

Regenwürmer (Oligochaeta: Lumbricidae) in der Hangcatena

Norbert HÖSER

6 Abbildungen und 1 Tabelle

Abstract

HÖSER, N.: Earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) in a slope soil catena. - Hercynia N. F. 45 (2012): 193–208

In studies of slope–valley floor soil profiles, the characteristic species spectrum of earthworms in Central German lime-hornbeam-oak woodland was determined. *Dendrobaena vejdvskyi* and *D. pygmaea* emerge as the character species. With the development of humus horizons in the soil profile, *D. octaedra* and *Dendrodrilus rubidus* appear. In the core areas of soils in wet locations, *Eiseniella tetraedra*, *Aporrectodea limicola*, and *Murchieona muldali* are found.

It is characteristic of the relief sequence of the slope–valley floor profile that *Proctodrilus antipai* inhabits the edge of the valley bottom at the foot of the slope, while *P. tuberculatus* occurs both on the slope itself and in the alluvial meadows of the valley floor.

On the slope and in the valley bottom soil, the layer profiles provide the abiotic preconditions for the ecological niches required by earthworms. This is discussed using the example of suspended capillary water at the layer boundaries, which is apparently a soil attribute attractive to *P. tuberculatus* and resting stages of *Aporrectodea* species.

The relationships between endogeic and anecic species and soil displacement on slopes, in alluvial meadows, and in arable fields show that *Ap. caliginosa* and *Octolasion cyaneum* are associated with early developmental phases (or illuvial characteristics) of mineral soils, and that *O. lacteum* prefers soils closer to a climax profile with more humus. Since soil displacements, owing to the long formation times of new soil horizons, are erased only after a long period of time, while on the other hand intact horizons remain in the “memory” of a soil for just as long, the presence of *Ap. caliginosa* and *O. cyaneum* in woodland indicates past soil displacements, and presence of *O. lacteum* in areas without trees indicates that woodland was once present.

Key words: Lumbricidae, slope soil catena, soil displacements, lime-hornbeam-oak woodland

1 Einleitung

Einige Grundzüge des ökologischen Verhaltens der Regenwurmartens sind aus ihrer Verteilung in der vertikalen Abfolge der humosen und mineralischen Horizonte des Bodens zu erkennen. Das Horizontprofil, das aus bodenbildenden Prozessen resultiert, bietet den Regenwürmern existenz-notwendige Ressourcen, so den epigäischen Arten in der Laubstreu- und Humushorizonten und den endogäischen Arten im humosen Mineralbodenhorizont. Tiefgräber (anözische Arten) nutzen das gesamte Bodenprofil. Die so an lebensraumprägende Eigenschaften und Zustände von Böden angepasste Lebensweise (DUNGER 1998) klassifizierte BOUCHÉ (1971, 1977) in einem System der Lebensformtypen der Regenwürmer.

Im ebenen Gelände ist in dieser vertikalen Verteilung vorrangig die Beziehung der Arten zu den trophischen Ressourcen und klimatischen Bedingungen zu erkennen (WILCKE 1953, EDWARDS & BOHLEN 1996). In der Bodenkette (Catena) des Hang-Talsole-Profiles tritt das Verhalten der Arten gegenüber abiotischen Faktoren mehr in den Vordergrund. So interessieren besonders die Wirkungen der Bodenumlagerung und kolluvialen Schichtung auf die Regenwürmer. Allerdings ist die Regenwurmfau- na der Hänge

auf Transekten bisher nur wenig untersucht worden (z.B. BONO 1986, JOSCHKO et al. 1998, SCHÖNING 2000, MARGERIE et al. 2001).

Im vorliegenden Beitrag wird über die Verteilung der Regenwürmer in Hang-Talsole-Profilen der Pleiße-Lössprovinz (Abb. 1) des mitteldeutschen Lössgebiets berichtet. Die vorgestellten Beispiele stammen aus den Vegetationslandschaften der Hainbuchen-Eichenwälder. Andere Autoren untersuchten bisher zumeist die Regenwurmfaua der Hartholz-Auenwälder, Buchenwälder, subalpinen Fichtenwälder und anderer, zumeist waldfreier Standorte.

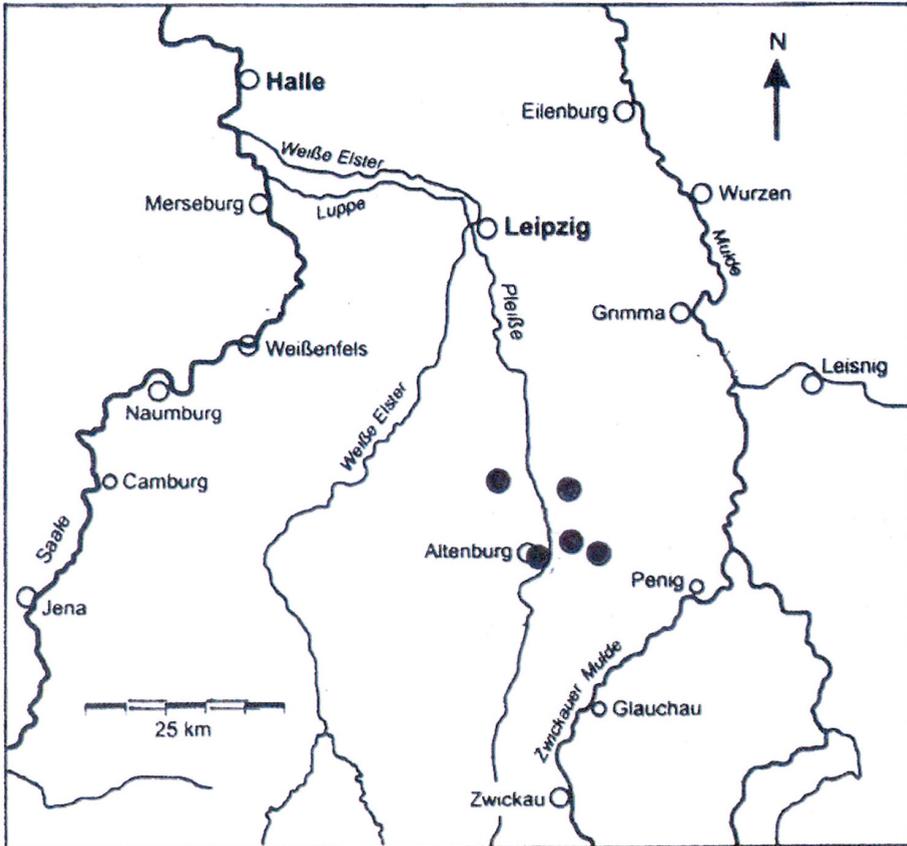


Abb. 1 Lage der untersuchten Hang-Talsole-Profile (gefüllte Kreise) im Flusseinzugsgebiet der Pleiße in Mitteldeutschland.

Fig. 1 Location of the slope-valley floor soil profiles (filled circles) in the catchment area of the river Pleiße in Central Germany.

2 Untersuchte Standorte

Das Untersuchungsgebiet (Abb. 1) liegt am Südrand der Leipziger Tieflandsbucht, im Altenburger Teil der lückenlosen Lössdecke des mitteldeutschen Lössgürtels. Es gehört zum Raum der Parabraunerde-Fahlerde-Bodenbildung mit einer von W (Kammerforst, Abb. 4) nach E (Leinawald, Abb. 5) zunehmenden

Stauvergleitung (HAASE 1978, KÜHN et al. 2006). Der Jahresniederschlag, gemessen 2,5 km südlich des Transekts in Abb. 6, beträgt 684 mm (1991 – 2011; 161 m ü. NN).

16 Transekte wurden untersucht, fünf davon werden im Detail vorgestellt (Abb. 2 bis 6). Auf den untersuchten Hangabschnitten herrscht die Parabraunerde-Dynamik vor. In diesen Transekten stehen am Hangfuß und anschließenden Auenrand Gley, Nassgley, Anmoorgley, Pseudogley und Vega an, ein Transektstück (in Abb. 5) führt durch Löss-Pararendzina am Oberhang. Vorherrschende Humusformen sind Mull (Abb. 2, 3; Grünland in Abb. 5, 6) und mullartiger Moder (bestockte Böden in Abb. 4 bis 6).

