





## 2 Klima als Umwelt- und Überlebensfaktor

02



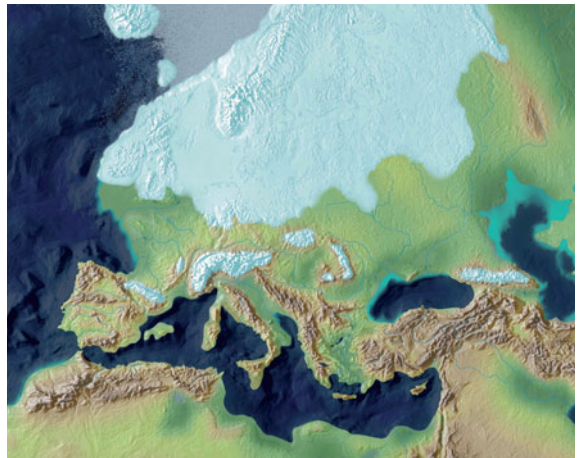
## 2 Klima als Umwelt- und Überlebensfaktor

Das Klima ist hauptverantwortlich für die Ausprägung unterschiedlicher Ökozonen, in denen sich spezialisierte Faunen und Floren entwickelt haben und die daher eine große Ähnlichkeit mit den Klimazonen der Erde zeigen (□ Kap. 1). Als Folge von Klimaänderungen in der erdgeschichtlichen Vergangenheit haben sich Lage und Ausdehnung der globalen Ökozonen mehrfach stark geändert. So prägte im Tertiär subtropischer Wald die Vegetation in Mitteleuropa. Die mehrfachen Klimaschwankungen der Eiszeiten führten in jüngerer Vergangenheit (vor 1,8 Millionen bis 10.000 Jahren) in den Kaltzeiten zu Vergletscherungen in Nordeuropa und in den Alpen (Abb. 2-1), die von einer großflächigen Tundren- und Steppenlandschaft umgeben waren (Abb. 2-2). Klassische paläobiologische Analysen (Pollendiagramme, Fossilien, Stratigraphie, Radiokarbon-Methode) und neue Techniken (molekulare Methoden) erlauben die Rekonstruktion historischer Verbreitungsgebiete der Arten (Paläobiogeographie) und Rückschlüsse auf Wanderungen und Arealverschiebungen und somit auch auf vergangene Klimabedingungen.

### 2.1 BEDEUTUNG VON KLIMAFAKTOREN FÜR DAS ÜBERLEBEN UND DIE VERBREITUNG VON ORGANISMEN

#### 2.1.1 Bedeutung von Klimafaktoren für das Überleben von Organismen

Die vorherrschenden klimatischen Bedingungen sind für das Überleben und die Verbreitung aller Organismen von entscheidender Bedeutung. Die Temperatur spielt dabei eine herausragende Rolle. Während kurzfristige Extremwerte zu höherer Mortalität als Folge des Überschreitens physiologischer Toleranzgrenzen führen können, wirken Mittelwerte steuernd auf ökologische Beziehungen sowie Wachstumsraten. Die physiologischen thermischen Grenzen des Lebens sind eng und von Art zu Art verschieden. Während Wüstenameisen der Gattung *Cataglyphis* bei über 50 °C nach Hitzeopfern suchen ohne selbst gejagt zu werden, sterben manche Fische in antarktischen Gewässern bereits bei 6 °C kaltem Wasser den Hitzetod (Heldmaier u. Neuweiler 2004). Auf längere Dauer ertragen die



**Abb. 2-1:** Ausdehnung der Gletscher während des letzten glazialen Maximums in Europa vor rund 20.000 Jahren (© Naturhistorisches Museum Wien, Grafik Repp/Harzhauser).



meisten autotrophen und heterotrophen Organismen keine Temperaturen über 50 °C, da Proteine bei höheren Temperaturen degenerieren, d. h. ihre räumliche Struktur und Funktion verlieren. Bewohner von Extremlebensräumen, sogenannte Extremophile, können außergewöhnlich hohe oder niedrige Temperaturen ertragen, wie einige Blaualgen und Bakterien in heißen Quellen oder frostliebende Mikroorganismen.

