

Ökologische Regeln und Erfahrungen von AUGUST THIENEMANN

von Heinrich Hiltermann*

Meinem Lehrer und Vorbild A. THIENEMANN
in Verehrung und Dankbarkeit

AUGUST THIENEMANN (1882–1960), Leiter der Plöner Hydrobiologischen Anstalt, später Max-Planck-Institut, hatte seine Arbeiten darauf ausgerichtet, Gesetzmäßigkeiten zu finden, die das Zusammenleben von Organismen regeln. Die Grundlagen dieser Arbeiten waren „die Großexperimente der freien Natur“, wobei er nicht verzichtete auf Kontrollversuche im Laboratorium. Jahre-, sogar jahrzehntelange Beobachtungen und Versuche im Freiland waren keine Seltenheit. Vieles wurde von ihm unter verschiedenen Milieu-Bedingungen nachgeprüft, wie in Lappland und in den Tropen. Nachfolgende Notizen gehen auf jahrelangen engen Kontakt zurück und beinhalten manches, was A. THIENEMANN nicht zusammenhängend publizierte.

A. THIENEMANN hat seine Beobachtungen vorwiegend in Quellen, Bächen, Flüssen und Binnenseen gemacht. Aus vielen persönlichen Diskussionen weiß ich, daß er diese Beschränkung absichtlich vornahm. Er wollte sich nicht abdrängen lassen von seinen konkreten Naturobjekten durch die immer stärker werdende Betonung theoretischer formalistischer Gesichtspunkte und Wortschöpfungen. Von ihm angebahnte und angeregte Ausweitungen sind vereitelt worden durch den Zweiten Weltkrieg, insbesondere den tragischen Tod seiner beiden Schüler HARTWIG ROLL († 1943) und ERICH WASMUND († 1945).

Nachfolgend soll versucht werden, die wichtigsten THIENEMANNschen Aussagen und die von ihm bevorzugten termini technici zu geben:

1. Die Lebewesen stehen nicht nebeneinander, sondern bilden Gemeinschaften. Das ist die Lebensform der Natur.
2. Jede Lebensgemeinschaft hat ihre eigensten Besonderheiten, Kennzeichen und Gesetzmäßigkeiten, die objektiv faßbar sind.
3. Diese Biozönosen sind nicht völlig konstant, sondern reagieren auf Änderungen der Umwelt.
4. Umwelt ist die Gesamtheit der Lebensbedingungen für einen bestimmten Organismus an einer bestimmten Lebensstätte. Die Lehre von den Beziehungen der Organismen zu dieser Umwelt ist die Ökologie.
5. Je variabler die Bedingungen einer Lebensstätte sind, um so größer ist die Artenzahl der zugehörigen Lebensgemeinschaft (1. Grundprinzip).
6. Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen und dem für die meisten Organismen Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biozönose, um so charakteristischer wird sie und in um so größeren Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf (2. Grundprinzip).