Die Standorte der hier vorgestellten Transekte wurden anhand aktueller Beobachtungen im Gelände in die von SCHMIDT et al. (2002) und HUNDT (2001) aufgeführten Kartier- bzw. Vegetationseinheiten eingeordnet (Abb. 2 bis 6). Die hangseitigen Teile dieser Transekte liegen aufgrund des Systems der Potenziellen Natürlichen Vegetation Thüringens (SUCK & BUSHART 2008) im Bereich von Labkraut-Eschen-Hainbuchenwald (Abb. 2, 6) bzw. Flattergras-Buchenwald (Abb. 3, 4, 5). Im aktuell bestockten Bereich handelt es sich um genutzte, aber naturnahe Waldbestände. Es herrschen heute Linden-Hainbuchen-Eichenwälder vor, davon benannt sind in den Abb. 4 bis 6 vier Ausbildungsformen nach SCHMIDT et al. (2002). Auf den Talsohlen gehen diese teilweise in Erlen-Eschen-Auenwälder über. Einige Transekte führen durch entsprechende Ersatzgesellschaften (Glatthaferwiese bis Kohldistelwiese; Abb. 2, 6).

3 Material und Methoden

Die Regenwurmfauna im Hang-Talsole-Profil wurde auf jeweils mehreren Untersuchungsflächen entlang eines Transekts erfasst, das der Falllinie des Hangs folgt und auf der Talsole ungefähr quer zur Flussrichtung des Bachs verläuft. Auf jeder Untersuchungsfläche von 0,5 x 0,5 m wurden bis in 0,6 m Tiefe alle Regenwürmer ausgegraben und in zweimaliger Durchsicht des ausgegrabenen Bodens von Hand ausgelesen. Für die Auswertung wurden ausschließlich die adulten Tiere herangezogen. Konserviertes Material befindet sich in der Sammlung des Autors. Die Nomenklatur folgt CSUZDI & ZICSI (2003).

Die beim Ausgraben hergestellte Schürfgrube diente der Bodenansprache. Korngradierungen und Feuchtestufen des Bodens wurden nach feldmethodischen Kriterien (FIEDLER & SCHMIEDEL 1973, Ad-hoc-AG Boden 2005) eingeschätzt. Gelegentlich wurde der Glührückstand des Bodens bestimmt.

Die Untersuchungen fanden 1985, 1988 und 2009 – 2011 statt.

4 Ergebnisse

4.1 Regenwurmfauna der Linden-Hainbuchen-Eichenwälder

In den zugehörigen Ersatzgesellschaften (Abb. 2) noch nicht erkennbar, beginnt der Aufbau der epigäischen Regenwurmfauna auf potenziellen Standorten mitteldeutscher Linden-Hainbuchen-Eichenwälder erst mehr als zwei Jahrzehnte nach dem Start der Bestockung (Abb. 3). In der nahezu lückenlosen Streuschicht dieser Wälder (Abb. 4 bis 6) treten als Repräsentanten der epigäischen Fauna stetig *Dendrobaena octaedra*, *D. vej dovskyi* und *Dendrodrilus rubidus* auf, regelmäßig wird auch *Dendrobaena pygmaea* angetroffen (Abb. 4, 5). Der tiefgrabende (anözische) *Lumbricus terrestris* wird wenig und dann zumeist in tiefgründigen Kolluvien gefunden (Abb. 6).

Im ungestörten, altbestockten oberen Mineralboden des mäßig feuchten Geländes dieser Waldgesellschaften kommen stetig nur die endogäischen Arten *Aporrectodea rosea* und *Octolasion lacteum* sowie der epi-endogäische *Lumbricus rubellus* vor (Abb. 4, 6). Weitere Arten sind zumeist an besondere Standortbedingungen, z.B. umgelagerte Böden oder Feuchtstellen, gebunden. Die größte Artenvielfalt der Regenwürmer an Standorten dieser Wälder (bis acht Regenwurmartens pro 0,25 m² einer untersuchten Stelle), bei etwa gleichem Anteil des epi- und endogäischen Lebensformtyps am Artenspektrum, besteht unter

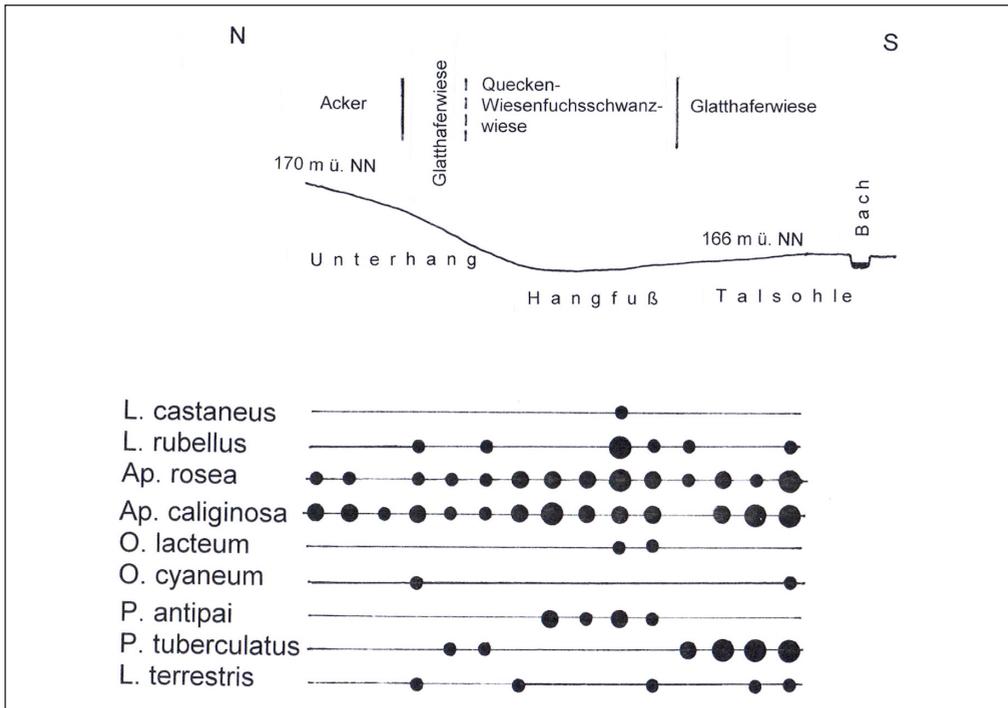


Abb. 2 Regenwurmfauna im Acker- und Grünland eines Hang-Talsole-Profiles am Rand der Spannerbach-Aue bei Remsa (Thüringen), östlich der Pleiße. Die Punkte repräsentieren die Individuendichte der adulten Regenwürmer in drei Größenklassen: • - 1 – 3, ● - 4 – 10 und ● - >10 adulte Individuen auf 0,25 m² untersuchter Fläche. Transektlänge ca. 125 m.

Fig. 2 Earthworm fauna in arable and pasture land of a slope–valley floor profile at the edge of the Spannerbach alluvial meadows near Remsa (Thuringia), to the east of the river Pleiße. The dots show the density of individual adult earthworms in three size classes: • - 1 – 3, ● - 4 – 10, and ● - >10 adult individuals in 0.25 m² of the studied area. Transect length c. 125 m.

der Humusform mullartiger Moder. Von den 18 Arten, die in Tab. 1 aufgelistet sind, wurde die epigäische *Dendrobaena auriculata* an einem Hangfuß im Linden-Hainbuchen-Eichenwald außerhalb der in Abb. 2 bis 6 vorgestellten Transekte gefunden.

4.2 Verteilung der Regenwürmer im Bodenprofil

Die kleinen epigäischen Regenwurmartenspezies des Lössgebiets leben teils unter feuchtem unzersetztem Bestandsabfall (Förna, L-Horizont), zumeist jedoch im gut zersetzten Humusstoff-Horizont des Bodenprofils (Oh) sowie an der Oberfläche und im obersten Zentimeter des mit Humus durchsetzten Mineralbodens. An Standorten ohne oder mit geringer Streu-Produktion, so auf intensiv genutztem Acker- und Grünland, fehlen gewöhnlich die epigäischen Arten (Abb. 2). Stellenweise kommt im Grünland lediglich *Lumbricus castaneus* vor, der im Bodenprofil an der oberen Grenze des humushaltigen Mineralbodens (Ah) auftritt. Er erscheint als erste epigäische Art mit dem Entstehen der Auflagehumushorizonte, z.B. einer millimeterdünnen Decke von Lärchen-Nadelstreu nach Ackerboden-Aufforstung (Abb. 3). Ihm folgen im Zuge des Aufbaus der Humushorizonte die Arten *Dendrobaena octaedra* und

Tab. 1 Nachgewiesene Regenwurmarten, ihre Lebensform und maximale Individuendichte der adulten Tiere.