Die physiologische Abhängigkeit biologischer Prozesse von der Temperatur wird vereinfacht durch die van't-Hoff'sche Regel beschrieben, wonach Stoffwechselvorgänge bei einem Anstieg um 10 °C um das zwei- bis vierfache schneller ablaufen (van't Hoff 1896). Je höher die Ausgangstemperatur, desto geringer der Anstieg. Mit steigenden Temperaturen steigt der Energieumsatz, wobei physiologische Anpassungsmechanismen eine reversible Akklimatisation innerhalb artspezifisch verschiedener Grenzen (Kompensation) erlauben.

Die meisten Organismen sind ektotherm, d. h. ihre Körpertemperatur und die meisten physiologischen Prozesse sind von der Außentemperatur abhängig. Die Änderungen der Temperatur im Jahreskreislauf steuern das Verhalten und den Lebenszyklus der Arten. Einige ektotherme Arten sind jedoch in der Lage durch Stoffwechselvorgänge, Muskelaktivität oder Verhaltensanpassungen die Körpertemperatur teilweise zu regulieren. So beruht die Verteidigungsstrategie einiger Bienenarten auf Temperaturerhöhung durch Muskelwärme, indem sich die Arbeiterinnen um den Eindringling in der Kolonie zusammenballen und diesen so abtöten (z. B. Ono et al. 1995). Endotherme Organismen hingegen (Vögel und Säugetiere) sind in der Lage ihre Körpertemperatur (innerhalb gewisser Grenzen und mit energetischem Aufwand) zu regulieren, obwohl auch deren Verhalten von der Außentemperatur gesteuert werden kann.

Um das in vielen Fällen tödliche Gefrieren der Körperflüssigkeiten (eine Gefriertoleranz ist für einige Tier- und viele Pflanzenarten bekannt) oder den Hitzetod zu verhindern, besitzen Organismen physiologische Anpassungsmechanismen (z. B. die Synthese



**Abb. 2-2:** Arktische Tundra in Svalbard (© K. Bockmühl).

von „Gefrierschutzmitteln“ wie Glycerin, Gefrierschutz- oder Hitzeschock-Proteinen). Verhaltensbiologische Anpassungen wie Winterruhe, Winterschlaf und Torpor, Kältestarre, das Sonnenbaden von Reptilien und das periodische Abwandern während klimatisch ungünstiger Zeiträume (z. B. Vogelzug, Wanderfalter) sind bekannte thermoregulatorische Mechanismen. In vielen Fällen werden klimatisch ungünstige Perioden von Dauerstadien (z. B. Samen, Eier) überdauert, die eine größere Temperaturtoleranz besitzen. Der Winterschlaf wird durch bestimmte Faktoren (z. B. saisonal bedingter Nahrungsmangel oder artspezifische kritische Umgebungstemperatur über einen längeren Zeitraum) bestimmt. Als Auslöser dienen jedoch in den meisten Fällen die Tageslänge und die daran gekoppelte hormonelle Produktion. Dies bedeutet, dass durch höhere Wintertiefsttemperaturen eine Unterbrechung des Winterschlafs möglich ist. Dies kann Arten, die von ihren Körperfettreserven zehren (z. B. Fledermäuse, Murmeltiere), wegen des energieaufwändigen Aufwachens und der im Winter fehlenden Nahrung vor Probleme stellen (Inouye et al. 2000). Winterruhende Arten, deren Körpertemperatur im Winter nicht oder nur wenig absinkt, wachen mehrmals im Winter zur Nahrungsaufnahme oder Kotabgabe auf und ihre physiologischen Funktionen nehmen häufig kaum ab (z. B. Dachs, Biber). Mildere Wintertiefsttemperaturen können als Folge reduzierter Mortalitätsraten auch einen positiven Einfluss haben (z. B. Ozgul et al. 2010).

