Ökologie

Gymnasiale Oberstufe

PEARSON
Schule

Neil A. Campbell
Jane B. Reece
Thomas M. Smith
Robert L. Smith

Biologie für die Oberstufe

Themenband Ökologie

PEARSON Schule

ein Imprint von Pearson Education
München • Boston • San Francisco • Harlow, England
Don Mills, Ontario • Sydney • Mexico City
Madrid • Amsterdam

Bibliografische Information Der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über http://dnb.d-nb.de abrufbar.

Die Informationen in diesem Buch werden ohne Rücksicht auf einen eventuellen Patentschutz veröffentlicht. Warennamen werden ohne Gewährleistung der freien Verwendbarkeit benutzt. Bei der Zusammenstellung von Texten und Abbildungen wurde mit größter Sorgfalt vorgegangen. Trotzdem können Fehler nicht ausgeschlossen werden. Verlag, Herausgeber und Autoren können für fehlerhafte Angaben und deren Folgen weder eine juristische Verantwortung noch irgendeine Haftung übernehmen. Für Verbesserungsvorschläge und Hinweise auf Fehler sind Verlag und Autor dankbar.

Authorized translation from the English language edition, entitled BIOLOGY, 8th Edition by CAMPBELL, NEIL A.: REECE, JANE B., published by Pearson Education, Inc, publishing as Prentice Hall, Copyright © 2008 Pearson Education Inc.

GERMAN language edition published by PEARSON EDUCATION DEUTSCHLAND GMBH, Copyright © 2011.

Authorized translation from the English language edition, entitled ELEMENTS OF ECOLOGY, 6th edition, by SMITH, ROBERT LEO; SMITH, THOMAS M., published by Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2006 Pearson Education, Inc.

GERMAN language edition published by PEARSON EDUCATION DEUTSCHLAND GmbH, Copyright © 2011.

Fast alle Produktbezeichnungen und weitere Stichworte und sonstige Angaben, die in diesem Buch verwendet werden, sind als eingetragene Marken geschützt. Da es nicht möglich ist, in allen Fällen zeitnah zu ermitteln, ob ein Markenschutz besteht, wird das ®-Symbol in diesem Buch nicht verwendet.

10 9 8 7 6 5 4 3 2 1

13 12 11

ISBN 978-3-86894-906-3

© 2011 Pearson Schule
ein Imprint der Pearson Education Deutschland GmbH
Martin-Kollar-Straße 10–12, D-81829 München/Germany
Alle Rechte vorbehalten
www.pearson-schule.de

Lektorat:	Andra Riemhofer, ariemhofer@pearson.de
	Alice Kachnij, akachnij@pearson.de
Korrektorat:	Petra Kienle, Fürstenfeldbruck
Fachlektorat:	Petra Samusch, David Schmidt
Fachlektorat Lehrbuch (Campbell, Biologie):	Prof. Dr. Anselm Kratochwil, Prof. Dr. Renate Scheibe, Prof. Dr. Helmut Wieczorek
Übersetzung Lehrbuch (Campbell, Biologie):	Dr. Thomas Lazar, Dr. Monika Niehaus, Dr. Sebastian Vogel, Dr. Coralie Wink
Fachlektorat Lehrbuch (Smith/Smith, Ökologie):	Prof. Dr. Anselm Kratochwil
Übersetzung Lehrbuch (Smith/Smith, Ökologie):	Dr. Dietmar Zimmer, Dr. Sebastian Vogel
Einbandgestaltung:	Thomas Arlt, tarlt@adesso21.net
Fotonachweis:	Shutterstock New York, Copyright Andrejs Pidjass
Herstellung:	Martha Kürzl-Harrison, mkuerzl@pearson.de
Satz:	le-tex publishing services GmbH, Leipzig
Druck- und Verarbeitung:	Firmengruppe APPL, aprinta-druck, Wemding

Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis

1 Ökologie: Eine Einführung

1.1 Die Ökologie untersucht Lebewesen und ihre Lebensumwelt . . . 3
1.2 Die Bestandteile eines Ökosystems sind hierarchisch geordnet . . . 3
1.3 Die Ökologie hat eine bewegte Vergangenheit . . . 6
1.4 Die Ökologie hat eine enge Verbindung zu anderen Disziplinen . . . 7
1.5 Die Ökologie verwendet verschiedene wissenschaftliche Methoden . . . 8

2 Abiotische Umweltfaktoren – ihr Einfluss auf das Leben

2.1 Abiotischer Faktor Temperatur . . . 14
2.1.1 Strategien der Temperaturregulation – Endothermie und Ektothermie . . . 15
2.1.2 Wärmeabgabe und Wärmeaufnahme – zwei Faktoren im Gleichgewicht . . . 16
2.2 Abiotischer Faktor Wasser . . . 21
2.2.1 Wasser zirkuliert zwischen Erdoberfläche und Atmosphäre . . . 21
2.2.2 Wasser hat wichtige physikalische und chemische Eigenschaften . . . 23
2.2.3 Wasser strömt vom Boden durch die Pflanze in die Atmosphäre . . . 25
2.2.4 Anpassungsmechanismen der Pflanzen an die Wasserverfügbarkeit . . . 29
2.2.5 Anpassungen an die Wasserverfügbarkeit bei Landtieren . . . 33
2.2.6 Anpassungsstrategien bei Wasserbewohnern 35
2.3 Abiotischer Faktor Solarstrahlung . . . 36
2.3.1 Die Natur des Lichtes . . . 37
2.3.2 Die Strahlungsintensität – breitengradabhängige und jahreszeitliche Schwankungen . . . 37
2.3.3 Die Photosynthese . . . 39
2.3.4 Pflanzen sind an unterschiedliche Lichtverhältnisse angepasst . . . 42
2.3.5 Tiere werden durch die Tages- und Jahreszeiten beeinflusst . . . 46
2.4 Abiotischer Faktor Wind . . . 48
2.5 Das Klima – ein Zusammenspiel der abiotischen Faktoren . . . 50
2.5.1 Das Klima kann auf unterschiedlichen Maßstabsebenen beschrieben werden . . . 50
2.5.2 Unregelmäßige Klimaschwankungen . . . 53
2.6 Abiotischer Faktor Boden . . . 54
2.6.1 Böden bestehen aus verschiedenen horizontalen Schichten . . . 54
2.6.2 Eine wichtige Eigenschaft von Böden ist das Wasserhaltevermögen . . . 55
2.6.3 Die Ionenaustauschkapazität ist wichtig für die Produktivität von Böden . . . 55
2.6.4 Pflanzen passen sich variierenden Nährstoffverhältnissen im Boden an . . . 57
2.6.5 Tiere werden von den Nährstoffverhältnissen des Bodens indirekt beeinflusst . . . 58
2.7 Unvorhersagbare Umweltveränderungen . . . 59

3 Biotische Umweltfaktoren – Einflüsse der belebten Natur

3.1 Konkurrenz . . . 67
3.1.1 Intraspezifische Konkurrenz . . . 68
3.1.2 Interspezifische Konkurrenz . . . 69
3.1.3 Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip . . . 70
3.1.4 Ökologische Nische . . . 71
3.2 Räubertum (Prädation) . . . 72
3.2.1 Ein mathematisches Modell beschreibt die Räuber-Beute-Beziehungen . . . 73
3.2.2 Schutzmechanismen gegenüber Räubern . . . 75
3.2.3 Jagdstrategien der Räuber . . . 79
3.3 Andere Formen der Wechselwirkung . . . 80
3.3.1 Parasitismus . . . 80
3.3.2 Herbivorie . . . 84
3.3.3 Symbiose (Mutualismus) . . . 85
3.3.4 Parabiose und Metabiose . . . 87

4 Populationsökologie

4.1 Eigenschaften von Populationen 91
4.1.1 Populationen werden durch ihre Individuendichte und Individuenverteilung charakterisiert 91
4.1.2 Populationen besitzen eine Altersstruktur . . . 94
4.1.3 Die Verbreitung von Populationen und ihre Individuendichte variieren zeitlich und räumlich 94
4.1.4 Das Metapopulationskonzept 97
4.2 Populationswachstum 99
4.2.1 In einer idealen, unbegrenzten Umwelt wachsen Populationen exponentiell 99
4.2.2 Das logistische Wachstumsmodell: langsameres Populationswachstum bei Annäherung an die Umweltkapazität 104
4.2.3 Regulationsmechanismen des Populationswachstums 108

5 Ökosysteme

5.1 In einem Ökosystem herrschen komplexe Nahrungsbeziehungen 116
5.1.1 Nahrungsketten 118
5.1.2 Nahrungsnetze 120
5.1.3 Energiefluss zwischen den trophischen Ebenen 121
5.2 Stoffkreisläufe im Ökosystem – Stoffe werden wiederverwertet 127
5.2.1 Allgemeines Modell der Stoffkreisläufe 127
5.2.2 Der Kohlenstoffkreislauf 130
5.2.3 Der Stickstoffkreislauf 131
5.2.4 Der Phosphorkreislauf 135
5.2.5 Biologische Akkumulation von Stoffen 135
5.3 Ökosysteme unterliegen Veränderungen 136
5.3.1 Artendiversität 137
5.3.2 Theorie der mittleren Störungen 137
5.3.3 Sukzession 140

6 Terrestrische Ökosysteme

6.1 Ökosystem Wald 147
6.1.1 Unterschiedliche klimatische Verhältnisse führen zur Ausbildung unterschiedlicher Waldtypen 147
6.1.2 Wälder verfügen über eine vertikale Schichtung – der Stockwerkbau 152
6.1.3 Die Vegetationsstruktur des Waldes beeinflusst die Verteilung der Solarstrahlung . 154
6.1.4 Der Waldboden – ein Ort ausgeprägter Destruententätigkeit 156
6.1.5 Das Ökosystem Wald zeichnet sich durch seine Artenfülle aus 159
6.2 Ökosystem Wüste 161
6.2.1 Geografische Verbreitung der Wüsten der Erde 161
6.2.2 Der Mangel an Niederschlag – das charakteristische klimatische Merkmal der Wüsten 162
6.2.3 Ausweichen und Vermeiden – zwei grundlegende Strategien der Wüstenbewohner 163

7 Aquatische Ökosysteme

7.1 Ökosystem See 171
7.1.1 Ein See kann in verschiedene Zonen unterteilt werden 171
7.1.2 Die Organismengemeinschaften der verschiedenen Zonen des Sees unterscheiden sich voneinander 172
7.1.3 Mit der Wassertiefe ändern sich auch die einfallende Lichtmenge und die Wassertemperatur 174
7.1.4 Dimiktische Seen – Phasen der Stagnation und Zirkulation wechseln sich ab 175
7.1.5 Seen lassen sich nach ihrem Nährstoffgehalt in verschiedene Typen einteilen 179
7.1.6 Eutrophierung 181