Tab. 1 Earthworms found in the present study, their morpho-ecological categories, and maximum density of adult individuals.

Art	Lebensform	Maximale Individuendichte	
		Adulte auf 0,25 m ²	Standort in Abb.
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (SAVIGNY, 1826)	endogäisch	24	6
<i>Aporrectodea limicola</i> (MICHAELSEN, 1890)	endogäisch	29	5
<i>Aporrectodea longa</i> (UDE, 1885)	anözisch	2	3
<i>Aporrectodea rosea</i> (SAVIGNY, 1826)	endogäisch	31	6
<i>Dendrobaena auriculata</i> (ROSA, 1897)	epigäisch	12	--
<i>Dendrobaena octaedra</i> (SAVIGNY, 1826)	epigäisch	15	6
<i>Dendrobaena pygmaea</i> (SAVIGNY, 1826)	epigäisch	4	5
<i>Dendrobaena vejdvovskiyi</i> (ČERNOSVITOV, 1935)	epigäisch	7	5
<i>Dendrodrilus rubidus</i> (SAVIGNY, 1826)	epigäisch	4	6
<i>Eiseniella tetraedra</i> (SAVIGNY, 1826)	amphibisch	3	5
<i>Lumbricus castaneus</i> (SAVIGNY, 1826)	epigäisch	10	6
<i>Lumbricus rubellus</i> HOFFMEISTER, 1843	epi-endogäisch	17	2
<i>Lumbricus terrestris</i> LINNEAUS, 1758	anözisch	4	6
<i>Murchieona muldali</i> (OMODEO, 1956)	endogäisch	5	6
<i>Octolasion cyaneum</i> (SAVIGNY, 1826)	endogäisch	2	3
<i>Octolasion lacteum</i> (ÖRLEY, 1881)	endogäisch	11	4
<i>Proctodrilus antipai</i> (MICHAELSEN, 1891)	endogäisch	7	2
<i>Proctodrilus tuberculatus</i> (ČERNOSVITOV, 1935)	endogäisch	31	2

Dendrodilus rubidus (Abb. 3 und 4), wobei *D. octaedra* zuerst auftritt, so schon im nahezu zersetzten Bestandsabfall feuchter Wiesen (Abb. 6: Kohldistelwiese). *L. castaneus* meidet die seit langer Zeit bewaldeten Bodenstandorte, die sich durch höheren Anteil unvollständiger Zersetzung der organischen Substanz auszeichnen (Abb. 4, 6).

In der nahezu ganzjährig aushaltenden, relativ intensivem Abbau unterliegenden Laubstreuerschicht der mitteldeutschen Linden-Hainbuchen-Eichenwälder (Abb. 4 bis 6) kommen an den untersuchten Standorten als charakteristische Vertreter der epigäischen Lebensform die Arten *Dendrodilus rubidus*, *Dendrobaena octaedra*, *Dendrobaena vejdvovskiyi*, *Dendrobaena pygmaea* und *Lumbricus castaneus* vor. Dabei bevorzugt *D. rubidus* Standorte mit reichlich Feuchtigkeit tragender Laubstreu und besonders das feuchte Totholz. Überwiegend *D. vejdvovskiyi* und *D. pygmaea* besiedeln unter der Förna dieser Bodenprofile den feuchten, meist kaum drei Millimeter dünnen Horizont aus zersetzten Feinhumusstoffen (Oh), der auf dem humushaltigen Mineralboden aufliegt.

Die endogäischen Arten *Octolasion lacteum* und *Proctodrilus antipai* bevorzugen die humushaltigen Mineralböden. So tritt *O. lacteum* sowohl in den altbestockten Waldböden auf, die Auflagehumus tragen, als auch gemeinsam mit *P. antipai* (Abb. 2) in den humosen, tonreichen Mineralböden ohne Humusauflage im Grünland des Auenrandes.

Im Gegensatz dazu leben *Aporrectodea caliginosa*, *Octolasion cyaneum* und *Proctodrilus tuberculatus* in humusärmeren Mineralboden-Profilen, deren Humushorizonte (Ah) farblich nur schwach zeichnen. Demgemäß werden sie zumeist im Ackerboden und Grünland angetroffen.

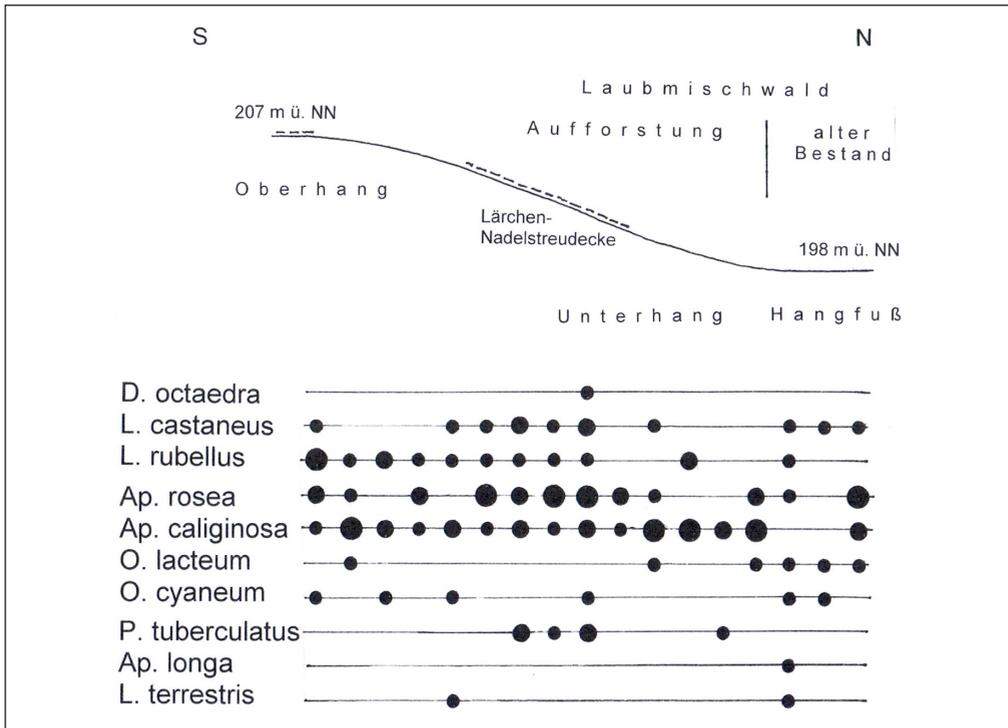


Abb. 3 Regenwurmfauna im Hang-Talsole-Profil einer 20jährigen Aufforstung (Bergahorn, Hainbuche, Linde, Esche, Lärche, Eiche) der vormals ackerbaulich genutzten Lössdecke am Rand des Parks von Poschwitz (alter Bestand). Linker Hang zur Pleiße-Aue bei Altenburg (Thüringen). Die Punkte repräsentieren die Individuendichte der adulten Regenwürmer in drei Größenklassen wie in Abb. 2. Transektlänge ca. 375 m.

Fig. 3 Earthworm fauna in the slope-valley floor profile of a 20-year-old afforestation (sycamore, hornbeam, lime-tree, ash, larch, oak) of former arable land on a covering of loess at the edge of the park of Poschwitz (old stands). Left slope down to the Pleiße alluvial meadows near Altenburg (Thuringia). The dots represent the density of individual adult earthworms in three size classes as in Fig. 2. Transect length c. 375 m.