* Prof. Dr. Heinrich Hiltermann, Milanring 11, 4518 Bad Laer

7. Je kontinuierlicher sich die Milieu-Bedingungen an einem Standort entwickelt haben, je länger gleiche Umweltfaktoren vorhanden waren, um so ausgeglichener und stabiler und um so artenreicher ist die Lebensgemeinschaft(3. Grundprinzip).
8. Jede Eigentümlichkeit des Lebensraumes kann zur Lebens-Bedingung oder zum Lebens-Hindernis werden, wobei die Gesamtheit aller Faktoren einheitlich wirkt. Welcher Einzelfaktor aus dem Gesamtkomplex im Einzelfall bestimmend ist, besagt das „Wirkungsgesetz der Umweltfaktoren“: Diejenigen der Umweltfaktoren bestimmen die Entwicklung einer Lebewesen in einem Biotop (von Null bis zur Maximalentwicklung), die dem Entwicklungsstadium der Lebensräume in der am meisten vom Optimum abweichenden Quantität oder Intensität zur Verfügung stehen.
9. Die ganze Oberfläche der Erde ist aufgliedert in Lebensräume verschiedener Größe, die einander umschließen, gleichsam ineinander verschachtelt und miteinander räumlich und biologisch verbunden sind. Es besteht eine Stufenfolge, eine Hierarchie der Lebensräume und Lebensgemeinschaften.
10. Solange Milieu-Änderungen nicht stetig einseitig ausgerichtet sind, besteht ein Pendeln um einen Gleichgewichtszustand, das biozönotische Gleichgewicht.
11. Dieses biozönotische Gleichgewicht resultiert aus der Auswahl der Arten, der Zeugungskraft der Einzelformen und den Bedingungen der Umwelt.
12. Alle Glieder einer Biozönose stehen in einem bestimmten qualitativen und quantitativen Verhältnis zueinander, das den physiographischen Bedingungen entspricht. Nach Störungen stellt sich das biozönotische Gleichgewicht wieder ein. Diese Selbstregulation ist ein Kennzeichen einer solchen, höheren Lebewesen.
13. Jede Art und jeder einzelne Organismus lebt dort, wo ihm Existenzbedingungen gegeben sind. Diese können in ganz verschiedenen Biozönosen vorkommen, ohne ein „Entweder-Oder“, sondern nur mit einem „Sowohl-Als auch“ als Verteilungsregel.
14. Es gibt Arten, die regelmäßig auch in anderen Biotopen vorkommen, die aber nur in einem besonderen Biotop so günstige Bedingungen finden, daß sie in Massen auftreten; man spricht von zönophilen – etwa halophilen oder thermophilen – Arten.
15. Für ökologische Feststellungen ist es gleichgültig, ob ein Form-Merkmal eines Organismus entstanden ist, weil der Organismus nur so in dieser Umgebung bestehen kann, oder ob es vom Organismus ausgenutzt wird, um in dieser Umgebung leben zu können.
16. Zwischen den Gliedern einer Biozönose bestehen die mannigfaltigsten Beziehungen, die aus den Ernährungs-, Atmungs-, Fortpflanzungs-Verhältnissen und aus dem Schutzbedürfnis erwachsen. Von besonderer Bedeutung wird hier das Verhältnis der Produzenten organischen Stoffes (Blattgrün), der Konsumenten (Tiere) und Reduzenten (Bakterien und Pilze) zueinander. Darauf beruht der Grad der Selbständigkeit (Autarkie) einer Biozönose und ihrer Lebensstätte.
17. Man kann Synökologie und Autökologie unterscheiden: Die Synökologie umfaßt die ganze Lebensgemeinschaft. Die Autökologie beschränkt sich auf die einzelne Art.

18. Arten, die verschiedenste Lebensbedingungen ertragen und verschiedene Biotop besiedeln, bezeichnet man (mit HESSE) als euryök. Im Gegensatz dazu sind stenöke Organismen nur unter beschränkten Lebensbedingungen lebensfähig.
19. Die Breite oder die Enge der Abhängigkeit von einer Lebensbedingung bezeichnet man als ökologische Valenz.
20. Die Organismen, die bestimmten ökologischen Gegebenheiten gegenüber sehr empfindlich sind, bezeichnet man als stenobiont, z. B. stenohalin oder stenotherm. Werden dagegen Schwankungen ohne Beeinträchtigung vertragen, so spricht man von eurybiont.
21. Die Eigentümlichkeit der Faktoren eines Biotop werden erst sichtbar, wenn eine bestimmte, physiographisch faßbare Minimal- oder Maximal-Grenze über- oder unterschritten wird.
22. Seit ALEXANDER VON HUMBOLDT (1805) wird der Begriff Assoziation gebraucht; er charakterisiert damit einen Verband von Pflanzen, der in der Natur in gleicher Kombination von Arten an verschiedenen Stellen vorkommt. – Nach THIENEMANN kommen zwischen allen Organismen solche von der Natur mehr oder weniger scharf abgegrenzte Arten-Kombinationen vor. Es handelt sich nach ihm dabei nicht um subjektiv geschaffene, sondern um tatsächlich vorhandene Lebensseinheiten.
23. Umwelt und Lebewelt bilden eine Einheit; man kann keines der Glieder dieses Ganzen für sich allein ohne Hinblick auf das andere verstehen. Man tut der Natur einen unnatürlichen Zwang an, wenn man die Einzelart – losgelöst von ihrer Lebensgemeinschaft – oder nur einen Umweltfaktor – herausgerissen aus dem ganzen Geflecht der Lebensbedingungen – für sich betrachtet.
24. Die physiographische und biologische Seite der Ökologie gehören gleichberechtigt und unzertrennbar zusammen. Wer auf diesem Gebiete forscht, muß bestrebt sein, beides gleichermaßen zu berücksichtigen und zu beherrschen.