7.2 Ökosystem Fließgewässer 182
7.2.1 Die Wasserströmung hat grundlegenden Einfluss auf das Ökosystem Fließgewässer . . . 183
7.2.2 Viele Süßwasserorganismen sind an das fließende Gewässer angepasst . . 185
7.2.3 Das Saprobiensystem 188
7.3 Ökosystem Meer. 191
7.3.1 Meere gliedern sich in verschiedene Lebensbereiche. 192
7.3.2 Meere verfügen über eine hohe Konzentration an gelösten Stoffen 192
7.3.3 In Meeren ist die Sauerstoffverteilung nicht gleichmäßig 193
7.3.4 Der Lebensbereich Meer stellt besondere Anforderungen an seine Bewohner 193
7.3.5 Der Meeresboden ist ein besonderer Lebensraum 197
7.3.6 Korallenriffe sind hochkomplexe Ökosysteme 197

8 Humanökologie

8.1 Bevölkerungswachstum und -versorgung . . . 202
8.1.1 Die menschliche Bevölkerung 203
8.1.2 Umgang mit Ressourcen 207
8.2 Der Mensch als Gefahr für die biologische Vielfalt. 209
8.2.1 Die drei Ebenen der biologischen Vielfalt. . . . 209
8.2.2 Drei Gefahren für die biologische Vielfalt. . . . 212
8.2.3 Biologische Vielfalt und das Wohlergehen des Menschen 214
8.3 Schutz und Wiederherstellung geschädigter Ökosysteme 216
8.3.1 Errichtung von Schutzgebieten 216
8.3.2 Renaturierung. 218
8.4 Globaler Klimawandel. 219
8.4.1 Treibhausgase verändern das Erdklima. 220
8.4.2 Klimaveränderungen beeinflussen Ökosysteme 223
8.4.3 Der Klimawandel und seine Auswirkungen auf den Menschen 223

Index 230

Vorwort

Der Campbell ist seit seinem ersten Erscheinen in Deutschland im Jahr 1997 in relativ kurzer Zeit zu einem Standardwerk und *dem* Biologiebuch für Studierende und Biologieinteressierte geworden, das in keinem Bücherregal fehlen darf. Was ihn bis heute im Vergleich zu seiner Konkurrenz in besonderem Maße auszeichnet, sind seine gut zugängliche und deutliche Sprache und die hervorragenden Abbildungen, die selbst anspruchsvolle Sachverhalte in eindrucksvoller Weise greifbar und damit verständlich machen. Die Schule hat in den letzten Jahren den Campbell ebenfalls für ihre Zwecke entdeckt: Viele Lehrer nutzen ihn für ihre Unterrichtsvorbereitung und manche Leistungskurse statten sich mit ihm aus, um sich effektiv auf das Abitur vorzubereiten, obwohl das Buch eigentlich auf den ersten Blick aufgrund seines Formates, seines Gewichtes und seiner Inhaltsfülle für die Schule ungeeignet erscheint.

Umso mehr waren wir von der Idee des Pearson Verlages begeistert, den Campbell und in diesem Fall speziell den Ökologieteil des Campbells für die Schule zu bearbeiten. Die Hauptaufgabe war es dabei, die umfangreiche und eher auf die Bedürfnisse von Studierenden zugeschnittene Darstellung des Gesamtbandes didaktisch auf die für Schülerinnen und Schüler wesentlichen Themen der Ökologie zu reduzieren, ohne dabei einerseits den Anspruch auf Vollständigkeit und angemessene Vertiefung zu verlieren und andererseits zu starke Pauschalisierungen vorzunehmen. Bei der Bearbeitung konnten wir neben dem Campbell auf ein zweites hervorragendes Ökologiewerk, den ebenfalls bei Pearson erschienenen Smith&Smith, zurückgreifen, sodass einige nicht im Campbell enthaltene Aspekte aus diesem Werk ergänzt werden konnten und das vorliegende Buch daher auch für „Kenner" des Campbells einiges Neues zu bieten hat.

Zentrales Anliegen dieses Lehrwerkes ist es, in Anlehnung an das große Vorbild Campbell, in einer leicht verständlichen Sprache abstrakte Sachverhalte klar nachvollziehbar darzustellen, sodass Schülerinnen und Schüler die Möglichkeit besitzen, sich gegebenenfalls auch im Selbststudium die Inhalte der Ökologie anzueignen. Dieses Ziel vor Augen, sind sämtliche aus dem Campbell und dem Smith&Smith entnommenen Texte sprachlich überarbeitet worden. Didaktische Elemente wie Beispielkästen geben den Texten zusätzliche Struktur, „Merke"- und „Schon-gewusst"-Kästen liefern weitergehende Informationen oder sollen zum Nachdenken anregen. Am Ende jedes Unterkapitels gibt es Wiederholungsfragen, die von den Schülern mithilfe der vorangehenden Texte des Unterkapitels eigenständig gelöst werden können. Die Antworten zu den Wiederholungsfragen sind auf der Companion Website des Pearson-Verlages zu finden. Die Zugangsdaten zu dieser Website mit den Aufgabenlösungen und umfangreichen Zusatzmaterialien sind auf der letzten Umschlagseite zu finden. Bei der Strukturierung der Inhalte weicht das vorliegende Werk von der Vorgehensweise des Campbells ab und folgt eher dem „klassischen Schulweg".

Obwohl die Ökologie in den letzten Jahren an Bedeutung gewonnen hat und sich zu einer immer wichtiger werdenden Teildisziplin der Biologie entwickelt, ist sie eine Wissenschaft, die hinsichtlich ihres Komplexitätsgrades und Anspruches häufig unterschätzt wird. Die im Vergleich zur Genetik recht „einfach" wirkenden Inhalte verleiten viele Schülerinnen und Schüler dazu, nicht richtig hinzuschauen und wichtige Details zu überlesen, und auch Lehrer neigen manchmal dazu, die Ökologie in der Oberstufe zu Gunsten anderer Teildisziplinen im Unterricht recht zügig zu behandeln, da den Schülerinnen und Schülern noch am ehesten zugetraut wird, die Ökologieinhalte im Hinblick auf das Abitur selbstständig nachzubereiten und zu verstehen.

Ob im Grundkurs, im Leistungskurs oder für das Selbststudium zuhause, die vorliegenden Texte liefern einen umfassenden Überblick über die Ökologie – umfassender als man es in vergleichbaren Lehrwerken für die gymnasiale Oberstufe findet. Daher ist dieses Werk streng genommen auch ohne Weiteres als Einstiegslektüre für Biologiestudierende oder Studierende der Umweltwissenschaften im Grundstudium geeignet.

Unser besonderer Dank gilt dem Verlag Pearson Studium, insbesondere Herrn Christian Schneider und Frau Andra Riemhofer sowie allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern bei Pearson, die uns unterstützt haben und uns die Freiheit gelassen und uns das Vertrauen entgegengebracht haben, ein Unterrichtswerk nach unseren Vorstellungen zu gestalten.

Petra Samusch
David Schmidt

Kapitel 1

Ökologie: Eine Einführung

- ✔ Die Ökologie untersucht Lebewesen und ihre Lebensumwelt
- ✔ Die Bestandteile eines Ökosystems sind hierarchisch geordnet
- ✔ Die Ökologie hat eine bewegte Vergangenheit
- ✔ Die Ökologie hat eine enge Verbindung zu anderen Disziplinen
- ✔ Die Ökologie verwendet verschiedene wissenschaftliche Methoden

Abbildung 1.1: Warum wandern Grauwale?

Mehrere Satelliten umkreisen die Erde und übermitteln die Daten über die jährliche Wanderung der Grauwale (⇒Abbildung 1.1). Wenn erwachsene und neugeborene Grauwale ihre Geburtsorte nahe der Halbinsel Baja California (Mexiko) verlassen, machen sie sich in Gruppen auf eine bemerkenswerte, 8000 Kilometer lange Wanderung. Ihr Ziel ist das Nordmeer, wo sie sich von Flohkrebsen, Ruderfußkrebsen und kleinen Fischen ernähren. Mithilfe der Satelliten können Biologen die Wanderung und die Entwicklung der Grauwalbestände verfolgen, die bereits kurz vor dem Aussterben standen und deren Bestände sich jetzt wieder erholt haben. Vor 100 Jahren waren die Grauwalbestände durch den Walfang auf wenige hundert Individuen geschrumpft. Heute, nachdem die Tiere seit 70 Jahren vor der Bejagung geschützt sind, wandern jährlich wieder mehr als 20.000 Individuen in die Arktis.

Welche Umweltfaktoren sind für die geografische Verbreitung der Grauwale verantwortlich? Wie wirken sich Unterschiede im Nahrungsangebot auf ihre Bestandsgröße aus? Solche und andere Fragen sind das Thema der **Ökologie.**

Mit der aufkommenden Umweltbewegung der späten 1960er und frühen 1970er Jahre rückte die Ökologie – ein Begriff, der bis dahin nur recht wenigen Biologen etwas sagte – plötzlich in den Mittelpunkt des öffentlichen Interesses. Die verheißungsvolle neue Wissenschaft sollte zum Wegweiser für die Beziehungen der Menschen zu ihrer Umwelt werden und der Begriff „Ökologie" wurde zu einem Allerweltswort, das im Folgenden überall in Zeitungen, Zeitschriften und Büchern auftauchte – wenn auch oft in nicht korrekter Form. Selbst heute wird Ökologie oft noch mit Begriffen wie „Umwelt", „Umweltschutz" oder „Umweltschutzbewegung" gleichgesetzt, doch Ökologie ist weder das eine noch das andere.

1.1 Die Ökologie untersucht Lebewesen und ihre Lebensumwelt

Lebewesen wie die Grauwale stehen mit ihrer Umwelt in vielerlei Wechselbeziehungen. Die Umwelt eines jeden Organismus ist ein Bereich mit konkreter räumlicher und zeitlicher Ausdehnung. Sie kann so riesig und weitgehend stabil sein wie ein Ozean oder so klein und vergänglich wie eine Pfütze nach einem Frühlingsregen. Einflüsse der unbelebten Natur **(abiotische Faktoren)** wie etwa die Lichtintensität, die Temperatur und die Feuchtigkeit eines Lebensraumes beeinflussen grundlegende physiologische Prozesse, die für das Überleben und Wachstum der Organismen unentbehrlich sind. Ein Tierindividuum muss nach Nahrung suchen, um lebenswichtige Nährstoffe für den Bau- und Betriebsstoffwechsel zu gewinnen. Gleichzeitig muss es sich dabei gegebenenfalls vor anderen Einflüssen der belebten Natur **(biotische Faktoren)** schützen, damit es nicht selbst zur Nahrung anderer Organismen wird. Es muss „Freund" von „Feind" unterscheiden können und dabei zwischen potenziellen Paarungspartnern und Räubern differenzieren. Diese Einheit aus Lebensraum **(Biotop)** und Lebensgemeinschaft **(Biozönose)** bildet das, was man in der Ökologie als **Ökosystem** bezeichnet. Die Ökologie ist demnach die Wissenschaft von den Wechselwirkungen der Organismen untereinander und ihrer abiotischen Umwelt.