4.3 Verteilung der Regenwürmer in den Feuchte-Gradienten des Hang-Talsole-Profiles

Die Beziehung der Regenwürmer zur Bodenfeuchte ist besonders deutlich erkennbar bei den im Mineralboden lebenden Arten. An sehr hohe Bodenfeuchte gebunden ist *Eiseniella tetraedra*, die als amphibisch lebende Art z.B. bei Austritten von Hangzugwasser oder in nassen Auenrandsenken vorkommt (Abb. 5, 6). Unter den endogäischen Arten bevorzugen *Aporrectodea limicola* und *Murchieona muldali* Bereiche von ständig hoher Bodenfeuchte, so die feuchten bis nassen Standorte weniger Bach-Auen (Abb. 5, 6). In Abb. 5 zeigt *Eiseniella tetraedra* die Kernbereiche nasser Standorte an, während *A. limicola* sowohl im wasserdurchtränkten Boden eines Hangzugwasser-Austritts als auch im nassen Sediment der benachbarten Senke eines fossilen Bachlaufs lebt und überdies den anschließenden mäßig erdfeuchten Talboden des Auenrandes ins Areal einbezieht. Es fällt auf, dass auch *Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea rosea* und *Octolasion lacteum* unterhalb des Hangzugwasser-Austritts stet vorkommen.

In feuchten bis sehr nassen Böden der Talsole am Auenrand tritt *Proctodrilus antipai* auf, in frischen bis wechselfeuchten Böden der Hänge und Auen ist *Proctodrilus tuberculatus* anzutreffen (Abb. 2 bis 6). An Austrittsstellen von Hangzugwasser wurden beide Arten bisher nicht gefunden, aber beide beziehen

redoximorphe Bodenbereiche in ihren Lebensraum ein: Der stenöke *P. antipai* lebt im untersuchten Gebiet stets grundwassernah, sowohl in den vom Grundwasser unbeeinflussten A-Horizonten als auch in den durch geringe Wasserleitfähigkeit kräftig rostfleckigen Böden. Im Gley findet er sich in größter Abundanz an günstig belüfteten Stellen mit Brauneisenausfällung am oberen Ende des Go-Horizonts (vgl. HÖSER 2008), weiterhin in wassergesättigtem Nassgley bis Anmoorgley (Abb. 4, 5). *Proctodrilus tuberculatus* kommt sowohl in rostfleckigem Boden als auch in lessivierten Schichten vor, die frei von Gleymerkmalen sind. Dabei bevorzugt diese Art deutlich Streifen erhöhter Feuchtigkeit am unteren Ende einer Bodenschicht. Dasselbe trifft auf einen Großteil der Ruhestadien der *Aporrectodea*-Arten zu.

Aporrectodea rosea weist mit erhöhter Individuendichte unter dünner Nadelstreudecke, an Hangzugwasser-Austritten und an Feuchtstellen der Aue (Abb. 3, 5, 6) darauf hin, dass sie von hoher Bodenfeuchte begünstigt wird. Darüber hinaus kommt diese Art in einem relativ breiten Bereich des Feuchtegradienten vor.

Dendrobaena vej dovskyi und *Dendrobaena pygmaea* meiden offensichtlich die zumindest zeitweilig überfeuchteten Bodenstandorte. Denn sie wurden niemals mit dem hygrobionten *Proctodrilus antipai* gemeinsam am selben Fundpunkt angetroffen (Abb. 4 bis 6).

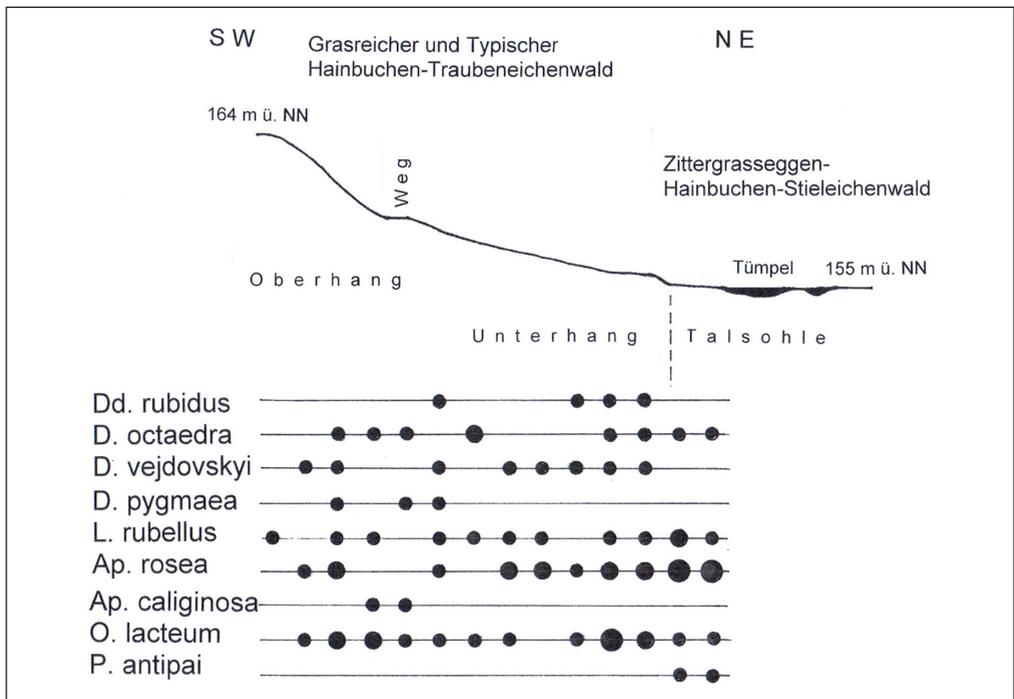


Abb. 4 Regenwurmfaua in einem Hang-Talsole-Profil im Kammerforst bei Plottendorf (Thüringen), links der Pleiße. Die Punkte repräsentieren die Individuendichte der adulten Regenwürmer in drei Größenklassen wie in Abb. 2. Transektlänge ca. 75 m.

Fig. 4 Earthworm fauna in a slope–valley floor profile in the Kammerforst near Plottendorf (Thuringia), to the left of the river Pleiße. The dots show the density of individual adult earthworms in three size classes as in Fig. 2. Transect length c. 75 m.

4.4 Verteilung der Regenwürmer in der Relief-Sequenz der Böden des Hang-Talsole-Profiles

Auf Hängen mit feuchtem Hangfuß kommen die epigäischen Arten *Dendrobaena vej dovskyi* und *Dendrobaena pygmaea* ausschließlich oberhalb des Hangfußes vor (Abb. 4 bis 6). Dabei beschränkt sich *D. pygmaea* meist auf Böden geringer Hangneigung, wo der Oberflächenabfluss gering ist und demzufolge etwas höhere Werte der Wasserabgabe durch Verdunstung in der Streuschicht und somit günstigere (dauerhaftere) Feuchteverhältnisse zu erwarten sind (Abb. 4, 5). Gelegentlich leben beide Arten auch in Bereichen der Talsole, die nicht von der Hochflut erreicht werden.

Der anözische *Lumbricus terrestris*, der tiefgründige Böden bevorzugt, tritt hier zumeist außerhalb altbestockter Waldböden und dann in Kolluvien unterhalb des Mittelhangs und in der Aue auf (Abb. 2). Zum stetigen Verteilungsmuster endogäischer Regenwurmart im Hang-Talsole-Profil gehört, dass sich *Proctodrilus antipai* auf den Rand des Talbodens am Hangfuß beschränkt (Abb. 2, 4-6) und *Proctodrilus tuberculatus* auf dem schwach geneigten Unterhang einerseits und der Talsole der Aue andererseits vorkommt (Abb. 2, 3). Beide Arten vikariieren in der Talau.

Kennzeichnend ist, dass *Proctodrilus antipai* im Transekt-Bereich feinsten Körnung des Bodens lebt, wo die Gradienten von Hang und Aue einander treffen, der Humusanteil im Mineralboden am größten ist und *Lumbricus rubellus* (Abb. 2, 4; Tab. 1) die größte Individuendichte erreicht. Die Breite des auenrandparallelen Habitat-Streifens für *P. antipai* am Hangfuß scheint umgekehrt proportional zur Neigung des Hangs zu sein (vgl. Abb. 2, 5).

Proctodrilus tuberculatus wurde auf lessivierten Löss-Hängen (Abb. 2, 3) zumeist am unteren Ende einer Schicht angetroffen, die von einer festeren, weniger feuchten unterlagert ist. Noch deutlicher bevorzugt die Art in der Texturwechsellagerung des Bodenprofils flussnaher Talböden (Abb. 2) den unteren Bereich von Schichten, die über grobkörnigeren lagern.