Analoge Vorgänge sind auch für die Entwicklung von Arthropodenarten bekannt (Quieszenz, Diapause). Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung oder Photoperiode sind Auslöser für den Beginn und das Ende von Überdauerungsphasen, die auch genetisch festgelegt (prospektive Dormanz) und obligatorisch oder fakultativ auftreten können. Die Vorliebe vieler Insekten ein Überwinterungsquartier in beheizten Wohnungen zu suchen endet für sie in der Regel wegen der zu großen Trockenheit tödlich. Eine Besonderheit stellt die Kryobiose der Bärtierchen (Tardigrada) dar, bei der Wasser im Gewebe durch kryoprotektive Moleküle wie Trehalose ersetzt wird, wodurch keine Schäden beim Gefrierprozess auftreten. Die Tiere können so die Polarregionen und Gletscher besiedeln und in diesem Zustand sogar Temperaturen unter  $-240^{\circ}\text{C}$  ertragen (Heldmaier u. Neuweiler 2004).

Die Letalgrenzen für Pflanzen sind art- und populationsspezifisch, jahreszeitlich und teilweise organspezifisch verschieden, wobei die Grenzen durch die Wasserversorgung mitbestimmt werden. Vorangegangene Kälteperioden können die Frostresistenz erhöhen (Abhärtung). Die meisten Pflanzen der temperaten Klimazone haben tageszeitlich unterschiedliche Temperaturoptima: Tagsüber wird bei höheren Temperaturen eine bessere Photosyntheserate erreicht, während in der Nacht bei tieferen Temperaturen weniger Energie verbraucht wird. Die Temperatur hat einen induktiven Charakter für eine Reihe von pflanzenbiologischen Vorgängen: Manche Arten (z. B. Wintergetreide) gelangen erst nach einer winterlichen Kälteperiode zum Blühen und Fruchten (Vernalisation). Auch die Keimung ist temperaturabhängig und die Amplitude der geeigneten Keimtemperatur bei weit verbreiteten Arten in der Regel breiter als bei Spezialisten. Der Laubfall vieler Baumarten der temperaten Klimazone im Herbst und Winter verhindert das winterliche Vertrocknen und Erfrieren. Die Verdunstungsraten der Blätter der meisten Nadelbäume sind hingegen so gering, dass diese Arten ihre Blätter nicht abwerfen.

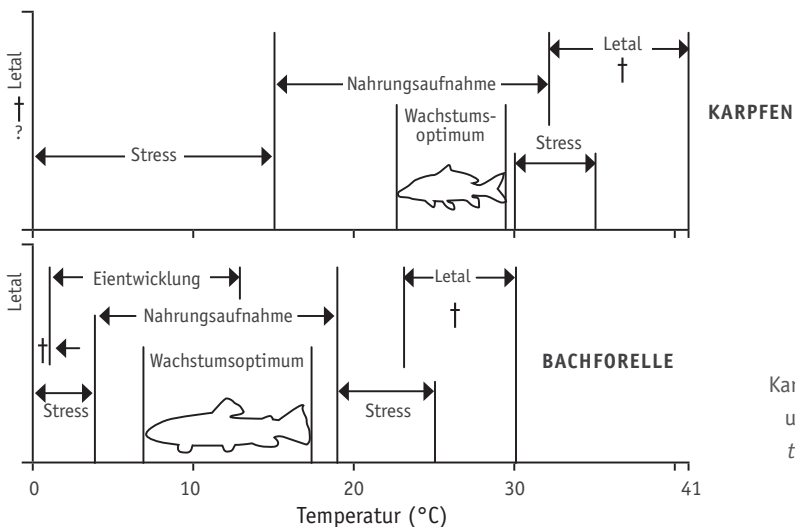
Das Überdauern heiß-trockener Sommer (Aestivation) kann durch verlängerte Ruhephasen (z. B. Ziesel) oder Verhaltensanpassungen erfolgen. So erklettern Gehäuseschnecken im Sommer häufig höhere Vegetationsschichten, um sich der Bodenhitze zu entziehen und den kühlenden Windeffekt zu nutzen.