1.2 Die Bestandteile eines Ökosystems sind hierarchisch geordnet

Ein Ökosystem, bestehend aus der Lebensgemeinschaft der Organismen und der abiotischen Umwelt, weist zahlreiche Organisations- und Komplexitätsebenen auf. Auf einer ersten und untersten Ebene reagieren einzelne Individuen (⇒Abbildung 1.2a) auf die abiotische Umwelt und können diese beeinflussen. Auf der nächsthöheren Ebene bilden Individuen einzelner Arten Populationen (⇒Abbildung 1.2b) (= Gruppen von Individuen der gleichen Art), in einem Wald etwa eine

Beispiel

Betrachten wir ein natürliches Ökosystem wie beispielsweise einen Wald. Klima sowie Nährstoff- und Wasserhaushalt des Bodens bilden die abiotische Komponente eines Waldes. Diese umfasst strahlungsenergetische, physikalische, chemische und strukturelle Elemente. Die biotische Komponente eines Waldes umfasst alle Organismen (Pflanzen, Tiere, Pilze und Mikroorganismen), die dort leben. Die Beziehungen dieser Lebewesen untereinander sind insofern komplex, da jeder Organismus nicht nur auf die abiotischen Umweltfaktoren reagiert, sondern diese auch aktiv verändert und dadurch selbst zu einem Umweltfaktor wird. Der Kronenraum der Bäume fängt das meiste Sonnenlicht auf und nutzt es zur Photosynthese. Weil deswegen vergleichsweise wenig Sonneneinstrahlung den Boden unter der Baumkrone erreicht, ist dort die Temperatur geringer. Dadurch werden die Lebensbedingungen derjenigen Pflanzenarten beeinflusst, die am Boden wachsen. Vogelarten, die am Boden in der Kraut- und Streuschicht nach Insekten suchen, senken deren Anzahl und verändern damit auch die Lebensbedingungen für andere Tiere, die sich ebenfalls von Insekten ernähren. Durch die Verringerung der Insektenmenge beeinflussen die Vögel zudem indirekt die Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen dort lebenden Insektenarten.

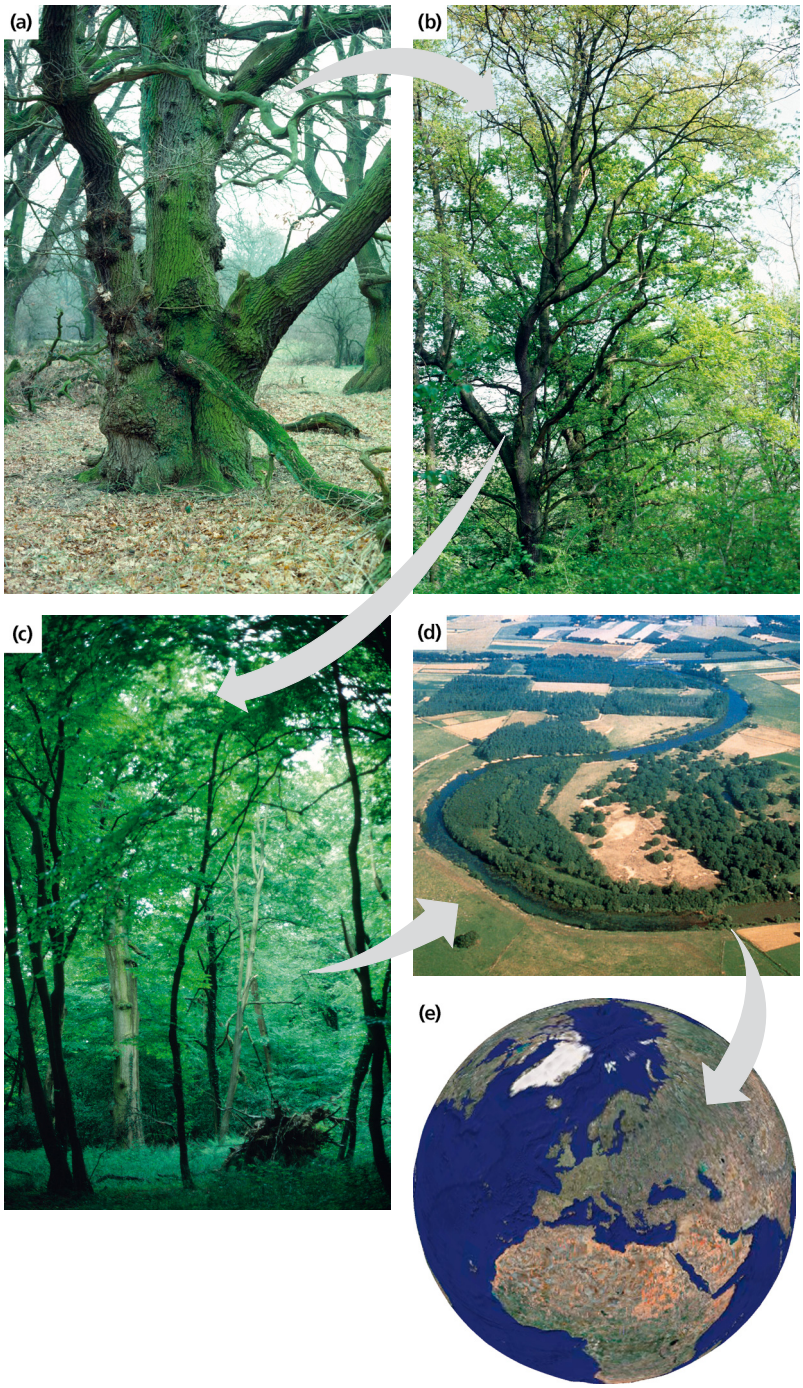

Abbildung 1.2: Ebenen der biologischen Organisation

Population von Stieleichen. Diese Populationen können nach Kriterien wie Individuenzahl, Vermehrungsrate oder Altersaufbau genau beschrieben werden. Die Individuen einer Population können miteinander, aber auch mit Individuen anderer Arten interagieren; sie bilden gemeinsam eine Lebensgemeinschaft (⇒Abbildung.1.2c). Pflanzenfresser konsumieren Teile von Pflanzen, Räuber töten ihre Beute und fressen sie und

Die Bandbreite der ökologischen Forschung

1. Ökologie des Einzelorganismus (Autökologie)

Die Ökologie des Einzelorganismus beschäftigt sich mit der Frage, wie sich das einzelne Individuum seiner abiotischen (unbelebten) und biotischen (belebten) Umwelt anpasst, um eine größtmögliche Überlebenschance zu gewährleisten.

2. Populationsökologie

Eine Population ist die Gesamtheit der Individuen einer Art, die in einem bestimmten, zusammenhängenden Siedlungsraum durch Reproduktion und Konkurrenz interagieren. In der Populationsökologie geht man der Frage nach, welche Faktoren sich auf Populationen auswirken und wie und warum Populationsgrößen sich im Laufe der Zeit verändern (Populationsdynamik).

Welche Umweltfaktoren wirken sich auf die Fortpflanzungsrate von Hirschmäusen aus?

3. Ökologie der Lebensgemeinschaften

Eine Lebensgemeinschaft oder Biozönose ist eine Gruppe von Populationen verschiedener Mikroorganismen, Pflanzen- und Tierarten, die sich an einem Ort infolge ähnlicher Ansprüche an ihre abiotische und biotische Umwelt einstellt. Die Ökologie der Lebensgemeinschaften oder Biozönologie beschäftigt sich unter anderem mit der Frage, welche Wechselbeziehungen zwischen den Arten bestehen.

Welche Faktoren beeinflussen die Diversität (= Mannigfaltigkeit) der Pflanzen- und Tierarten eines Waldes?

4. Ökologie der Ökosysteme

Ein Ökosystem umfasst das Beziehungsgefüge zwischen den verschiedenen Organismenarten (Biozönose) in einem bestimmten Lebensraum (Biotop), einschließlich der abiotischen Faktoren, denen die einzelnen Individuen ausgesetzt sind. In der Ökosystemanalyse liegt das Schwergewicht auf der Erforschung der sogenannten Energie- und Stoffströme zwischen den Organismen und ihrer abiotischen Umwelt (siehe Kapitel 5.1) sowie der biogeochemischen Kreisläufe (Kapitel 5.2).

Welche Faktoren bestimmen die pflanzliche Biomasseproduktion eines Graslandökosystems in den gemäßigten Breiten?

5. Globale Ökologie

Als Ökosphäre bezeichnet man die Gesamtheit aller Ökosysteme der Erde, die Biosphäre entspricht der Gesamtheit aller Biozönosen. In der globalen Ökologie werden die Energie- und Stoffkreisläufe der Ökosphäre, ihr Einfluss auf die Struktur und die Funktion der Großökosysteme (z. B. tropische Regenwälder oder Meere) sowie die Verbreitung der Organismen einschließlich ihrer Gemeinschaften untersucht.

Welche Auswirkungen haben die verschiedenen Meeresströmungen auf die globale Verbreitung des Krills (= Kleinkrebse), der Teil des Zooplanktons ist, von dem sich die Bartenwale ernähren?

Abbildung 1.3: Welche charakteristischen Anpassungen an seinen Lebensraum zeigt der Ocotillostrauch?

jeder Einzelne von ihnen konkurriert in der Regel um begrenzte Ressourcen. Die Lebensgemeinschaften leben in einem bestimmten Lebensraum und bilden gemeinsam ein Ökosystem (⇒Abbildung 1.2d). Die Ökosphäre beziehungsweise Biosphäre stellt die höchste Organisationsebene dar und umfasst die Gesamtheit aller Ökosysteme der Erde (⇒Abbildung 1.2e).

Die Ökologie trägt den unterschiedlichen Ebenen der biologischen Organisation, vom einzelnen Individuum bis hin zur gesamten Biosphäre Rechnung. So gibt es für jede der ökologischen Hierarchieebenen charakteristische Forschungsrichtungen, die die Wechselwirkungen und das Beziehungsgeflecht auf den jeweiligen Ebenen untersuchen.

1.3 Die Ökologie hat eine bewegte Vergangenheit

Die Ursprünge der meisten Wissenschaften, etwa Mathematik, Chemie oder Physik, lassen sich leicht nachzeichnen. Bei der Wissenschaft der Ökologie ist das anders, denn ihre Wurzeln sind weit verzweigt. Obwohl der Begriff *Ökologie* erst Mitte des 19. Jahrhunderts entstand und ein weiteres Jahrhundert benötigte, um in den allgemeinen Sprachgebrauch Eingang zu finden, ist das dahinter stehende Konzept schon viel älter.

Bereits Aristoteles (384–322 v. Chr.) machte an den unterschiedlichsten Organismenarten eine Vielzahl ökologischer Beobachtungen und zeichnete diese systematisch genau auf.