Murchieona muldali tritt in einem begrenzten Bereich der Talsole (Abb. 6) und des Hangfußes auf, wo bindiger, sehr humoser Mineralboden (15 – 25% Glühverlust) ansteht. Sie siedelt im Mineralhorizont (Ah) eines Oxigley, dessen Grundwasser 2 – 3 dm unter Flur steht.

Die endogäischen Arten *Aporrectodea caliginosa* und *Octolasion cyaneum* leben sowohl in Kolluvien als auch in Auenböden (Abb. 2, 3, 5, 6), die erstgenannte Art in beiden Habitaten in großer Individuendichte und nahezu lückenlos entlang der Falllinie walddloser Hänge. *Aporrectodea caliginosa* fehlt offensichtlich im festliegenden Mineralboden altbestockter Hänge (Abb. 6) und tritt dort im gestörten Mineralbodenprofil ins Bild (Abb. 4: am Weg). In der Hangcatena erreicht sie im jahrhundertlang unbewaldeten Kolluvium des Unterhangs und Hangfußes ihre höchste Individuendichte (Abb. 2, 3), die noch mehr als zwei Jahrzehnte nach der Aufforstung eines Ackers fortbesteht (Abb. 3). *Octolasion cyaneum* scheint die Restprofile des Oberhangs zu bevorzugen (Abb. 3), wurde aber auch vereinzelt im bewaldeten Schwemmfächer eines Hangfußes gefunden (unweit des Standorts der Abb. 4).

Im Gegensatz dazu kommt *Octolasion lacteum* nahezu lückenlos entlang der Falllinie bestockter Hänge (Abb. 4) und in vergleyten Auenböden (Abb 6) vor, fehlt aber zumeist in den seit langer Zeit waldfreien, lediglich schwach horizontierten Auenböden (teils in Abb. 2) und in den ackerbaulich geprägten Hangböden (Abb. 3). Auf den bestockten Hängen meidet es die tonärmeren Bereiche, sowohl solche auf Oberhängen (Abb. 5) als auch Teile von Kolluvien (Abb. 6: Unterhang). *Aporrectodea rosea* ist von größter Stetigkeit und am häufigsten auf Ackerhängen und in Auen (Abb. 3, 6).

Bei stärkerer Hangneigung kann der Bodenabtrag am Oberhang zum Fehlen der endogäischen Arten *Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea rosea* und *Octolasion lacteum* im Restprofil des Bodens führen (Abb.5). Augenscheinlich war im festgestellten Fall auch der B-Horizont des Bodens großenteils erodiert. Inzwischen unter Wald entstandene neue Humushorizonte sind dort von den epigäischen Arten *Dendrobaena octaedra* und *Dendrobaena vej dovskyi* besiedelt.

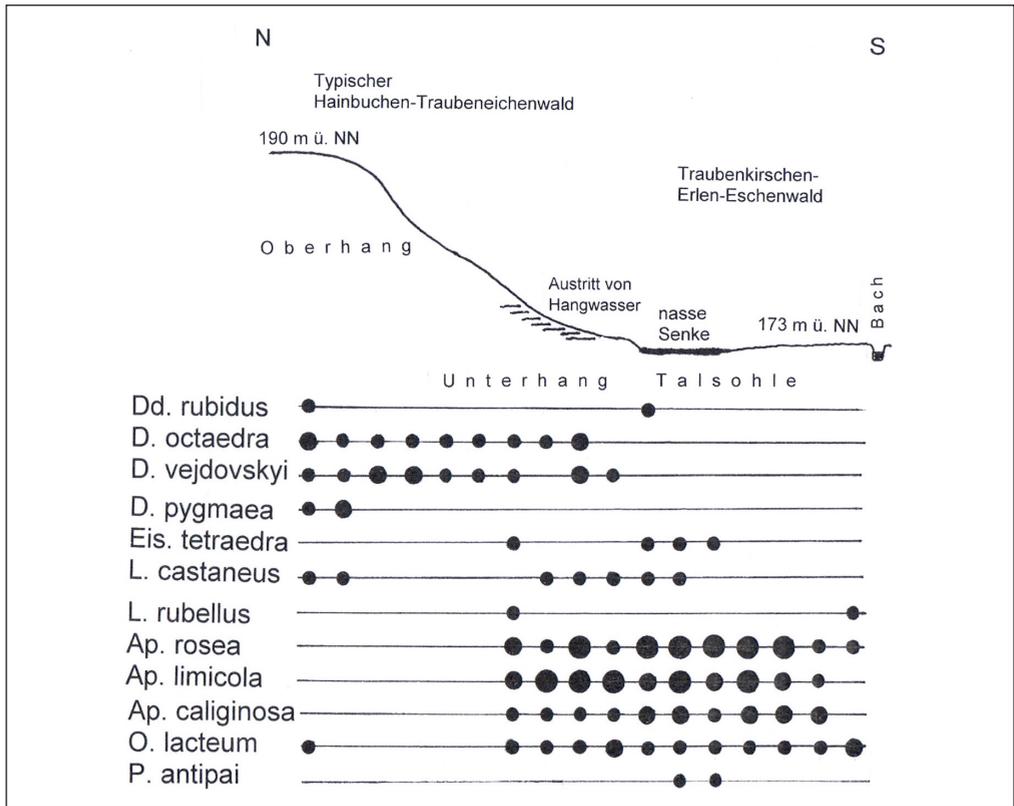


Abb. 5 Regenwurmfauna im Hang-Talsole-Profil am Rand der Spannerbach-Aue im Leinawald bei Bocka (Thüringen), östlich der Pleiße. Die Punkte repräsentieren die Individuendichte der adulten Regenwürmer in drei Größenklassen wie in Abb. 2. Transektlänge ca. 100 m.

Fig. 5 Earthworm fauna in the slope–valley floor profile at the edge of the Spannerbach alluvial meadows in the Leinawald woodland near Bocka (Thuringia), to the east of the river Pleiße. The dots show the density of individual adult earthworms in three size classes as in Fig. 2. Transect length c. 100 m.

5 Diskussion

5.1 Die Regenwurmfauna der Linden-Hainbuchen-Eichenwälder

Offenbar charakteristisch für Linden-Hainbuchen-Eichenwälder des mitteldeutschen Lössgebiets sind die epigäische Arten *Dendrobaena vej dovskyi* und *Dendrobaena pygmaea* (Abb. 4, 5), die hier nach bisheriger Kenntnis (BOUCHÉ 1972, PIŽL 2002, CSUZDI & ZICSI 2003) die Nord- bzw. Ostgrenze ihres Verbreitungsareals erreichen. Sie begleiten die weit verbreitete, eurytope *Dendrobaena octaedra*, die in diesen wie in anderen Waldgesellschaften (ROŽEN 1982, KASPRZAK 1987) die häufigste Regenwurmart der Streuschicht ist, und sprechen für gute Laubstreuzersetzung. Mullartiger Moder, offensichtlich die vorherrschende Humusform des Lebensraums dieser epigäischen Regenwürmer, charakterisiert in den Linden-Hainbuchen-Eichenwäldern Bodenstandorte, an die auch Mineralboden bewohnende Arten eng gebunden sind (SOMMER et al. 2002), was den Artenreichtum der Regenwurmfauna dieser Waldgesellschaften begründet.

Unseren Ergebnissen zufolge nimmt bei den endogäischen Arten die Bindung an den bestockten, klimanahen Boden in der Reihenfolge *Octolasion lacteum*, *Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea caliginosa*, *Octolasion cyaneum* ab und zugleich in derselben Reihenfolge die Bindung an umgelagerte Böden zu. So bilden diese Arten (und bei geeignetem Nahrungsangebot auch *Lumbricus rubellus*) als stark peregrine (MICHAELSEN 1903) unterschiedlich beharrlich den Kern der Regenwurmfauna in den Mineralböden der Kolluvien, Auen und Äcker (Abb. 2, 3, 5, 6). Zudem sind *Aporrectodea caliginosa* und *Lumbricus terrestris* die stetigen Arten in der Fauna der brandenburgischen Äcker (JOSCHKO et al. 2006). Mit diesen Habitatspezifitäten weisen die genannten peregrinen Arten auf ihre Anpassung an periglaziale Zustände und Prozesse des Bodens hin, die sich teils noch heute am Hang und in der Aue fortsetzen. Offenbar geprägt in der periglazialen Steppe, erreichen sie zumeist im Grasland die höchste Abundanz (außer *O. lacteum*, Tab. 1, Abb. 2, 6) und können ohne menschlichen Einfluss mit endemischen Arten in ungestörten Waldböden nicht konkurrieren (LEE 1985, 1987).