In großen Seen schwanken die Temperaturen im Tages- und Jahreswechsel besonders in tieferen Wasserschichten nur gering, weswegen Arten von Stillgewässern häufig als stenotherm gelten und bereits geringe Änderungen der Temperatur große Auswirkungen haben können. Arten kleiner und flacher Seen, des Litorals und von Fließgewässern sind größeren Temperaturschwankungen ausgesetzt und diesbezüglich anpassungsfähiger (eurytherm). Aufgrund der einzigartigen physikalischen Eigenschaften des Wassermoleküls haben unterschiedlich erwärmte Wasserkörper eine unterschiedliche Dichte und ausreichend tiefe Stillgewässer im Sommer und Winter eine stabile Schichtung (Mixis), die auch für Konvektionsströme verantwortlich ist, während im Frühling und Herbst meist der gesamte Gewässerkörper durchmischt wird. Es gibt verschiedene Zirkulationstypen, die sich nach geographischer Lage und lokalen Verhältnissen unterscheiden. Auswirkungen des Klimawandels auf die Zirkulation in Stillgewässern sind bereits belegt (□ Kap. 5.1).

Die großen Ozeane werden oberflächlich durch die Sonneneinstrahlung erwärmt. Unterschiedliche Salzkonzentrationen als Folge von Verdunstung sowie Temperaturunterschiede führen zu Dichteunterschieden. Schwere Wassermassen sinken in tiefere Wasserschichten, wodurch Wassermassen nachgesaugt werden und das Förderband der Meeresströmungen angetrieben wird. Den Meeresströmungen kommt im globalen Energiekreislauf eine überragende Rolle beim Wärmetransport zu. Jede Änderung der globalen Meeresoberflächenströmungen hätte enorme Auswirkungen auf das Klima, wie z. B. eine Abschwächung des Golfstroms für Teile Europas.

Generell schwankt die Oberflächenwassertemperatur der polaren und tropischen Meere im Jahresverlauf nur um wenige Grad, während in mittleren Breiten und in Nebenmeeren große Unterschiede auftreten können. Diese Schwankungen sind auf die oberflächennahen Bereiche beschränkt. Unterhalb der Thermokline, die in den Tropen und Subtropen in bis zu 1000 m Tiefe liegen kann, befindet sich ein thermisch sehr stabiler Kaltwasserkörper. In Nebenmeeren, wie der Ostsee oder dem Mittelmeer, finden sich jedoch auch abweichende Muster.

Die Körpertemperatur von aquatischen Organismen ist besonders eng an die Wassertemperatur gekoppelt. Ihre Toleranz und ihre Optima sind jedoch artspezifisch sehr



**Abb. 2-3:**  
Unterschiedliche  
Temperaturansprüche  
im Lebenszyklus von  
Karpfen (*Cyprinus carpio*)  
und Bachforelle (*Salmo  
trutta*). Verändert nach  
Langford (1990).

verschieden: Während z. B. die aus Asien stammenden, in Mitteleuropa sich ausbreitenden eurythermen Blaubandbärblinge (*Pseudorasbora parva*) einen großen Temperaturtoleranzbereich von 0–37 °C aufweisen, ist dieser bei kalt-stenothermen Arten deutlich geringer (Heldmaier u. Neuweiler 2004, Reinartz 2007). Die Temperaturoptima unterscheiden sich nicht nur zwischen den Arten, sondern auch im Lebenszyklus einer Art (Abb. 2-3).

Neben der Temperatur ist das Wasserangebot von entscheidender Bedeutung für das Überleben von Organismen. Eine Vielzahl physiologischer, morphologischer, ökologischer und ethologischer Anpassungen hat sich herausgebildet, die ein Überleben selbst in extrem wasserarmen Gebieten ermöglicht (z. B. Wasserspeicherung und -rückgewinnung, Dürretoleranz, Oxidationswasser). Die Existenz einiger terrestrischer Organismen, ist zudem direkt vom Wasserangebot ihrer Lebensräume abhängig (z. B. zur Eiablage).