Ein Buch von Hippokrates von Kos (um 460–370 v. Chr.), dem berühmtesten Arzt der Antike, wird später auch als *Die Schrift von der Umwelt* bezeichnet. Hierin erläutert Hippokrates den Einfluss verschiedener Umweltfaktoren auf die Gesundheit des Menschen, so zum Beispiel der des Klimas, der Witterung, der Jahreszeiten, des Wassers und Bodens, aber auch den der jeweiligen Lokalität und der Lebensgewohnheiten. Der *große Kreislauf der Natur* als ein notwendiges Geschehen für die Entstehung neuen Lebens ist der Inhalt der Schrift *De rerum natura* des römischen Philosophen Lukrez (96–55 v. Chr.). Er erkannte ein Fundamentalgesetz der Ökologie, nämlich dass wesentliche Prozesse in der Natur zyklisch (= in Form von Kreisläufen) verlaufen.

Einen weiteren wichtigen Ursprung hat die Ökologie, wie wir sie heute kennen, in der Pflanzengeografie. Bedingt durch die Entwicklung der Seefahrt und die Fülle von Expeditionen, die auf bis dahin noch weitgehend unbekannten Kontinenten durchgeführt wurden, begannen Botaniker im 19. Jahrhundert mit der Erforschung und Kartierung der Pflanzenwelt der Erde.

Die Grundlage für diese Bestrebungen stellte eine einheitliche Pflanzensystematik zur Benennung und Eingruppierung unbekannter Arten dar. Als deren Begründer ist der Schwede Carl von Linné (1707–1778) zu nennen, dessen „binäre Nomenklatur" bis heute Gültigkeit bei Pflanzen und Tieren besitzt. Linné befasste sich zudem mit vielen ökologischen Fragestellungen und auf ihn geht der Begriff des **Habitats** (Lebensraums) zurück.

Frühen Pflanzengeografen wie dem deutschen Naturforscher Alexander von Humboldt (1769–1859) fiel auf, dass Regionen mit ähnlichem Klima auch eine vom Lebensformtyp her ähnliche Pflanzenwelt beherbergen. Die Erkenntnis, dass strukturelle und funktionelle Eigenschaften von Pflanzen einer bestimmten Region die vorherrschenden Umweltbedingungen (insbesondere das Klima) widerspiegeln, machte den Weg frei für eine neue Generation von Wissenschaftlern, die die Zusammenhänge zwischen Botanik und Pflanzengeografie untersuchten.

Charles Darwin (1809–1882) lieferte mit seinen Vorstellungen von der „natürlichen Selektion" als Mechanismus für die Entstehung neuer Arten einen Schlüssel zum Verständnis der Zusammenhänge zwischen Organismen und ihrer Umwelt – dem Schwerpunktthema der Ökologie.

Mit den Fortschritten von Biologie, Physik und Chemie im Laufe der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts entstanden auch im Bereich

Abbildung 1.4: Charles Darwin (1809–1882) im Alter von 31 Jahren (Gemälde von George Richmond aus dem Jahr 1840).

der Ökologie weitere Forschungsgebiete. Luftaufnahmen, zunächst aus Flugzeugen, später dann sogar von Satelliten, erlauben Wissenschaftlern Datenmessungen aus der Ferne und einen ganz neuen Blick auf die Erde.

1.4 Die Ökologie hat eine enge Verbindung zu anderen Disziplinen

An den komplexen Interaktionen innerhalb eines Ökosystems ist eine Vielzahl von physikalischen, chemischen und biologischen Prozessen beteiligt. Bei der Untersuchung dieser Prozesse und Wechselwirkungen ist die Ökologie somit auf die Hilfe anderer Wissenschaften angewiesen. Dadurch wird die Ökologie zu einer interdisziplinären Wissenschaft, die jedoch grundlegend auf den biologischen Basisdisziplinen Pflanzenwissenschaften, Mykologie (= Pilzkunde), Zoologie, Mikrobiologie und biologischer Systematik fußt.

Um das Zusammenspiel von Organismen mit ihrer Umwelt besser verstehen zu lernen, benötigen Ökologen darüber hinaus Erkenntnisse aus vielen Bereichen der Geowissenschaften wie Mineralogie, Geologie, Geografie, Hydrologie (= „Wissenschaft des Wassers“) und Klimatologie. Pflanzen beeinflussen beispielsweise durch ihre Wasseraufnahme die Bodenfeuchtigkeit und die Eigenschaften des Oberflächenabflusses des Wassers. Die Abgabe von Wasser an die Atmosphäre durch pflanzliche Transpiration (= Verdunstung) erhöht den Wasserdampfgehalt der Atmosphäre und beeinflusst dadurch regionale Niederschlagsverteilungen. Die Verfügbarkeit von Nährstoffen und Wasser sind grundlegend für das Pflanzenwachstum und werden durch die geologische Beschaffenheit eines Gebietes bestimmt. Bei allen genannten Zusammenhängen sind offensichtlich „nichtbiologische“ Wissenschaftsdisziplinen entscheidend beteiligt, um zu erklären und zu verstehen, wie einzelne Organismen auf ihre Umwelt reagieren und diese zugleich selbst beeinflussen.

Abbildung 1.5: Im Rahmen seiner Untersuchungen an Vogelarten des Rost-Archipels (Lofoten, Norwegen) führt Anker Nilson Messungen an Küken des Papageitauchers durch.

1.5 Die Ökologie verwendet verschiedene wissenschaftliche Methoden

Auf welche Weise kommen Ökologen zu Aussagen über die Umwelt und welche Methoden liegen ihren Untersuchungen zugrunde? In erster Linie stellen Beobachtungen und Erhebung und Auswertung von Daten zentrale Arbeitsweisen der ökologischen Forschung dar. Dieses Vorgehen erfordert oftmals praktische Untersuchungen in der Natur statt reiner Schreibtisch- und Laborarbeit. Dennoch haben Laborexperimente und statistische Auswertungen im Laufe der letzten Jahrzehnte zunehmende Bedeutung bei der Überprüfung aufgestellter Arbeitshypothesen erlangt.

Alle genannten wissenschaftlichen Bestrebungen haben jedoch eines gemeinsam: Sie dienen zum Sammeln von Daten, um damit Hypothesen zu überprüfen.

Eine **Hypothese** ist eine vorweggenommene Annahme, die ein Wissenschaftler macht, um ein beobachtetes Phänomen zu erklären. Es muss sich dabei um eine überprüfbare Aussage über Ursache und Wirkung eines Phänomens handeln. Eine Hypothese kann auf einer Beobachtung im Freiland oder im Labor basieren sowie auf Ergebnissen aus früheren Untersuchungen. Wenn eine Hypothese mehrfach auch von verschiedenen Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftlern überprüft und nie widerlegt werden konnte, erhält sie den Rang einer **Theorie.**

Beispiel

Wenn man zum Beispiel die Auswirkungen des globalen Klimawandels auf den Zustand einzelner Baumarten überprüfen möchte, ist es nicht nötig, jahrzehntelang den Einfluss trockenerer oder feuchterer Jahre auf die Vitalität der Bäume zu verfolgen, um möglichst repräsentative Ergebnisse zu erzielen, die auch für die Zukunft Prognosen erlauben. Man kann stattdessen auch unter kontrollierten Bedingungen auf besonders eingerichteten Versuchsflächen trockene und feuchte Verhältnisse simulieren und die Reaktion der einzelnen Baumindividuen und -arten analysieren. Mit einem solchen experimentellen Versuchsansatz nahmen Paul Hanson vom Oak Ridge National Laboratory in Tennessee (USA) und seine Kollegen ein gigantisches Experiment in Angriff, das mehr als zehn Jahre Zeit in Anspruch nahm. Auf einer großen, unberührten Waldfläche fingen sie ein Drittel der auftreffenden Niederschläge auf und leiteten diese auf eine zweite Fläche; eine dritte Fläche ließen sie als Kontrolle unangetastet (⇨ Abbildung 1.6). Durch Vergleiche der Wachstumsgeschwindigkeit und Überlebensrate der einzelnen Baumindividuen der verschiedenen Untersuchungsflächen konnten die Wissenschaftler unter anderem feststellen, dass die Individuen des Amerikanischen Blumenhartriegels bei Trockenheit häufiger abstarben als die Individuen aller anderen untersuchten Gehölzarten.

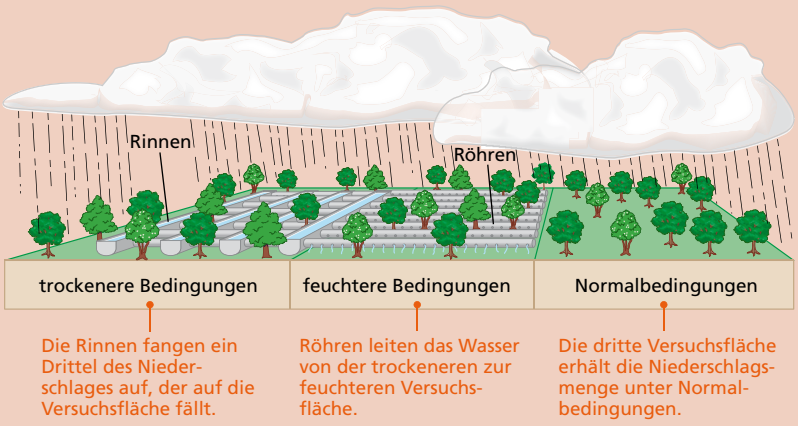

Abbildung 1.6: Wie reagiert ein Wald auf Veränderungen der Niederschlagsmenge? Im Wassereinzugsgebiet Walker Branch in Tennessee (USA) erzeugten Wissenschaftler mit einem komplizierten Rinnen- und Röhrensystem in verschiedenen Teilen eines Waldes künstlich „trockene" und „feuchte" Bedingungen.

Wissenschaftler nutzen die aus Beobachtungen und Experimenten gewonnenen Erkenntnisse zur Erstellung von Modellen. Die ermittelten Daten sind zunächst auf den speziellen Fall der durchgeführten Messung oder Beobachtung beschränkt. Wie Fotografien stellen Daten die Situation an einem gegebenen Ort zu einem bestimmten Zeitpunkt dar. Anhand der aus diesen und aus anderen Daten gewonnenen Erkenntnisse können Modelle erstellt werden, die Vorhersagen darüber erlauben, was unter den gegebenen Bedingungen an anderen Orten und zu anderen Zeitpunkten geschehen könnte.

Modelle sind abstrakte, vereinfachte Darstellungen natürlicher Phänomene oder real existierender Systeme, in denen die wesentlichen Vorgänge und Elemente deutlich gemacht werden. Sie erlauben uns auf der Grundlage einer Reihe von Annahmen die Vorhersage gewisser Verhaltensweisen oder Reaktionen. Das Sammeln von Daten, das Formulieren und Überprüfen von Hypothesen, das Aufstellen von Theorien sowie die Entwicklung von Modellen, die Vorhersagen ermöglichen, bilden das Rückgrat der naturwissenschaftlichen Methode. Forschung ist ein stetiger Prozess des Prüfens und Verbesserns von Konzepten mit dem Ziel, Erklärungen für die Vielfalt an Naturphänomenen zu finden, die wir auf unserem Planeten beobachten, und um auch solche Erscheinungen, die auf den ersten Blick scheinbar nichts miteinander zu tun haben, in einen Zusammenhang zu stellen.