5.2 Regenwürmer im Bodenmosaik am Hang

Abtrag und Auftrag von Bodenmaterial erzeugen im Hang-Talsole-Profil ein Bodenmosaik, das am Oberhang aus geköpften Bodenprofilen, bei Vollabtrag aus Muttergestein, und vom Unterhang zum Talboden hin aus Kolluvialprofilen besteht. Obenauf tragen die auf dem Unterhang und Hangfuß anstehenden Kolluvialprofile den jüngst verlagerten, vom Oberhang abgetragenen Unterboden (LIEBEROTH 1983: Abb. 3/34), dessen mögliche Verbreitung auf dem Hang ungefähr die festgestellten hangseitigen Vorkommen von *Proctodrilus tuberculatus* eingrenzt (Abb. 2, 3). Mehrmaliger Bodenabtrag führte zur Mehrschichtigkeit dieses verlagerten Hangbodens, damit zur strukturellen Analogie von Kolluvium und flußnahen Auenböden, angezeigt von der Bindung des *P. tuberculatus* an Unterhänge einerseits und flußnahen Auenböden andererseits (Abb. 2 und HÖSER 1990).

Am Hangfuß schließt sich talwärts die Ablagerung verlagerten Oberbodens an (vgl. LIEBEROTH 1983). Aus dem Kontakt von verlagertem Oberboden und Auenboden ergibt sich die von SCHIRMER (1991) definierte hydromorphe Talrandfazies der Auensedimente, in der *Proctodrilus antipai* auftritt. Offensichtlich in der Verzahnung von humosen, an Detritus reichen, unterschiedlich tonhaltigen Hang- und Auensedimenten vor dem Hangfuß findet diese Art geheimte Sickerung, langsame horizontale Wasserleitung und Grundwassernähe vor (HÖSER 1997, 2008). Die dort stellenweise im Mineralboden erhöhte Konzentration von fein verteiltem Detritus begünstigt auch den Detritus fressenden *Lumbricus rubellus* (Abb. 2), die Leitform der „Humuserde“ (WILCKE 1939). Anscheinend ans Lessivé-Gebiet gebunden ist das ausschließliche Vorkommen von *P. antipai* im Übergangsbereich vom Hangfuß zum Auenrand (Abb. 2, 4-6). Denn in den ans Braunerde-Gebiet angeschlossenen Flusseinzugsgebieten kann die Art auch die dort tonreichen Böden der Auenmitte besiedeln (HÖSER 2010).

Auf den untersuchten Hängen liegt wahrscheinlich entsprechend der Kolluvialregel (BORK et al. 1998) eine Reihe von geringmächtigen konkordanten jungen Kolluvien. Wenn *Aporrectodea caliginosa* ein Zeiger junger Kolluvien ist, so handelt es sich in drei vorgestellten Fällen (Abb. 2, 3, Unterhang in Abb. 5) um Teilabtrag durch mehrere gering wirksame Erosionsereignisse und in zwei weiteren Fällen (Abb. 4, 6) um aufgrund dauerhafter Bestockung nahezu erosionsfreie Hanglagen. Für den Zeigerwert von *A. caliginosa* spricht nicht zuletzt ihr herausragendes Vorkommen auf den Steppenhängen an der unteren Oder (KOLLMANNSPERGER 1934).

Die Glieder der unterhalb des abgetragenen Oberhangs anstehenden Bodenkette (Catena) sind unterschiedlich hoch organisierte Phasen eines Entwicklungszyklus mit Standortwechsel (KUBIENA 1986). Der genetischen Zusammengehörigkeit dieser Glieder entspricht offenbar die ihnen gemeinsame Besiedelung durch eine Gruppe von vier stark peregrinen (MICHAELSEN 1903), kosmopolitisch verbreiteten endogäischen Regenwurmart. Diese Arten scheinen den Illuvialboden-Merkmalen des gekappten und umgelagerten Bodens als den für sie bindungsrelevanten Faktoren zu folgen. Das leiten wir aus dem regelmäßigen Auftreten von *Octolasion cyaneum*, *Aporrectodea caliginosa* und *Aporrectodea rosea* im agra-

risch genutzten und von *Octolasion lacteum* und *A. rosea* im bestockten Kolluvium und Auenboden ab. Abstufungen dieser Bindung sind offensichtlich: *O. cyaneum* und *A. caliginosa* werden in frühen Stadien der Bodenentwicklung nach dem Bodenabtrag gefördert, so dass sie häufig in Restprofilen des Oberhangs bzw. im verlagerten Unterboden am Unterhang und Hangfuß, also im wohl am stärksten illuvial angereicherten Boden, zu finden sind (Abb. 3). Anscheinend verschwinden sie mit der weiteren Bodenbildung unter Wald (Abb. 4, 6). *Octolasion lacteum* bevorzugt auf Hängen die bestockten, humoseren Mineralböden (Abb. 4, 6), auch die möglicherweise geringfügig umgelagerten (Abb. 6), aber humos überprägten illuvialen und feuchten (Abb. 5), und im Talboden des Auenrands (Abb. 6) die vergleyten, also jeweils der standörtlichen Klimax näher stehenden Mineralböden. Insofern verstehen sich diese unterschiedlichen Bindungen der Arten auch differenziert als Beziehungen zum Dualismus Umlagerung – Perkolations des Bodens (HÖSER 1993).

Die Bindung an illuviale Bodenmerkmale kann offensichtlich in Unterhangböden durch Hangzugwasser begünstigt werden, das unterhalb seines Austritts aus dem Hang den Boden mit Stoffen anreichert (BLUME 1973). So beruht die dort beobachtete Stetigkeit der Vorkommen der *Aporrectodea*-Arten (Abb. 5) vermutlich auf der Zufuhr von Nährstoffen für aufwachsende Mikroorganismen und Bodenalgae, die Nahrungsquelle z.B. für *A. rosea* bzw. *A. caliginosa* sind (BOLTON & PHILLIPSON 1976, ATLAVINYTE & POCIENE 1973). Auch *Octolasion lacteum*, weniger zur Diapause fähig und daher nicht gut an periodisches Austrocknen des oberen Bodens angepasst (PEREL 1977), hat Vorteil von ständigen Feuchtstellen unterhalb des Hangzugwasseraustritts (Abb. 5).

Befunde aus dem Sundgau (BONO 1986), dass *Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea longa* und *Octolasion cyaneum* in der bestockten Löss-Parabraunerde der Hangschulter fehlen, jedoch gemeinsam in den kolluvialen Bodenprofilen der Catena vorkommen, sind Bestätigung unserer Resultate. Aufgabe bleibt, die für Regenwürmer bindungsrelevanten Faktoren und Entwicklungsstände der Bodenentwicklung und in diesem Zusammenhang die zeitliche Reichweite vergangener Bodenprägung und die Wirkung von Überprägungen zu erkunden.

Destruktive Eingriffe in die Bodenentwicklung, menschliche wie natürliche, wirken am stärksten im Bereich von Oberhang und Kuppe. Die Folgen sind ein niedriger Regenwurmbesatz (ATLAVINYTE 1964, JOSCHKO et al. 1998) und der Ausfall von Regenwurmarten (Abb. 5).