Änderungen des Wasserangebots als Folge des Klimawandels können unterschiedliche Auswirkungen für die einzelnen Arten und Lebensräume haben. Für „Urzeitkrebse“, deren Eier im Boden oft jahrzehntelange Trockenheit überdauern können, sind temporäre, aber regelmäßig auftretende Wasseransammlungen nach Überschwemmungen und Starkregen-Ereignissen ideale Reproduktionshabitate, während andere Arten die Staunässe oder die Erosion durch Wasserkraft nicht ertragen. Häufiger austrocknende Böden sind nicht nur anfälliger für Winderosion, sondern es wird auch die Bodenfauna und -flora beeinträchtigt, wodurch die ökosystemaren Funktionen des Bodens gestört werden (z. B. Streuabbau, Humusbildung) (UBA 2008). Fast alle Amphibien Mitteleuropas benötigen aquatische Lebensräume als Laichhabitate und suchen diese gezielt während regelmäßiger Wanderungen auf. Ein häufigeres Austrocknen kleinerer Tümpel trägt zur Fragmentierung geeigneter Lebensräume bei und kann sich daher negativ auswirken. Auslöser der Amphibienwanderungen sind bei den meisten Arten ausreichend lang andauernde, milde Frühlingstemperaturen in den Überwinterungsquartieren in Kombination mit der witterungsunabhängigen Ausschüttung von Hormonen. Neben den oft auffallenden Frühjahrswanderungen, sind Amphibien aber auch später im Jahr in Bewegung (Herbstzug, Nahrungssuche) und werden dabei von der Witterung beeinflusst.

Neben den direkten sind auch indirekte Auswirkungen relevant. So wurde zum Beispiel in Nordamerika festgestellt, dass in trockenen Jahren der Reproduktionserfolg in-sektivorer Fledermäuse um bis zu einem Drittel zurückgeht. Da eine Zunahme trockener Jahre in Zukunft wahrscheinlich ist, wird ein Rückgang der Fledermauspopulationen befürchtet (Adams 2010).

Die Ausbildung von Ökosystemen kann nur innerhalb gewisser klimatischer Grenzen erfolgen, die letztlich diejenigen der lebensraumtypischen Arten abbilden. Ein gängiges Beispiel sind Hochmoore (□ Kap. 5.2). Sie verändern durch die Akkumulation von Torf und durch die Schaffung eines mooreigenen Grundwasserkörpers die Standorteigenschaften grundlegend, werden aber ausschließlich durch Niederschläge gespeist. In anderen Lebensraumtypen sind die klimatisch vorgegebenen Existenzgrenzen weiter gesetzt. So können Wälder, wenngleich als unterschiedliche Waldtypen (z. B. Auwälder oder Eichenwälder), sowohl unter nassen als auch unter trockenen Bedingungen entstehen.

### **2.1.2 Bedeutung von Klimafaktoren für die Verbreitung von Organismen**

Langfristig können Organismen nur unter für sie geeigneten Klimabedingungen leben. Als Reaktion auf ungeeignete Außentemperaturen können Individuen periodisch oder dauerhaft abwandern. Letzteres führt zu Arealänderungen, die in □ Kap. 3.2 näher

behandelt werden. Bozinovic et al. (2011) geben einen Überblick zu den Beziehungen zwischen physiologischen Kapazitäten und Toleranzbereichen, der Verbreitung von Tierarten und dem Klimawandel.

Die sogenannten bioklimatischen oder ökogeographischen Regeln versuchen morphologische Merkmale durch physiologische Prinzipien (z. B. Wärmeaustausch) zu erklären. Nach der Bergmann'schen Regel sind (innerhalb nahe verwandter Vogel- und Säugtiergruppen) Individuen einer Art, aber z. B. auch Arten einer Gattung in kälteren Klimazonen größer und schwerer. Durch die Verkleinerung der Körperoberfläche im Verhältnis zum Körpervolumen wird der Wärmeverlust des Körpers vermindert.