Eine detailliertere Darstellung des naturwissenschaftlichen Forschungs- und Erkenntnisgewinnungsprozesses würde den Rahmen dieses Buches sprengen, es sei jedoch darauf verwiesen, dass wissenschaftliche Konzepte keine dauerhaften und absoluten Wahrheiten darstellen, da sie lediglich unsere Interpretationsversuche für Naturerscheinungen sind. Wir sind gezwungen, uns auf die Untersuchung nur eines Teiles der Natur zu beschränken, weil wir immer vereinfachen müssen, um einzelne Phänomene verstehen zu können. Damit ist Wissenschaft im Wesentlichen ein Vorgang des ständigen Sich-selbst-Verbesserns im Rahmen eines kontinuierlichen Überprüfungs- und Diskussionsprozesses.

So könnte eine Hypothese in der Ökologie etwa lauten, dass die Verfügbarkeit von Stickstoff der wichtigste limitierende (= begrenzende) Faktor für das Wachstum und die Produktivität von Pflanzen (Gewinn an Pflanzenbiomasse in einem bestimmten Zeitraum) in den Prärien Nordamerikas ist. Zur Überprüfung dieser Hypothese können Wissenschaftler Daten auf verschiedene Weise sammeln. Ein erster Ansatz wäre eine Freilandstudie. Dabei würden die verfügbare Stickstoffmenge und die Produktivität des Pflanzenwachstums an verschiedenen Orten gemessen werden (⇒ Abbildung 1.7). Beide Faktoren variieren an verschiedenen Standorten des Landschaftsmosaiks. Wenn tatsächlich der Stickstoffgehalt im Boden die Produktivität der Pflanzen begrenzt, dann sollte der Anteil produzierter pflanzlicher Biomasse bei steigendem Stickstoffgehalt zunehmen. Hierzu würde ein Ökologe zunächst die Stickstoffverfügbarkeit und die Phytomasse an verschiedenen Stellen in der Region messen. Dann könnte er die Beziehung zwischen den beiden Variablen Stickstoff und Produktivität grafisch darstellen.

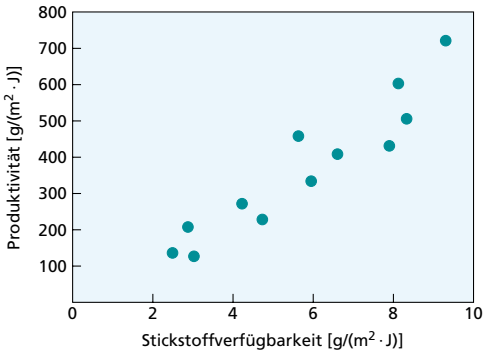

Abbildung 1.7: Zusammenhang zwischen Pflanzenproduktivität und Stickstoffverfügbarkeit in einem Grasland-Ökosystem.

WIEDERHOLUNGSFRAGEN 1

1. Definieren Sie die Begriffe Population, Lebensgemeinschaft und Ökosystem.
2. Stellen Sie dar, inwiefern die Analyse der abiotischen Faktoren für das Grundanliegen der Ökologie, die Wechselbeziehungen der Organismen untereinander und zu ihrer Umwelt zu verstehen, nützlich sein könnte.
3. Ein Ökologe beobachtete, dass sich eine bestimmte Vogelart hauptsächlich von großen Grassamen ernährt und nicht von kleineren Samen, die ebenfalls in dem Lebensraum der Art vorhanden sind. Er stellte die Hypothese auf, dass die Vögel die größeren Samen deshalb auswählen, weil sie einen höheren Stickstoffgehalt aufweisen als die kleineren Samen. Zur Überprüfung der Hypothese wurde der Stickstoffgehalt verschieden großer Samen gemessen. Tatsächlich enthielten die größeren Samen eine höhere Stickstoffkonzentration.

   Aufgabe: Stellen Sie begründet dar, ob durch dieses Ergebnis die Richtigkeit der Hypothese des Ökologen bewiesen ist.

Zusammenfassung

Die Ökologie untersucht Lebewesen in ihrer Lebensumwelt (1.1)

Lebewesen sind untrennbar über Wechselbeziehungen mit ihrer Umwelt verbunden. Umwelteinflüsse werden je nach Ursprung in solche der unbelebten Natur (abiotische Faktoren) und Einflüsse der belebten Natur (biotische Faktoren) unterschieden. Die Einheit aus Lebensraum (Biotop) und Lebensgemeinschaft (Biozönose) bilden ein Ökosystem. Die Ökologie ist demnach die Wissenschaft von den Wechselwirkungen der Organismen untereinander und ihrer abiotischen Umwelt.

Die Bestandteile eines Ökosystems sind hierarchisch geordnet (1.2)

Der kleinste Baustein eines Ökosystems ist das Individuum. Die Individuen einer Art bilden innerhalb eines bestimmten Gebietes eine Population. Die Populationen der unterschiedlichen Arten stehen miteinander in zahlreichen biotischen Wechselbeziehungen und bilden zusammen die Lebensgemeinschaft eines Ökosystems. Die Ökologie trägt den unterschiedlichen Ebenen der biologischen Organisation Rechnung und es gibt für jede der ökologischen Hierarchieebenen charakteristische Forschungsrichtungen.

Die Ökologie hat eine bewegte Vergangenheit (1.3)

Die Wurzeln der Ökologie sind weit verzweigt und reichen bis in die Antike zurück. Aus Umweltbeobachtungen entwickelte sich im Laufe der Zeit eine systematische Umweltforschung, die insbesondere im 19. und 20. Jahrhundert zu einer eigenen biologischen Fachdisziplin wurde.

Die Ökologie hat eine enge Verbindung zu anderen Disziplinen (1.4)

Ökologie ist eine interdisziplinäre Wissenschaft, die sich bei der Erforschung von Wechselwirkungen der Lebewesen untereinander und mit ihrer Umwelt der Mithilfe zahlreicher anderer Wissenschaftsdisziplinen wie Chemie, Physik und Mathematik bedient. Grundsätzlich fußt die Ökologie jedoch auf den Fachdisziplinen der Biologie.

Die Ökologie verwendet verschiedene wissenschaftliche Methoden (1.5)

Beobachtung und Erhebung und Auswertung von Daten sind zentrale Arbeitsweisen der ökologischen Forschung. Dieses Vorgehen erfordert oftmals praktische Untersuchungen in der Natur, doch auch Laborexperimente und statistische Auswertungen haben im Laufe der letzten Jahrzehnte zunehmende Bedeutung bei der Überprüfung aufgestellter Arbeitshypothesen erlangt. Die Bildung von Hypothesen und das Aufstellen und Überprüfen von Modellen sind wichtige Methoden der ökologischen Forschung.

WWW.PEARSON-SCHULE.DE CWS COMPANION WEBSITE

Antworten zu den Wiederholungsfragen finden Sie unter:
www.pearson-schule.de

Kapitel 2

Abiotische Umweltfaktoren – ihr Einfluss auf das Leben

- ✔ Abiotischer Faktor Temperatur
- ✔ Abiotischer Faktor Wasser
- ✔ Abiotischer Faktor Solarstrahlung
- ✔ Abiotischer Faktor Wind
- ✔ Das Klima – ein Zusammenspiel der abiotischen Faktoren
- ✔ Abiotischer Faktor Boden
- ✔ Unvorhersagbare Umweltveränderungen

MERKE!
Abiotische Faktoren

Die abiotischen Faktoren sind die Umweltfaktoren der unbelebten Natur. Hierzu zählen unter anderem die Einflüsse von Temperatur, Wasser in seinen verschiedenen Erscheinungsformen, Wind, Solarstrahlung und Bodenbeschaffenheit.

Rote Riesenkängurus gibt es nur in Australien und sonst nirgendwo auf der Erde. Sie kommen dort vor allem in den trockeneren Regionen im Landesinneren vor, wo der Niederschlag relativ gering ist und von Jahr zu Jahr starken Schwankungen unterliegt. An den Rändern des Kontinents hingegen, wo ein relativ feuchtes Klima herrscht, findet man sie zumeist nicht (⇒Abbildung 2.1).

Warum ist das so? Auf diese Frage versucht die Ökologie eine Antwort zu finden, indem sie genau untersucht, welche Faktoren auf Individuen einwirken und somit ihr Vorkommen und ihre Verbreitung bestimmen. Hierzu unterteilt man alle auf Lebewesen einwirkenden Einflüsse in zwei große Gruppen: in die **biotischen** (belebten) und die **abiotischen** (unbelebten) Umweltfaktoren. Zu den biotischen Faktoren gehören all diejenigen Einflüsse, die von anderen lebenden Organismen ausgehen. Dies kann eine Bedrohung durch Feinde, Konkurrenz um Nahrung, aber auch eine Lebensgemeinschaft sein, die zum gegenseitigen Vorteil besteht. Zu den abiotischen Faktoren zählen die klimatischen Faktoren Temperatur, Wasserverfügbarkeit, Wind und Solarstrahlung, sowie nichtklimatische Umweltfaktoren wie zum Beispiel die Beschaffenheit des oberflächennahen Untergrunds mit seinem Nährstoffangebot und seiner Wasserspeicherfähigkeit. Beide Arten von Umweltfaktoren, sowohl die biotischen als auch die abiotischen, wirken sich auf das Verbreitungsmuster von Arten und die Häufigkeit der Individuen innerhalb ihres Verbreitungsgebietes aus.

Dieses Kapitel beschäftigt sich zunächst mit den abiotischen Umweltfaktoren. Dabei wird die allgemeine Darstellung der Faktoren zur besseren Veranschaulichung eng mit konkreten Beispielen aus der Pflanzen- und Tierwelt verknüpft.

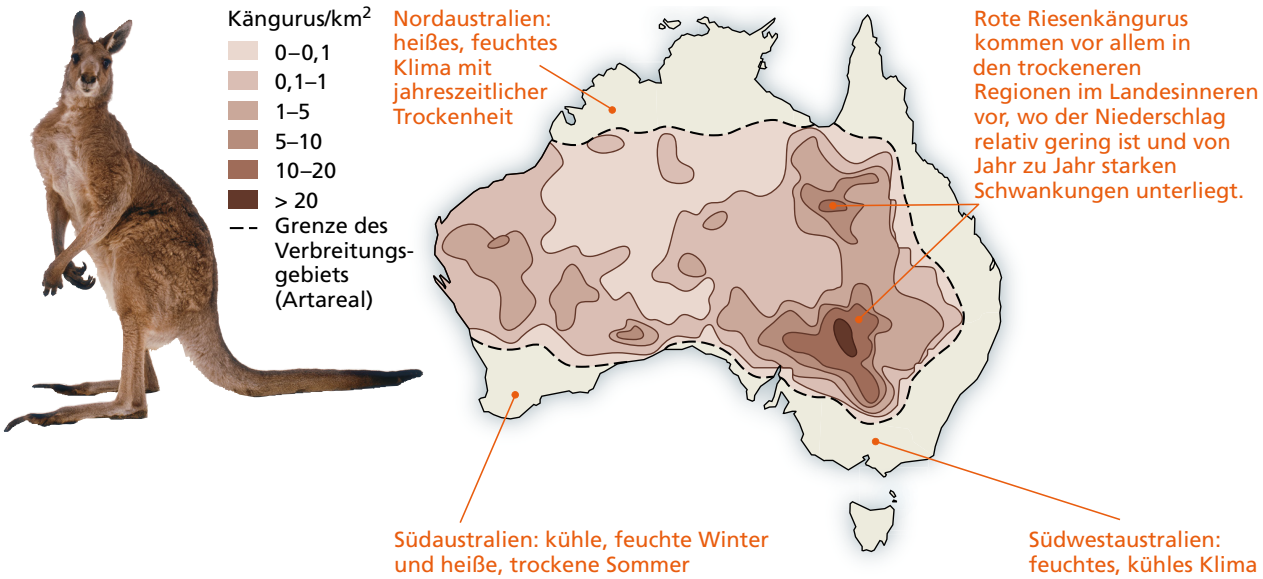

Abbildung 2.1: Verbreitung und Häufigkeit der Riesenkängurus in Australien, ermittelt durch Luftbildanalyse.