5.3 Regenwürmer in Schichtprofilen des Bodens

Bodenumlagerungen am Hang und in der Aue hinterlassen Schichtprofile, d.h. Bodenprofile mit sedimentationsbedingten Merkmalen wie z.B. der Wechsellagerung unterschiedlich gekörnter Feinböden. Hier tritt hängendes Kapillarwasser im unteren Bereich einer Schicht von feinkörniger Textur auf, die über einer grobkörnigeren lagert (MÜCKENHAUSEN 1993). Derartige Strukturen sind offensichtlich für einige Regenwurmarten lebenswichtig. So ist es *Proctodrilus tuberculatus* und *Proctodrilus thaleri* an derartigen Schichtgrenzen möglich, Pessima der Bodenfeuchtigkeit des Standorts dank hängenden Kapillarwassers zu überleben (HÖSER 2011). Dieses Verhalten beider Arten, das z.B. an wechselfeuchten Standorten des flussnahen Talbodens Bedeutung hat (Abb. 2), ist durch zahlreiche Beobachtungen in Flussauen belegt (HÖSER 2000, 2003, HÖSER & ZICSI 2009). Auf wohl ähnliche edaphische Verhältnisse sind die Vorkommen von *P. tuberculatus* auf dem Hang (Abb. 3) zurückzuführen, wo die Wasserspannung (Saugspannung, pF-Wert) im Boden wesentlich größer als am Hangfuß ist (KLIK et al. 2005). Offensichtlich gewährleisten die Kapillarwassersäume tragenden Grenzen einiger nur schwach geneigter, Lösspaketen ähnlicher kolluvialer Schichten des Mittel- und Unterhangs günstige Lebensbedingungen für *P. tuberculatus*. An diesen Schichtgrenzen („Kapillarsperren“), im fast wassergesättigten Bereich ihres hängenden Kapillarwasserbaus, erfolgt laterale Wasserbewegung (BECHER 2008), aus der ein zusammenhängendes, vermutlich schwankend großes Areal mit einer Schicht relativ gleichmäßiger, überdauernder Feuchte resultiert. Auch der Horizont konzentrierten Vorkommens von Ruhestadien der *Aporrectodea*-Arten im Bodenprofil beruht offenbar auf der Gunst der Nähe einer Schichtgrenze. Die Körnung des Bodens, deren Bedeutung für

Bodentiere mit zahlreichen Beispielen belegt ist (LARINK & JOSCHKO 1999), gewinnt durch Schichtung an ökologischem Gewicht.

Hangzugwasser gehört wahrscheinlich nicht zu den von *P. tuberculatus* genutzten abiotischen Gegebenheiten des Bodens, denn Funde der Art an Hangzugwasser-Austritten liegen bisher nicht vor. Die Tatsache, dass *P. tuberculatus* im Löss-Gebiet auch in Bodenprofilen von augenscheinlich sehr geringen vertikalen Texturdifferenzen und geringster Horizontdifferenzierung vorkommt (HÖSER 1986, 1990), spricht für subtil und gut abgegrenzte, kapillarsaunfähige Schichten relativ homogenen Bodensubstrats und für den Vorteil der starken kapillaren Wassernachlieferung im Löss / Schlufflehm (RENGER et al. in LIEBEROTH 1983).

5.4 Bodengeschichte und konservative Bodeneigenschaften im Spiegel der Regenwurmfauna

Der Ausfall der in mitteldeutschen Linden-Hainbuchen-Eichenwäldern charakteristischen Arten *Octolasion lacteum* und *Aporrectodea rosea* an einem bestockten Oberhang (Abb. 5) weist darauf hin, dass dort vorzeiten wahrscheinlich Vollaabtrag des Bodens eintrat. In diesem Catena-Bereich scheinen sich im Zuge der Neu- bzw. (die Restprofile betreffenden) Weiterbildung des Bodens die für epigäische Arten (*Dendrobaena octaedra* und *Dendrobaena vejdvovskyi*, in Abb. 5) in der Streuschicht und dem Feinhumusstoff-Horizont nutzbaren Gegebenheiten der Umwelt rascher zu entwickeln als für endogäische Regenwurmarten im Mineralboden. Die Bedingungen der Streuschicht sind dort sichtlich weit vorangeschritten, da in ihr neben *D. octaedra*, dem Frühbesiedler (DUNGER et al. 2004), auch eine anspruchsvolle Art angetroffen wurde.

Die Ausstattung der illuvialen Mineralbodenhorizonte, die durch Bodenumlagerung anscheinend zum bindungsrelevanten Faktor für *Aporrectodea caliginosa* und *Octolasion cyaneum* aufbereitet wird, hat eine lange „Löschzeit“ (EHWALD 1982), da diesen Lebensraum umprägende neue Mineralbodenhorizonte sich sehr langsam bilden. So ist zu erwarten, dass beide Regenwurmarten unter Wald eine vor langem stattgefunden Bodenumlagerung anzeigen können (Abb. 3, 5; *O. cyaneum* unweit Standort Abb. 4).

Neben der von Hangprozessen bestimmten Bodengeschichte kann die Regenwurmfauna eines Standorts offensichtlich auch eine dort längst vergangene Vegetation anzeigen, z.B. eine ehemalige Laubwaldecke. Ein Beispiel dafür gibt die endogäische Art *Octolasion lacteum*, die anscheinend einer spezifischen Kombination der Faktoren Ton (KOLLMANNSPERGER 1934, WILCKE 1939) und Mull bedarf. Dieser Tonhumuskomplex entsteht offensichtlich in bewaldeten Böden, auch unter Mitwirkung der Art (SCHEU & WOLTERS 1991), überdauert wahrscheinlich das Verschwinden des Waldes durch Rodung für lange Zeit und gehört so als konservative Bodeneigenschaft zum Gedächtnischarakter des Bodens (EHWALD 1982, TÜXEN 1957). Folglich sind Funde von *O. lacteum* im agrarischen Gelände (Abb. 2) oft Hinweise auf eine historische Bestockung des Bodens, wofür Belege existieren (HÖSER 1990, 2009). Das bedeutet auch, dass die Beziehung der Arten zum Dualismus Umlagerung – Perkolations des Bodens (HÖSER 1993) nicht in z.B. flurbereinigtem Gelände ohne Beachtung der standörtlichen Bodengeschichte zu prüfen ist.

6 Zusammenfassung

HÖSER, N.: Regenwürmer (Oligochaeta: Lumbricidae) in der Hangcatena. - Hercynia N. F. 45 (2012): 193 – 208.

In Untersuchungen an Hang-Talsole-Profilen wurde das charakteristische Artenspektrum der Regenwürmer des mitteldeutschen Linden-Hainbuchen-Eichenwaldes ermittelt. *Dendrobaena vejdvovskyi* und *Dendrobaena pygmaea* werden als dessen Charakterarten herausgestellt. Mit der Entwicklung der Humushorizonte des Bodenprofils erscheinen *Dendrobaena octaedra* und *Dendrodrilus rubidus*. In den Kernbereichen nasser Bodenstandorte treten *Eiseniella tetraedra*, *Aporrectodea limicola* und *Murchieona muldali* auf.

Charakteristisch für die Reliefsequenz des Hang-Talsole- Profils ist, dass *Proctodrilus antipai* den Rand des Talbodens am Hangfuß besiedelt und *Proctodrilus tuberculatus* auf dem Hang einerseits und der Talsole der Aue andererseits vorkommt.

Auf dem Hang und im Talboden bieten Schichtprofile abiotische Gegebenheiten für ökologische Nischen der Regenwürmer. Dieses wird am Beispiel des hängenden Kapillarwassers der Schichtgrenzen erörtert, das offenbar für *P. tuberculatus* und Ruhestadien der *Aporrectodea*-Arten ein bindungsrelevanter Faktor des Bodens ist.

Die Stellung der endogäischen und anözischen Arten zur Bodenumlagerung am Hang, in der Aue und auf dem Acker zeigt, dass *Aporrectodea caliginosa* und *Octolasion cyaneum* an frühe Entwicklungsphasen (oder Illuvial-Merkmale) von Mineralböden gebunden sind und *Octolasion lacteum* humosere, klimaxnähere Böden bevorzugt. Da Bodenumlagerungen aufgrund langer Bildungszeit neuer Bodenhorizonte sehr langsam gelöscht werden und andererseits ungestörte Bodenhorizonte lange im Gedächtnis des Bodens erhalten bleiben, zeigen *A. caliginosa* und *O. cyaneum* unter Wald die Bodenumlagerungen der Vergangenheit an, während *O. lacteum* im waldlosen Bereich auf vergangenen Wald hinweist.

7 Danksagung

Herrn Brian Hillcoat (Berlin) danke ich für die Übersetzung ins Englische.