Der Klimawandel verleiht der Untersuchung des Zusammenhangs von Temperatur und Körpergröße zusätzliche Bedeutung. So hat die Körpergröße von Spitzmäusen in Alaska in den letzten 50 Jahren zugenommen, möglicherweise als Folge der verbesserten Nahrungsverfügbarkeit durch mildere Winter (Yom-Tov u. Yom-Tov 2005). Die Körpergröße von Rothirschen (*Cervus elaphus*) in Norwegen korreliert mit den Wintertemperaturen: Nach wärmeren Wintern werden Männchen größer und Weibchen kleiner (Post et al. 1999). Chamaillé-Jammes et al. (2006) stellten einen Anstieg der Körpergröße und des Reproduktionserfolges mit höheren Sommertemperaturen bei jungen Waldeidechsen (*Zootoca vivipara*) in den französischen Alpen fest. Kürzere und mildere Winter werden auch für den Rückgang der Körpergröße der wildlebenden Schafe auf Soay Island in Schottland verantwortlich gemacht (Ozgul et al. 2009), während derselbe Auslöser bei Gelbbauch-Murmeltieren (*Marmota flaviventris*) in den Rocky Mountains in Colorado den gegenteiligen Effekt hat (Ozgul et al. 2010). In ersterem Fall können sich aufgrund der besseren Bedingungen auch jüngere Tiere erfolgreich reproduzieren, deren Nachwuchs jedoch kleiner ist als jener von älteren Tieren. Im zweiten Fall verkürzt sich der Winterschlaf und das Gewicht der überwinterten Tiere steigt, wodurch sich die Winter-Mortalität verringert und auch die Populationszahlen stark ansteigen. Mehrfach wurde ein Zusammenhang zwischen Körpergewicht und Klimaparametern bei Vögeln festgestellt (z. B. Teplitsky et al. 2008, Salewski et al. 2010). Ob es sich dabei (noch) um phänotypische Plastizität oder (schon) um mikroevolutionäre Anpassung handelt, wird von den Autoren unterschiedlich beantwortet.

### 2.1.3 Auswirkungen eines steigenden CO<sub>2</sub>-Gehalts der Atmosphäre auf Pflanzen und Tiere

Steigender atmosphärischer CO<sub>2</sub>-Gehalt erhöht die Assimulationsleistung bei Pflanzen. Dadurch kommt es zu beschleunigten Wachstumsraten (CO<sub>2</sub>-Düngeeffekt), höherer Nährstoffeffizienz, geringerer Respiration und Spaltöffnungsleitfähigkeit (Ainsworth u. Long 2005). Ein höherer CO<sub>2</sub>-Gehalt wirkt jedoch nicht gleich auf Pflanzenarten mit verschiedenen Photosynthese-Stoffwechselwegen. Die meisten Pflanzenarten Mitteleuropas nutzen den C3-Weg der Assimilation, d. h. sie bauen CO<sub>2</sub> zu einer Carbonsäure mit drei Kohlenstoffatomen ab. C3-Pflanzen müssen ihre Spaltöffnungen bei Wassermangel schließen, um einer zu hohen Verdunstung von Wasser vorzubeugen. Dies ist unter mitteleuropäischen Temperaturverhältnissen und bei ausreichender Wasserversorgung der effizienteste Vorgang. C4-Pflanzen (viele Poaceae, Amaranthaceae, Asteraceae; weltweit ca. 5 % der Blütenpflanzen) und die wenigen in Mitteleuropa vorkommenden Pflanzenarten mit Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM-Pflanzen) nutzen einen anderen Stoffwechselweg (über einen Zwischenschritt zu Oxalacetat mit vier Kohlenstoffatomen), der es ihnen erlaubt, unter Aufbringung von Energie CO<sub>2</sub>



anzureichern. Dies führt zu einer verbesserten Photosyntheserate unter Wassermangel und in heißen Klimaten, da weniger Wasser benötigt wird. Daher sind C4- und CAM-Pflanzen auf trocken-warmen Standorten überlegen, erstere nehmen in Mitteleuropa zu (Brandes 1995). Auch für immergrüne Pflanzen wurde eine Förderung durch erhöhte  $\text{CO}_2$ -Gehalte festgestellt (Ninemets et al. 2011), ebenso könnten einige Nutzpflanzen (□ Kap. 5.5) und invasive Neobiota (Dukes 2000) profitieren. Experimente unter verschiedenen  $\text{CO}_2$ -Atmosphären werden meist in sogenannten FACE-Anordnungen durchgeführt (→ BOX 2-1).