Toleranzkurven

Besäße die Erde eine einzige große, konstante und homogene Umwelt, dann könnte möglicherweise eine einzelne Art allen anderen Arten in ihrer Fähigkeit sich zu entwickeln, zu wachsen und sich zu reproduzieren, überlegen sein. Dies ist jedoch nicht der Fall, da die Umweltbedingungen inhomogen sind. So verwundert es niemanden, dass beispielsweise ein Eisbär an völlig andere klimatische Umweltbedingungen angepasst sein muss als eine Wüsteneidechse. Darüber hinaus ändern sich jedoch meist auch die Umweltbedingungen innerhalb eines bestimmten Lebensraums ständig, beispielsweise mit dem Wechsel der Jahreszeiten.

Um auf Umweltveränderungen reagieren zu können, stehen einem Organismus nicht unendlich viele Möglichkeiten zur Verfügung. So sind sowohl der Eisbär als auch die Wüsteneidechse sehr gut an extreme Temperaturen und Temperaturschwankungen in ihren jeweiligen Lebensräumen angepasst. Im Lebensraum des jeweils Anderen könnten sie jedoch nicht für längere Zeit überleben. Die Eigenschaften, die es einem Individuum ermöglichen, unter bestimmten Umweltbedingungen erfolgreich zu sein, begrenzen also zumeist gleichzeitig den möglichen Erfolg unter anderen Umweltbedingungen. Ein offensichtliches Beispiel für dieses Konzept aus unserer Gesellschaft sind die Sportler Wilt Chamberlain, ein berühmter Basketballspieler, und Willie Shoemaker, eine „Jockey-Legende". Mit seiner Körpergröße von 1,49 m hätte Shoemaker niemals ein professioneller Basketballspieler werden können und der 2,15 m große Wilt Chamberlain hätte niemals als Erster ein Derby gewonnen. Die Gesamtheit der Merkmalseigenschaften, die eine Person in einer dieser beiden Sportarten brillieren lässt, verhindert zugleich, dass sie auch in der anderen Sportart erfolgreich sein kann. Ebenso bilden die Fähigkeiten von Organismen zugleich auch deren Grenzen.

Wenn man unter Laborbedingungen die Reaktion eines Organismus auf die Variation eines **einzelnen**, bestimmten Umweltfaktors beobachtet, erfasst und grafisch auswertet, so erhält man ein bezüglich seiner Form charakteristisches Diagramm. Diese Auftragung der Intensität der Lebensprozesse (körperliche oder Stoffwechselaktivität, Reproduktionsrate, Wachstum, etc.) gegen einen Umweltfaktorgradienten wird als **Toleranzkurve** bezeichnet. ⇒Abbildung 2.3 zeigt schematisch eine solche Toleranzkurve für das Beispiel der Reaktion eines Organismus auf die Variation des Umweltfaktors Temperatur.

Abbildung 2.2: Willie Shoemaker und Wilt Chamberlain.

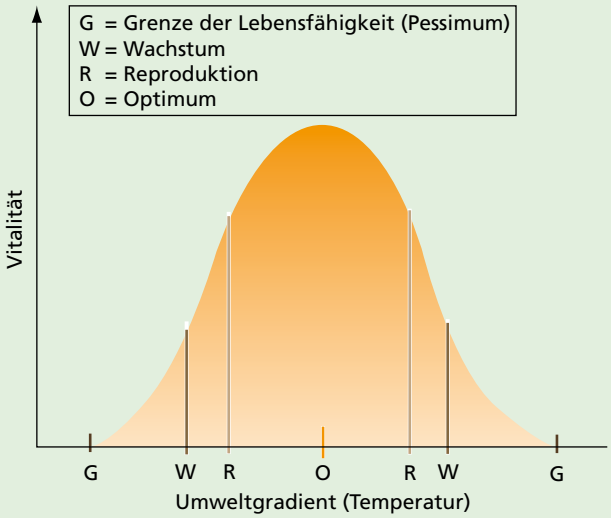

Abbildung 2.3: Beispiel einer Toleranzkurve für die Reaktion eines Organismus auf die Variation des Faktors Temperatur. Die Endpunkte der Kurve geben die Ober- und Untergrenze für das Überleben des Organismus an (G). Innerhalb dieser Spanne kann der Organismus wachsen (W) und sich reproduzieren (R).

An den Eckpunkten erreicht jeder Organismus seine Toleranzgrenzen, in diesem Fall die minimale beziehungsweise maximale vom jeweiligen Organismus tolerierte Temperatur (T_{min} und T_{max}). Diese Eckpunkte können hinsichtlich ihrer absoluten Lage bei unterschiedlichen betrachteten Arten relativ verschieden sein (Vgl.: Eisbär und Wüsteneidechse). Im gesamten Temperaturbereich zwischen T_{min} und T_{max}, Toleranzbereich oder Toleranzbreite genannt, ist für den Organismus ein Überleben möglich. Die Breite des Toleranzbereichs schwankt bei verschiedenen Arten teilweise erheblich. Arten mit einem breiten Toleranzbereich werden als euryök (im Falle des Umweltfaktors Temperatur konkreter als *eurytherm*), solche mit schmalem Toleranzbereich als stenök (beziehungsweise *stenotherm*) bezeichnet.

Jenseits des Toleranzbereichs ist ein Überleben für Organismen der jeweils betrachteten Art nicht mehr möglich. Innerhalb des Toleranzbereichs schließt sich sowohl bei T_{min} als auch bei T_{max} ein Bereich an, in dem der Organismus zwar überleben kann, in dem jedoch weder Wachstum noch größere körperliche Aktivität möglich ist und innerhalb dessen viele Arten Phänomene wie Kälte- oder Wärmestarre (= Torpor) zeigen. Dieser Bereich wird als Pessimum bezeichnet. Weiter zur Mitte des Diagramms und für den Organismus zu günstigeren Umweltbedingungen hin, erreicht man eine Grenze, innerhalb derer der Organismus nicht nur in der Lage ist zu überleben, sondern darüber hinaus genügend Ressourcen zur Verfügung hat, um sich zu reproduzieren.

Im Zentrum eines Umweltfaktorengradienten befindet sich der Vorzugsbereich (Präferendum) des betrachteten Organismus. Für jede Art kennzeichnet dieser Bereich ein Temperaturintervall, innerhalb dessen die Individuen der Art eine besonders gute Anpassung besitzen. Das Optimum (O) bezeichnet diejenige Temperatur, bei der der Organismus am besten angepasst ist und die höchste Intensität seiner Lebensprozesse erreicht.

Die Abbildung ist selbstverständlich stark schematisiert und kann in ihrem Verlauf, je nach betrachteter Art und betrachtetem Umweltfaktor, sehr unterschiedlich sein. So können die Kurvenverläufe mehr oder weniger stark „verzerrt", abgeflacht oder verbreitert sein, der generelle Verlauf entspricht jedoch dem allgemein beschriebenen Typ.

2.1 Abiotischer Faktor Temperatur

Welchen Einfluss hat die Temperatur auf das Vorkommen und die Verbreitung einzelner Organismenarten? Inwiefern werden physiologische und verhaltensbiologische Prozesse durch die jeweilige Umwelttemperatur bestimmt? Diese und andere bedeutenden Zusammenhänge zwischen Temperatur und Individuum werden im folgenden Abschnitt näher beleuchtet und erklärt.

Leben ist nur in bestimmten Temperaturbereichen möglich. Zellen können absterben, wenn das in ihnen enthaltene Wasser bei Temperaturen unter 0 °C gefriert, und die Proteine der meisten Organismen denaturieren bei Temperaturen über 45 °C. Nur wenige Organismenarten mit hochspezialisierten Anpassungen können bei sehr hohen oder sehr niedrigen Temperaturen einen aktiven Stoffwechsel aufrechterhalten, so zum Beispiel thermophile Bakterien, die in Geysiren leben (⇒Abbildung 2.4). Ihr Leben findet in einem Temperaturbereich statt, den andere Organismenarten nicht mehr tolerieren können. Die meisten Organismenarten zeigen ihre höchste Stoffwechselrate in einem ganz bestimmten, eingeschränkten Temperaturbereich. Liegt die Umgebungstemperatur außerhalb davon, sind manche Tierarten – insbesondere Säugetiere und Vögel – gezwungen, ihre Körpertemperatur mit zusätzlichem hohem Energieaufwand konstant zu halten.

Abbildung 2.4: Im heißen Wasser eines Geysirs in Nevada (USA) wachsen orangefarbene und gelbe Bakterienkolonien.

Der Prozess, durch den Tiere ihre Körpertemperatur innerhalb eines für sie tolerierbaren Bereichs halten, wird als **Thermoregulation** bezeichnet. Thermoregulation ist für das Überleben eines Organismus von größter Bedeutung, weil die meisten biochemischen und physiologischen Prozesse sehr empfindlich auf Veränderungen der Körpertemperatur reagieren. Schon 10 °C Temperatursenkung verringern die Geschwindigkeiten der meisten chemischen Reaktionen – und nichts anderes sind die oben genannten ständig in jedem Lebewesen ablaufenden Prozesse – um den Faktor 2–3. Man spricht in diesem Zusammenhang von der **RGT-Regel** (Reaktionsgeschwindigkeits-Temperatur-Regel). ⇒Abbildung 2.5 verdeutlicht diesen Zusammenhang am Beispiel des Temperaturoptimums für die Enzymaktivität beim Menschen und bei einem thermophilen Bakterium.

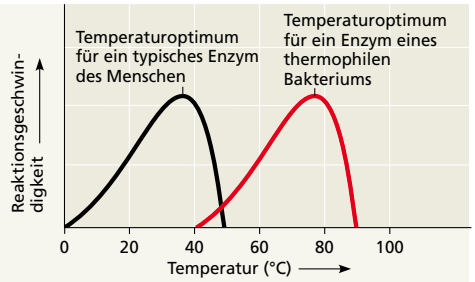

Abbildung 2.5: Temperaturoptimum für die Enzymaktivität beim Menschen und bei einem thermophilen Lebewesen.

