächenanteile auf die **Biodiversität**, also auf die Gesamtheit aller Arten mit ihren unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen auswirken. Dafür wurden die Simulationsergebnisse mehrerer Arten mit unterschiedlichen Nischenoptima und unterschiedlicher Ausbreitungsfähigkeit zusammengefasst und die Biodiversität bei unterschiedlichen Turnover-Raten und Brachflächenanteilen berechnet.

Die komplette simulierte Artengemeinschaft hatten nur bei einem Brachflächenanteil von mindestens 25% eine hohe Überlebenswahrscheinlichkeit (Abb. 13). Bei geringeren Anteilen gab es nicht für jede Art zu jedem Zeitpunkt Habitat in einem geeigneten Sukzessionsstadium. Optimal war es, wenn die Brachflächenalter ein mittleres Alter von etwa 30 Jahren erreichten, bevor sie wieder bebaut wurden. Bei höheren Brachflächenanteilen ermöglichte jedoch auch ein breiterer Turnover-Bereich hohe Biodiversität (Abb. 13, rot umrandeter Bereich).

Zu beachten ist, dass diese Aussagen nur für die simulierte Gemeinschaft zutreffen. Treten mehrere Arten mit ähnlicher ökologischer Nische auf, etwa viele Arten junger oder alter Sukzessionsstadien, wird sich ein anderes Bild zeigen.

Deutlich ist in jedem Fall: Völlig ohne Flächendynamik sterben alle simulierten Arten aus, bei zu hoher Dynamik können die Arten später Sukzessionsstadien nicht überleben.