Manche dieser THIENEMANNschen Erfahrungen waren schon vor ihm von den Klassikern der Ökologie erkannt worden und sind heute Allgemeingut ökologischer Lehrbücher. Dabei wird oft vergessen, daß erst THIENEMANN die Allgemeingültigkeit vieler Regeln erkannte und formulierte. Immer wieder geht er in seinen 450 Publikationen auf ökologische Fragen ein. Es können also weder die von mir herausgestellten 24 Punkte noch die am Schluß zitierten Arbeiten eine Vollständigkeit beanspruchen. Dies gilt ähnlich für viele Veröffentlichungen seiner Schüler und engeren Mitarbeiter und auch für die Publikationen in dem von ihm 1922 ins Leben gerufenen „Archiv für Hydrobiologie“ und die Monographien „Die Binnengewässer“.

Bevor die Sedimentologie den Organismen die Bedeutung zuwies, die ihnen zukommt, betonte schon HERMANN SCHMIDT, Göttingen, auf A. THIENEMANN fußend: „Die großen Fortschritte der Hydrobiologie eröffnen neue Möglichkeiten. Es hat sich gezeigt, daß die Bodentiere der Gewässer weitgehend von der Sauerstoffversorgung abhängen. Diese ist aber durch die Wasserbewegung bedingt, von welcher wieder die Korngröße der Sedimente bestimmt wird. So erklärt es sich, daß wir mehr Beziehungen zwischen Sediment und Bodentieren finden als etwa durch die mechanische Anheftungsmöglichkeiten gegeben sind. Die Ansprüche der Atmung sind bei den Bodentieren verschieden; manche brauchen ständig Zufuhr unverbrauchten Wassers, andere können gewisse Grade des Sauerstoffmangels ertragen. Bei völligem

Fehlen des Sauerstoffs hört das Bodenleben auf, nur von den schwimmenden Tieren werden Reste erhalten . . . Die Bodenfaunen werden natürlich auch in anderer Weise beeinflusst, etwa durch den Nahrungsanfall oder den Elektrolytgehalt des Wassers . . . Es gehen anorganische Vorgänge der Bodenbildung mit der Bewachsung Hand in Hand“ (H. SCHMIDT 1935).

Nach A. THIENEMANN ist eine Lebensgemeinschaft mehr als eine bloße topographische Einheit. Ihre Glieder haben bestimmte, lebensnotwendige Beziehungen zu ihrem Lebensort und untereinander. Größe und Gefüge einer Biozönose entsprechen einem Gleichgewicht, das solange erhalten bleibt, wie die Umwelt unverändert bleibt. Für die Erforschung dieser Zusammenhänge ist nach A. THIENEMANN die dynamische Seite der Biologie in den Vordergrund zu stellen.

A. THIENEMANN nahm auch die Übertragung der pflanzensoziologischen Methodik für seine hydrobiologischen Fragen in Angriff. Die Dissertationen seiner Schüler A. ROLL (1938) und F. SAUER (1937) erfaßten mittels der BRAUN-BLANQUET-Methode die Makrophyten von Seen und Fließgewässern.

Den nachfolgenden Bearbeitern blieb es vorbehalten, diese Ansätze so weit voranzutreiben, daß es heute möglich ist, „aus den Assoziationen und ihren Untereinheiten z. B. die Fließgeschwindigkeit des Wassers, seinen Temperatur- und Nährstoffhaushalt, seinen Kalkgehalt und seinen Verschmutzungsgrad zu erkennen“ (WEBER-OLDECOP 1970/71). – Inzwischen liegen die ersten Versuche vor, die BRAUN-BLANQUETT-Methode auch für die ökologische Auswertung des marinen Benthos zu benutzen (HILTERMANN 1978, 1982).