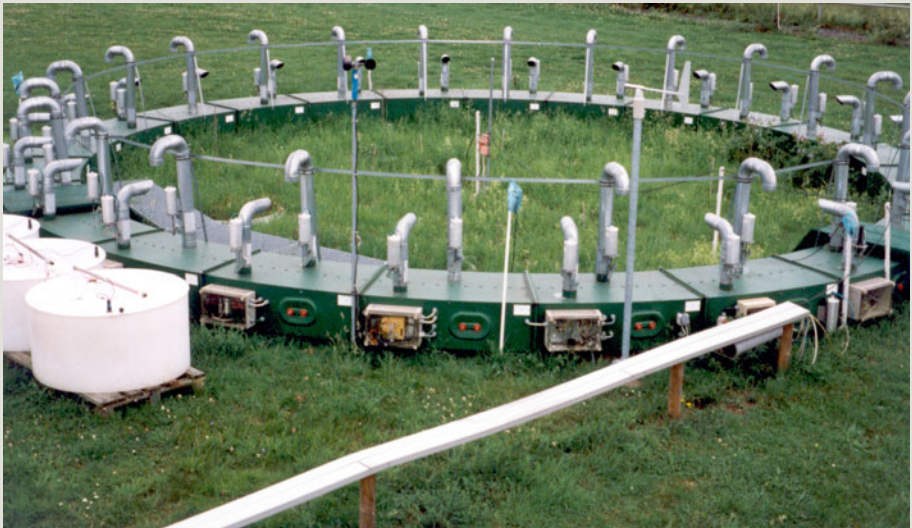
Mit steigendem atmosphärischem  $\text{CO}_2$ -Gehalt ändert sich die Struktur und Zusammensetzung des neu gebildeten Pflanzengewebes. Es gibt zwar keine Belege für direkte Effekte höherer  $\text{CO}_2$ -Werte auf Herbivore (Bale et al. 2002), von großer Bedeutung sind aber die induzierten Änderungen der Qualität der Futterpflanzen. Mit steigenden



## BOX 2-1

### Freiland $\text{CO}_2$ -Anreicherungs-systeme (Free-Air Carbon Dioxide Enrichment, FACE)

Um die Auswirkungen steigender  $\text{CO}_2$ -Werte in der Atmosphäre auf die Vegetation zu untersuchen, bedient man sich sogenannter FACE-Anlagen (Norby u. Zak 2011). Bei diesen Einrichtungen handelt es sich um kreisförmig um die Probestfläche (Durchmesser je nach Anlage bis zu 30 Meter) angeordnete Rohre mit Düsen, aus denen  $\text{CO}_2$  abgegeben werden kann. Über Messgeräte wird die  $\text{CO}_2$ -Konzentration in der Probestfläche überwacht und die Abgabe von  $\text{CO}_2$  aus der Anlage an die jeweiligen Umweltbedingungen (z. B. Wind) angepasst. Ein Nachteil ist, dass die  $\text{CO}_2$ -Konzentration unnatürlich rasche Schwankungen aufweist.



FACE-Anlage der Universität Giessen. Die Anlage wurde 1998 in Betrieb genommen und besteht aus drei Ringen zur  $\text{CO}_2$ -Anreicherung und drei Kontrollringen. Die  $\text{CO}_2$ -Anreicherung erfolgt 365 Tage im Jahr von 2 Stunden nach Sonnenaufgang bis 2 Stunden vor Sonnenuntergang (Jäger et al. 2003). © Institut für Pflanzenökologie, Univ. Giessen.