Enzyme sind Proteine, die chemische Reaktionen katalysieren und auf diese Weise die Stoffwechselprozesse in lebenden Organismen in außerordentlichem Maße beschleunigen. Bei niedrigen Temperaturen ist die Enzymaktivität (und damit auch die Reaktionsgeschwindigkeit) jedoch sehr gering. Aus diesem Grunde halten sich potenziell verderbliche Lebensmittel, wie beispielsweise Milch, weitaus länger, wenn man sie im Kühlschrank aufbewahrt: Die Enzyme von in der Milch enthaltenen Milchsäurebakterien arbeiten aufgrund der niedrigen Temperatur so langsam, dass der Prozess des „sauer Werdens" erheblich langsamer abläuft als bei Raumtemperatur. Umgekehrt sind jedoch der Reaktionsgeschwindigkeitserhöhung durch Temperatursteigerung Grenzen gesetzt. Wenn die Temperatur zu stark ansteigt, werden Proteine durch die Hitze funktionsuntüchtig gemacht (denaturiert). Dieser Prozess ist jedem bekannt, der schon einmal Eier gekocht oder in der Pfanne gebraten hat und darüber hinaus nicht umkehrbar: So wird ein einmal gekochtes Ei bekanntlich weder durch Abkühlen noch durch

andere Behandlung wieder roh. Aus dem selben Grund kann zu hohes Fieber tödlich sein, denn auch beim Menschen führt eine zu starke Körpertemperaturerhöhung zu einer Denaturierung der Eiweißstoffe. Letztlich sind die zu geringe Reaktionsgeschwindigkeit bei zu tiefen und die Proteindenaturierung bei zu hohen Temperaturen die Ursache für den charakteristischen Verlauf von Temperaturtoleranzkurven. Sowohl die Breite als auch die Lage des Toleranzbereichs ist jedoch von Art zu Art verschieden und ein Ergebnis der Anpassung an die jeweils vorherrschenden Umweltbedingungen.

MERKE!
Reaktionsgeschwindigkeits-Temperatur-Regel

Die Reaktionsgeschwindigkeits-Temperatur-Regel, kurz RGT-Regel genannt, besagt, dass bei einer Temperaturabsenkung oder -erhöhung von 10 °C die Geschwindigkeit der meisten chemischen Reaktionen um den Faktor 2–3 sinkt bzw. ansteigt.

2.1.1 Strategien der Temperaturregulation – Endothermie und Ektothermie

Tiere lassen sich nach der Art ihrer Temperaturregulation einteilen. Einige Tiergruppen halten ihre Körpertemperatur unabhängig von der Außentemperatur weitgehend konstant. Dazu benötigen sie endogene, also von innen kommende Wärme, die durch Stoffwechselreaktionen bereitgestellt wird. Diese Tiere bezeichnet man als **Homoiotherme**, „gleichwarme" oder „**endotherme**" Tiere (Thermoregulatoren). Hierzu zählen Vögel und Säugetiere. Fische, Amphibien, Reptilien und alle Wirbellosen sind **Poikilotherme** „wechselwarme", „**ektotherme**" Tiere (Thermokonformer). Sie beziehen Wärme vor allem aus der Umgebung und ihre Körpertemperatur ändert sich daher mit der Umgebungstemperatur. Eine dritte Gruppe reguliert die Körpertemperatur je nach Umgebungsbedingungen und Stoffwechselsituation entweder endotherm oder ektotherm. Diese Tiere bezeichnet man als **heterotherm**. Hierzu gehören beispielsweise viele Fledermäuse, Bienen und Hummeln sowie Kolibris.

Endothermie und Ektothermie sind keineswegs thermoregulatorische Modelle, die sich gegenseitig ausschließen. Ein Vogel beispielsweise ist vorwiegend endotherm, doch er wärmt sich unter Umständen an einem kalten Morgen in der Sonne, ganz ähnlich, wie es eine ektotherme Eidechse tut. Auch beim Menschen ist das „Sonnenbaden" als Verhaltensweise zur Erlangung eines angenehmen Körpergefühls beliebt und wird in den entsprechenden Jahreszeiten gerne angetroffen.

Endotherme Tiere können selbst angesichts starker Temperaturschwankungen ihrer Umwelt eine stabile Körpertemperatur aufrechterhalten. Beispielsweise sind nur wenige ektotherme Tiere aktiv, wenn die Außentemperaturen unter den Gefrierpunkt fallen, wie es im Winter auf einem Großteil der Erdoberfläche der Fall ist, während viele endotherme Tiere unter diesen Bedingungen weiterhin aktiv bleiben (⇒Abbildung 2.6). In einer kalten Umgebung produzieren Endotherme genug Wärme, um die Temperatur ihres Körpers deutlich über der Umgebungstemperatur zu halten. Endotherme Wirbeltiere verfügen zudem über Mechanismen, um ihren Körper in einer heißen Umgebung zu kühlen; dadurch können sie Hitzebelastungen ertragen, die für die meisten Wirbellosen nicht tolerierbar sind. Reichen diese Regulationsmechanismen jedoch nicht mehr aus, da die Umgebungstemperaturen über einen längeren Zeitraum zu hoch oder zu niedrig sind, treten Kälte- oder Hitzetod ein.

Da Ektotherme Wärmeenergie aus der Umgebung direkt nutzen, statt zu diesem Zweck Nahrung metabolisch abzubauen, kann ein ekto-

(a) Ein Walross ist endotherm, das bedeutet, die Körpertemperatur wird unabhängig von der Umgebungstemperatur konstant gehalten.

(b) Eine Eidechse ist ektotherm, das bedeutet, die Körpertemperatur wird durch die Umgebung erhöht oder gesenkt.

Abbildung 2.6 Endothermie und Ektothermie.

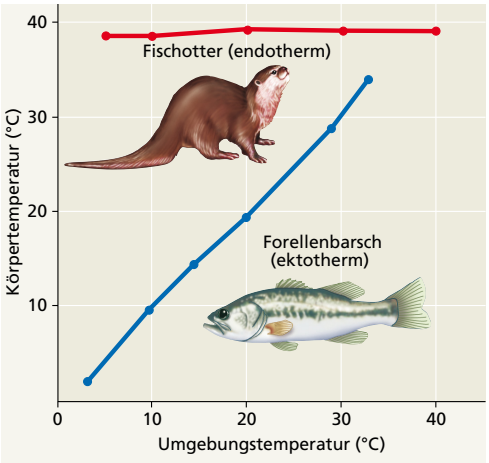

Abbildung 2.7: Beziehung zwischen Körpertemperatur und Umgebungstemperatur bei einem wasserlebenden endothermen Tier und einem wasserlebenden ektothermen Tier.

thermes Tier mit weniger als zehn Prozent der Nahrungsenergie auskommen, die ein endothermes Tier vergleichbarer Größe benötigt – ein Vorteil, wenn Nahrungsquellen knapp sind. Ektotherme können zudem im Allgemeinen starke Schwankungen ihrer Körpertemperatur tolerieren. Insgesamt gesehen ist Ektothermie in den meisten Lebensräumen eine effiziente und erfolgreiche Strategie; das zeigt sich auch in der Fülle, Artenvielfalt und dem großen Verbreitungsgebiet ektothermer Tiere. Ein populäres Missverständnis in diesem Zusammenhang ist, dass Ektotherme „kaltblütig" und Endotherme „warmblütig" sind. Ektotherme haben nicht unbedingt eine niedrige Körpertemperatur. Tatsächlich weisen viele Eidechsen, wenn sie in der Sonne baden, eine höhere Körpertemperatur als Säuger auf. Auch bei Pferden bezeichnen diese Begriffe lediglich den „Charakter" bestimmter Pferderassen (synonym mit temperamentvoll und genügsam) und ausdrücklich nicht die Körpertemperatur dieser endothermen Tiere. Daher sind die Bezeichnungen *kaltblütig* und *warmblütig* irreführend und werden in der Biologie nicht mehr verwendet.

2.1.2 Wärmeabgabe und Wärmeaufnahme – zwei Faktoren im Gleichgewicht

Nach den Gesetzen der Thermodynamik gilt auch in der Biologie, dass Wärme stets von einem wärmeren auf ein kälteres Objekt übertragen wird. Voraussetzung für Thermoregulation ist daher die Fähigkeit des Tieres, den Wärmeaustausch mit der Umgebung zu kontrollieren. Der Schlüssel zur Thermoregulation liegt somit darin, Wärmeabgabe und Wärmeaufnahme im Gleichgewicht zu halten. Tiere tun dies mittels Mechanismen, die entweder den Wärmeaustausch insgesamt verringern oder den Wärmeaustausch in eine bestimmte Richtung begünstigen.

Vor allem endotherme Lebewesen sind auf Mechanismen angewiesen, die den Wärmeaustausch mit der Umgebung regulieren, da sie eine bestimmte Körpertemperatur aufrechterhalten müssen. Im Folgenden werden einige Strategien vorgestellt, die alle dem Zweck dienen, Wärmeaufnahme und Wärmeabgabe im Gleichgewicht zu halten.

Wärmeisolierung Eine wichtige thermoregulatorische Anpassung bei Säugern und Vögeln ist die Wärmeisolierung. Diese verringert den Wärmeaustausch zwischen einem Tier und seiner Umwelt. Das Funktionsprinzip entspricht dem einer Thermoskanne oder eines Wärmedämmsystems an einem Gebäude – eine schlecht wärmeleitende Substanz, wie zum Beispiel Styropor, verhindert die Wärmeabgabe an die Umwelt und isoliert auf diese Weise das warme Innenleben gegenüber der kalten Umgebung. Gute „biologische" Wärmeisolatoren sind Haare, Federn und Fettschichten.