Schriftenverzeichnis

- CASPERS, H. (1938): Die Bodenfauna der Helgoländer Tiefen Rinne. – Helgol. wiss. Meeresunters., **2**: 1.
- (1950): Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. – Biol. Zbl., **69**: 43–63; Leipzig.
- FREI, D. G. (1964): Remains of animals in Quarternary lake and bog sediments and their interpretation. – Arch. Hydrobiol. Beih. **2**, Stuttgart.
- HEDGPETH, J. W. (1957): Ecology. – Treatise on marine Ecology and Paleocology. – Mem. Geol. Soc. Amer., **67**; Washington.
- HILTERMANN, H. (1964): Über Flußbaustern in Mittelamerika. – Natur & Museum, **94** (4): 159–164; Frankfurt/M.
- (1966): Klassifikation rezenter Brack- und Salinarwässer in ihrer Anwendung für fossile Bildungen. – Z. dt. geol. Ges., **115**: 463–496; Hannover.
- (1968): Gehäuse von Insekten-Larven, insbesondere von Chironomiden, in quartären Sedimenten. – Mitt. geol. Inst. Techn. Univ. Hannover, **8**: 34–53; Hannover.
- (1978): Grundsätzliches zur Biosoziologie des marinen Benthos. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh. **12**: 708–716; Stuttgart.
- (1982): Meereskundliche und palökologische Biozönotik. – Paläontologische Z., **56**; Stuttgart (im Druck).
- HILTERMANN, H. & BRÖNNIMANN, P. & ZANINETTI, L. (1981): Neue Biozönosen in den Sedimenten der Mangrove von Acupe bei Bahia/Brasilien. – Notes Labor. Paléontol. Univers. Genf, **8**: 1–6.
- KOSTE, W. (1978): Rotatoria – Die Rädertiere Mitteleuropas. Bestimmungswerk begr. v. MAX VOIGT. I: 1–673, II Tafelbd.; Stuttgart (Borntr.).
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. (1974): Aime and Methods of Vegetation Ecology. – New York (John Wiley & Sons).
- MÜLLER, HELMUT (1974): Pollenanalytische Untersuchungen und Jahresschichten an der eemzeitlichen Kieselgur von Bispingen/Luhe. – Geol. Jb., **A 21**: 149–149; Hannover.

- REMANE, A. (1940): Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. – Stuttgart.
- ROLL, A. (1938): Die Pflanzengesellschaften ostholsteinischer Fließgewässer. – Arch. Hydrobiol., **34**: 159–305; Stuttgart.
- SAUER, E. (1937): Die Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche. – Arch. Hydrobiol. Suppl., **6**: 431–592; Stuttgart.
- SCHMIDT, H. (1938): Die bionomische Einteilung der fossilen Meeresböden. – Fortschr. Geol. Paläont., **12**, H. 38; Berlin.
- THIENEMANN, A. (1918): Lebensgemeinschaft und Lebensraum. – Naturwiss. Wochenschr. N. F., **17**: 282–290, 297–303.
- (1920): Die Grundlagen der Biozönotik und MONARDS faunistische Prinzipien. – Festschr. f. ZSCHOKKE, Nr. 4: 1–14; Basel.
- (1925): Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. – Die Binnengewässer **1**; Stuttgart.
- (1928): Lebensraum und Lebensgemeinschaft. – Aus der Heimat, **14**: 33–51.
- (1932): Die Bedeutung des Zeitfaktors für die Besiedlung extremer Lebensräume. – Jenaische Z. Naturwiss., **67**: 70–79.
- (1935): Lebensgemeinschaft und Lebensraum. – Unterrichtsbl. Math. Naturwiss., **41**: 337–350.
- (1938): Frostboden und Sonnenstrahlen als limnologische Faktoren. – Arch. Hydrobiol., **34**: 306–345; Stuttgart.
- (1939): Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. – Arch. Hydrobiol., **35**: 267–285; Stuttgart.
- (1940): Unser Bild der lebenden Natur. – Jber. naturhist. Ges. Hannover, **90/91**: 27–51; Hannover.
- (1941): Leben und Umwelt. – Bios, **12**; Leipzig.
- (1954): Lebenseinheiten. – Abh. naturwiss. Ver. Bremen, **33**: 303–326.
- (1954): *Chironomus*. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. – Die Binnengewässer, **20**: 834 S.; Stuttgart.
- (1954): Ein drittes biozönotisches Grundprinzip. – Arch. Hydrobiol., **49**: 421–422; Stuttgart.
- (1956): Leben und Umwelt. – Rowolts dt. Enzykl., **22**; Hamburg.
- (1959): Erinnerungen und Tagebuchblätter eines Biologen. – 499 S.; Stuttgart.
- WEBER-OLDECOP, D. W. (1970/71): Wasserpflanzengesellschaften im östlichen Niedersachsen. – Intern. Revue Ges. Hydrobiol., **55**: 913, **56**: 79–122.