CO<sub>2</sub>-Werten erhöht sich das C/N-Verhältnis und somit sinkt die Futterqualität. Pflanzenfresser reagieren artspezifisch und je nach Ernährungstyp unterschiedlich auf die sich ändernde Zusammensetzung ihrer Nahrung. So steigern die meisten blattfressenden Herbivoren ihre Fraßtätigkeit, um den niedrigeren N-Anteil zu kompensieren, zeigen aber dennoch geringere Wachstumsraten und erleiden höhere Mortalitätsraten. Sich ändernde interspezifische Konkurrenzverhältnisse und kaskadenartige Effekte auf höhere trophische Ebenen sind die Folge (Weltzin et al. 2003, Sun et al. 2009). Phloemsaugende Herbivore, z. B. Blattläuse, zeigen hingegen häufig positive Reaktionen auf höhere CO<sub>2</sub>-Werte, wenngleich auch hier artspezifisch unterschiedliche Ergebnisse und Wechselwirkungen mit anderen Faktoren (z. B. Abundanzen und Entwicklungsdauer der Insekten, N-Gehalt des Bodens) von Bedeutung sind (z. B. Hughes u. Bazzaz 2001, Sudderth et al. 2005). Höhere CO<sub>2</sub>-Werte führen schließlich auch zu Änderungen des Wassergehalts der Blätter und beeinflussen die Konzentrationen sekundärer Inhaltsstoffe, die oft als Fraßschutz gegen Herbivore dienen (Lindroth et al. 1995, Sun et al. 2009), wodurch sich die Artenzusammensetzung der Herbivorengilde ändern kann. Somit wirkt die CO<sub>2</sub>-Konzentration der Atmosphäre nicht nur direkt auf die Pflanzen, sondern in weiterer Folge auf die gesamte Biosphäre (Körner 2000).

#### 2.1.4 Indirekte Effekte des Klimawandels auf Organismen

Der Klimawandel wirkt nicht nur direkt, sondern auch indirekt auf Organismen. Änderungen in klimatischen Parametern wirken sich auf Wasserbilanzen, auf physiologische Prozesse, auf die Fitness und auf Konkurrenzverhältnisse zwischen Arten aus. Für aquatische Organismen mit hohem Sauerstoffbedarf ist oft weniger der Anstieg der Wassertemperatur problematisch, sondern häufiger die Tatsache, dass die Löslichkeit von Sauerstoff mit zunehmender Wassertemperatur abnimmt, wodurch es zum Erstickungstod kommen kann.

Auch Änderungen des Erscheinungsbildes von Arten sind möglich. Melanismus, das Einlagern dunkler Farbpigmente in Haut, Haare oder Schuppen, ist genetisch fixiert. Die Häufigkeit des Auftretens wird aber durch Selektion und durch Umwelteinflüsse, wie z. B. durch die Intensität der Sonneneinstrahlung, gesteuert. Als Lehrbuchbeispiel gilt der Industriemelanismus, die Zunahme dunkler Individuen in stark luftverschmutzten Gebieten, wie sie beim Birkenspanner (*Biston betularia*) Ende des 19. Jahrhunderts in Großbritannien beobachtet wurde. Die Häufigkeitsverteilung der Farbausprägung könnte sich bei Arten, die innerhalb oder zwischen den Populationen unterschiedliche Muster zeigen, durch den Klimawandel ändern. So hat sich der Anteil melanistischer Individuen des Zweipunkt-Marienkäfers (*Adalia bipunctata*) in den Niederlanden entlang eines Temperaturgradienten in den letzten beiden Dekaden in Einklang mit der *thermal melanism*-Hypothese geändert, nach der dunkle Individuen bei kühlem Klima einen selektiven Vorteil besitzen (de Jong u. Brakefield 1998).

Sich ändernde klimatische Bedingungen wirken auch auf abiotische Standortbedingungen ein. Durch das Klima werden z. B. Wasserhaltevermögen, Erosionsraten, Nährstoffverfügbarkeit oder Mobilisierung gebundener Schadstoffe beeinflusst und können sich unter dem Einfluss des Klimawandels ändern. Viele dieser Auswirkungen auf abiotische und biotische Prozesse sind komplex und nicht oder nur in groben Zügen vorhersagbar. Es ist jedoch anzunehmen, dass sie mit Fortdauer des Klimawandels stärker wirksam werden und dass sie deutliche Auswirkungen auf die Reaktion der Biodiversität haben.

Biodiversität und Klimawandel  
Auswirkungen und Handlungsoptionen für den  
Naturschutz in Mitteleuropa  
Essl, F.; Rabitsch, W. (Hrsg.)  
2013, XIV, 457 S., Hardcover  
ISBN: 978-3-642-29691-8