Landlebende Säuger und Vögel reagieren auf Kälte, indem sie ihr Fell beziehungsweise ihr Gefieder sträuben. Dadurch können sie ein dickeres Luftpolster festhalten und, da Luft ein schlechter Wärmeleiter ist, somit die isolierende Wirkung ihres Fells oder ihres Gefieders verstärken. Wasser hingegen verringert die Fähigkeit von Fell und Federn zur Wärmeisolierung. Daher produzieren einige Tierarten fetthaltige,

MERKE !
Gesetzmäßigkeiten der Thermodynamik

Energie kann zwar übertragen und umgewandelt, nicht aber erzeugt oder vernichtet werden. Im Verlauf jeder Energieübertragung geht ein Teil der Energie als Wärme verloren und ist für Arbeitsprozesse nicht mehr verfügbar. Darüber hinaus wird Wärme immer von einem wärmeren Objekt auf ein kälteres übertragen und niemals umgekehrt: Das heiße Wasser im Wasserkocher kühlt sich langsam ab und erwärmt dabei die umgebende Raumluft, niemals kühlt sich der Raum ab und erwärmt dabei das Wasser im Wasserkocher …

Oberfläche und Volumen von Lebewesen spielen wichtige Rollen für Wärmehaushalt und Stoffwechsel

Die Oberfläche und das Volumen eines jeden Körpers wachsen in unterschiedlichen Potenzen. Dieser etwas spröde und mathematisch anmutende Satz hat eine Reihe wichtiger, praktischer biologischer Konsequenzen. Stellen Sie sich einen Würfel mit einer Kantenlänge von 1 cm vor. Die Oberfläche des Würfels beträgt 6 · 1 cm · 1 cm = 6 cm² und sein Volumen 1 cm³. Wenn Sie sich jetzt vorstellen, dass Sie die Kantenlänge des Würfels auf 2 cm verdoppeln, beträgt seine Oberfläche 6 · 2 cm · 2 cm = 24 cm² und hat sich somit vervierfacht. Gleichzeitig ist das Volumen jedoch auf 8 cm³ angewachsen und hat sich dadurch verachtfacht! Mit der Vergrößerung des Würfels ändert sich darüber hinaus das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen (in unserem Beispiel von 6 : 1 = 6 auf 24 : 8 = 3)[1]. Stellen Sie sich nun vor, Sie würden beide Würfel (aus dem gleichen Material) so lange in einen Backofen legen, bis diese durchgehend auf 100 °C erwärmt sind und würden sie anschließend heraus nehmen – beide Würfel begännen abzukühlen. Der größere Würfel verfügt über eine größere Oberfläche, über die der Wärmeaustausch mit der Umgebung stattfinden kann. Wäre in unserem Beispiel die Oberfläche die einzige Einflussgröße, dann müsste der große Würfel schneller auf Raumtemperatur abkühlen als der kleine. In Wahrheit verhält es sich jedoch genau anders herum und der kleine Würfel kühlt weitaus schneller ab als der Große. Die Ursache ist, dass der große Würfel in seinem größeren Volumen weitaus mehr Wärme speichern kann als der kleine Würfel und dass seine Oberfläche *im Verhältnis zum Volumen* kleiner ist.

Bis hier hin haben wir uns einem physikalischen Gedankenexperiment gewidmet – was hat das mit Biologie zu tun, werden Sie mit Recht fragen! Die dargestellten Gesetzmäßigkeiten sind nicht nur auf Würfel begrenzt, sondern gelten für alle Körper – auch für Lebewesen. Da auch bei jedem Lebewesen der Wärmeaustausch mit der Umgebung über die Körperoberfläche stattfindet, verliert beispielsweise ein größeres Tier mehr Wärme über die Körperoberfläche als ein kleines Tier. Gleichzeitig besitzt jedoch ein großes Tier ein größeres Körpervolumen (in dem es Wärme produzieren bzw. speichern kann) und dieser Effekt überwiegt, genau wie bei den Würfeln, den Einfluss der Oberfläche. Aus diesem Grund können es sich sehr große Tiere wie Elefanten, Nilpferde, Nashörner, Giraffen, Elche, Kühe, Gorillas, etc. „leisten“, sehr niedrige Stoffwechselraten zu besitzen und für ihre Ernährung auf kalorienarme Pflanzennahrung wie Blätter und Gräser zurückzugreifen, während sehr kleine Tiere wie Mäuse oder Spitzmäuse auf enorme Stoffwechselraten und kalorienreiche Nahrung wie Getreide oder Fleisch angewiesen sind.

1 Zum besseren Verständnis sind die Einheiten weggelassen worden.

Bergmann und Allen – zwei Klimaregeln

Das beschriebene Verhältnis von Oberfläche zu Volumen spielt jedoch nicht nur dann eine Rolle, wenn man verschiedene Lebewesen aus unterschiedlichen „Artkreisen“ hinsichtlich ihrer Ernährungsweisen und Stoffwechselraten vergleicht, sondern hat auch in Form einiger „entmathematisierter Faustregeln“, den so genannten „Ökogeographischen Regeln“, beim Vergleich von Lebewesen innerhalb eines Artkreises Einzug in die Ökologie gehalten. Die wohl bekanntesten dieser Regeln sind die, nach ihren jeweiligen „Entdeckern“ benannte, Bergmann´sche und Allen´sche Regel.

Carl Bergmann und Joel Asaph Allen entdeckten Zusammenhänge zwischen der Größe von homoithermen Lebewesen (Bergmann) beziehungsweise den Proportionen ihres Körpers (Allen) und den vorherrschenden Temperaturen in den Lebensräumen von Tieren. So stellte Bergmann fest, dass bei Tieren nahe verwandter homoiothermer Arten die Körpergröße vom Äquator bis zu den Polen hin zunimmt. Demnach finden sich die größten homoithermen Arten innerhalb des Artkreises z.B. Eis*bären* oder Kaiser*pinguine* in den kältesten Regionen.

Allen erkannte, dass Körperanhänge wie Ohren und Schwänze mit der geografischen Breite kleiner werden, da sie umso schneller auskühlen können, je größer sie sind. Umgekehrt kann über solche Anhänge mit zunehmender Größe mehr Wärme an die Umgebung abgegeben werden. Daher verfügen beispielsweise Wüstenhase und Wüstenfuchs über sehr große Ohren, während diese bei Schneehase und Polarfuchs wesentlich kleiner ausgebildet sind.

wasserabstoßende Substanzen, mit denen sie ihr Fell oder Gefieder „imprägnieren“. Da Menschen Federn oder Fell fehlen, müssen sie zur Wärmeisolierung hauptsächlich auf Kleidung zurückgreifen. Die „Gänsehaut“ ist ein Überbleibsel des Haareaufrichtens, das wir von unseren

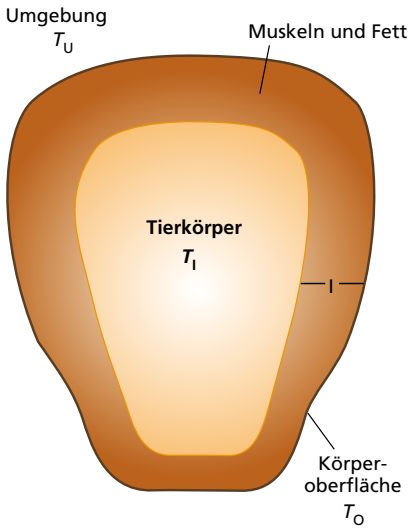

Abbildung 2.8: Temperaturverteilung in einem Tierkörper. Die Oberflächentemperatur des Körpers (T_O) gleicht sich automatisch der Umgebungstemperatur (T_U) an. Durch die isolierende Wirkung der Muskel- und Fettschicht (I) wird die Temperatur des Körperkerns (T_I) trotz niedriger Außentemperaturen hoch gehalten. (Die zusätzliche isolierende Wirkung der Körperbehaarung wird in dieser Abbildung nicht berücksichtigt.)

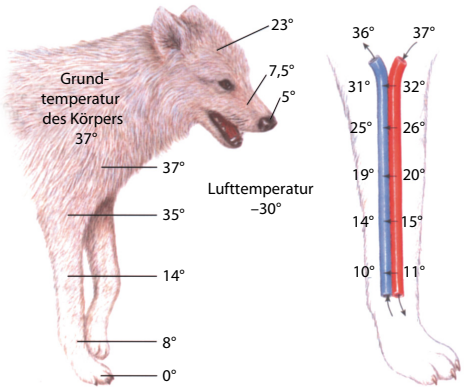

Abbildung 2.9: Das Gegenstromprinzip, gezeigt am Arktischen Wolf. Rechts wird der Blutdurchfluss durch eine Arterie und Vene einer Vorderextremität demonstriert. Durch Wärmeübertragung wird das kalte venöse Blut erwärmt und es fließt mit einer höheren Temperatur zum Körperinneren zurück.

felltragenden Vorfahren geerbt haben. Die Dicke der Wärmeisolierung kann darüber hinaus jahreszeitlichen Schwankungen unterliegen. Das dicke Winterfell vieler Säuger wird beispielsweise im Sommer durch ein dünneres Sommerfell ersetzt. Diese Anpassungen helfen endothermen Tieren, das ganze Jahr hindurch eine konstante Körpertemperatur beizubehalten. ⇒Abbildung 2.8 zeigt schematisch die wärmeisolierende Wirkung einer Muskel- und Fettschicht.

Eine besonders wichtige Rolle spielt die Wärmeisolierung für die Thermoregulation von meeresbewohnenden Säugern wie Walrossen und Walen. Diese Tiere schwimmen in Wasser, dessen Temperatur deutlich unter der Kerntemperatur ihres Körpers liegt. Direkt unter der Haut weisen Meeressäuger daher eine sehr dicke isolierende Fettschicht auf, die als Blubber bezeichnet wird. Die Isolierwirkung des Blubber ist so effektiv, dass Meeressäuger eine Kerntemperatur von 36–38 °C aufrechterhalten können, ohne mehr Nahrungsenergie als Landsäuger ähnlicher Größe zu benötigen.

Anpassungen des Kreislaufsystems

Kreislaufsysteme stellen eine Hauptroute für den Wärmefluss zwischen dem Körperinneren und dem Körperäußeren dar. Anpassungen, die das Maß der Durchblutung nahe der Körperoberfläche regulieren oder die Wärme im Körperkern zurückhalten, spielen daher bei der Thermoregulation eine entscheidend wichtige Rolle.

Bei Temperaturveränderungen in ihrer Umgebung verändern viele Landwirbeltiere die Menge an Blut (und damit an Wärme), die zwischen ihrem Körperkern und ihrer Haut zirkuliert. Nervensignale führen zu einer Erweiterung der Blutgefäße nahe der Körperoberfläche. Infolge des größeren Gefäßdurchmessers steigt die Durchblutung der Haut. Bei Endothermen erwärmt der erhöhte Blutdurchfluss die Haut und erhöht somit die Menge an Körperwärme, die an die Umgebung abgegeben wird. Der umgekehrte Prozess, der als Gefäßverengung bezeichnet wird, verringert die Durchblutung und den Wärmetransfer, indem er den Durchmesser der oberflächennahen Gefäße verringert. Dieses Phänomen ist auch uns Menschen nicht unbekannt, man denke nur an Wintertage, in denen die Hände und die Ohren aus diesem Grund sehr schnell auskühlen, wohingegen man seltener über kalte Oberschenkel klagt oder an die Größenänderungen des männlichen Hodensacks in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur als Anpassung an die Notwendigkeit der Aufrechterhaltung einer konstanten Temperatur (unterhalb der Körperkerntemperatur) für die Produktion fertiler Spermien.

Viele Vögel und Säuger verringern ihre Wärmeverluste mithilfe eines **Gegenstromaustauschers**, bei dem benachbarte Flüssigkeiten in entgegengesetzte Richtungen strömen, was die Transferraten von Wärme oder gelösten Stoffen maximiert. Der Wärmetransfer erfordert eine antiparallele Anordnung von Blutgefäßen, die man als *Gegenstrom-Wärmeaustauscher* bezeichnet. Wenn Gewebe auf diese Weise angeordnet sind, verlaufen Arterien und Venen in enger Nachbarschaft. Strömt warmes Blut durch die Arterien, überträgt es Wärme auf das kalte Blut