8 Literatur

- AD-HOC-AG BODEN DES BUND-LÄNDER-AUSSCHUSSES BODENFORSCHUNG (2005): Bodenkundliche Kartieranleitung (KA 5). 5. Auflage. - Hannover.
- ATLAVINYTE, O. (1964): Distribution of earthworms (Lumbricidae) and larvae of insects in the eroded soil under cultivated crops. - *Pedobiologia* 4: 245 – 250.
- ATLAVINYTE, O., POCIENE, C. (1973): The effect of earthworms and their activity on the amount of algae in the soil. - *Pedobiologia* 13: 445 – 455.
- BECHER, H. H. (2008): Wasserbindung und Porengrößenverteilung. - In: Blume, H.-P., Felix-Henningsen, P., Frede, H.-G., Guggenberger, G., Horn, R., Stahr, K. (Eds.): *Handbuch der Bodenkunde*, 29. Erg.-Lieferung, 2.6.2.3: 1 – 51.
- BLUME, H.-P. (1973): Genese und Ökologie von Hangwasserböden. - In: Schlichting, E., Schwertmann, U. (Eds.): *Pseudogley & Gley*: 187 – 194.
- BOLTON, P.J., PHILLIPSON, J. (1976): Burrowing, feeding egestion and energy budgets of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidae). - *Oecologia* (Berlin) 23: 225 – 245.
- BONO, R. (1986): Geoökologische Untersuchungen zur Naturraum-Gliederung und Regenwurmfauna des Niederen und Hohen Sundgau (Elsass, Frankreich). - *Physiogeographica* 8: 1 – 300.
- BORK, H.-R., BORK, H., DALCHOW, C., FAUST, B., PIORR, H.-P., SCHATZ, T. (1998): Landschaftsentwicklung in Mitteleuropa: Wirkungen des Menschen auf Landschaften. - Klett-Perthes, Gotha, Stuttgart.
- BOUCHÉ, M. B. (1971): Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiotique des vers de terre. - In: Pesson, P. (Ed.): *La Vie dans le Sol*: 187 – 209.
- BOUCHÉ, M. B. (1972): *Lombriciens de France. Écologie et Systématique*. - Institut National de la Recherche Agronomique, Paris.
- BOUCHÉ, M. B. (1977): Strategies lombriciennes. - In: Lohm, U., Persson, T. (Eds.): *Soil organisms as components of ecosystems*. Proc. VI. Int. Soil Zoology Colloquium. *Ecological Bulletins* (Stockholm) 25: 122 – 132.
- CSUZDI, C., ZICSI, A. (2003): Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta, Lumbricidae). - In: Csuzdi, C., Mahunka, S. (Eds.): *Pedozoologica Hungarica* 1. - Hungarian Natural History Museum, Budapest.
- DUNGER, W. (1998): Die Bindung zwischen Bodenorganismen und Böden und die biologische Beurteilung von Böden. - *Bodenschutz* 3 (2): 62 – 68.
- DUNGER, W., VOIGTLÄNDER, K., ZIMDARS, B. (2004): Die Entwicklung der Regenwurmfauna (Lumbricidae) auf den Berzdorfer Halden - repräsentativ für europäische Bergbaugebiete? - *Ber. d. Naturforschenden Ges. d. Oberlausitz* 11: 99 – 110.
- EDWARDS, C. A., BOHLEN, P. J. (1996): *Biology and ecology of earthworms*. 3rd edition. - Chapman & Hall, London.

- EHWALD, E. (1982): Bemerkungen zur Veränderlichkeit der natürlichen Umweltkomponenten unter dem Einfluß von Naturfaktoren sowie der land- und forstwirtschaftlichen Nutzung. - Sitzungsber. Akad. d. Wiss. d. DDR, 6 N/1982: 4 – 21.
- FIEDLER, H. J., SCHMIEDEL, H. (1973): Methoden der Bodenanalyse. Band 1. Feldmethoden. - Theodor Steinkopff, Dresden.
- HAASE, G. (1978): Leitlinien der bodengeographischen Gliederung Sachsens. - Beitr. Geographie 29: 7 – 79.
- HÖSER, N. (1986): Die Bindung zweier Unterarten von *Allolobophora antipai* (Lumbricidae) an Lößböden unterschiedlicher Genese. - Pedobiologia 29 (5): 31 – 326.
- HÖSER, N. (1990): Die Regenwurmfauna in Böden unterschiedlicher Genese am Hang und in der Aue. - Diss., Univ. Leipzig.
- HÖSER, N. (1993): Regenwürmer als Leitformen von Perkolations- und Umlagerung des Bodens. - Mitt. d. Dt. Bodenkundl. Ges. 69: 175 – 178.
- HÖSER, N. (1997): Standortliche Bindung als Kriterium der Artentrennung bei der Regenwurm-Gattung *Proctodrilus* Zicsi, 1985. - In: Dunger, W., Voigtländer, K. (Eds.): Bedeutung, Stand und aktuelle Entwicklung der Systematik von Bodentieren. - Abh. u. Ber. d. Naturkundemuseums Görlitz 69 (2): 151 – 156.
- HÖSER, N. (2000): Die Verteilung der azonalen Elemente der Regenwurmfauna in Auenquerschnitten von Kokel und Mieresch. - In: Heltmann, H., v. Killyen, H. (Eds.): Naturwissenschaftliche Forschungen über Siebenbürgen VI. - Siebenbürgisches Arch. 36: 219 – 232.
- HÖSER, N. (2003): Die Verteilung der Regenwürmer in der Aue des Mieresch (Siebenbürgen, Banat, Rumänien). - Verhandl. d. Zool.-Bot. Ges. Österreich 140: 99 – 116.
- HÖSER, N. (2008): Die Regenwürmer *Proctodrilus tuberculatus* (ČERNOSVITOV, 1935) und *Proctodrilus antipai* (MICHAELSEN, 1891) als Indikatoren der fossilen Oberflächengliederung der Flusssau (Oligochaeta: Lumbricidae). - Hercynia N. F. 41 (2): 263 – 272.
- HÖSER, N. (2009): Die Regenwurmfauna (Oligochaeta: Lumbricidae) in zwei Querschnitten durch die Aue der Pleiße bei Windischleuba. - Mauritiana 20 (3): 579 – 586.
- HÖSER, N. (2010): Zur Ökologie der Regenwürmer *Proctodrilus antipai* (Michaelson, 1891) und *P. tuberculatus* (Černosvitov, 1935) in den Auen des mitteleuropäischen Mittelgebirgsgürtels. - Acta Musei Moraviae, Sci. biologicae 95 (2): 1 – 9.
- HÖSER, N. (2011): Die Regenwurmfauna (Oligochaeta: Lumbricidae) der Aue der Großen Kokel als Abhängige der Böden im Flusseinzugsgebiet und der Auengradienten. - Opuscula Zoologica Budapest 42 (1): 23 – 34.
- HÖSER, N., ZICSI, A. (2009): Eine neue *Proctodrilus*-Art (Oligochaeta: Lumbricidae) und ihr spezifischer Ökotoop. - Contributions to Natural History (Bern) 12: 651 – 658.
- HUNDT, R. (2001): Ökologisch-geobotanische Untersuchungen an den mitteldeutschen Wiesengesellschaften unter besonderer Berücksichtigung ihres Wasserhaushaltes und ihrer Veränderung durch die Intensivbewirtschaftung im Rahmen der Großflächenproduktion. - Mitt. aus d. Biosphärenreservat Rhön / Thüringen, 3. Monografie: 1 – 366.
- JARIĆ, D., HACKENBERGER, B.K., KRČMAR, S. (2010): The characteristics of earthworm communities along vertically stratified transect of Velika Kapela Mountain grasslands (Croatia). - In: Pavliček, T., Cardet, P., Coşkun, Y., Csuzdi, C. (Eds.): Advances in Earthworm Taxonomy IV. Zoology in the Middle East, Suppl. 2: 117 – 124.
- JOSCHKO, M., ROGASIK, H., DANNOWSKI, M., HIEROLD, W., HEISLER, C. (1998): A catena in northeast Brandenburg (Bölkendorf): Soil biota, root growth and soil structure. - Arch. Agronomy and Soil Sci. 43 (5): 385 – 396.
- JOSCHKO, M., FOX, C. A., LENTZSCH, P., KIESEL, J., HIEROLD, W., KRÜCK, S., TIMMER, J. (2006): Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale. - Agriculture Ecosystems and Environ. 112: 367 – 380.
- KASPRZAK, K. (1987): Structure of the earthworm (Oligochaeta: Lumbricidae) communities of natural and anthropogenic ecosystems in lowland and mountain areas of Poland. - In: Bonvicini Pagliai, A. M., Omodeo, P. (Eds.): On earthworms. - Selected Symposia and Monographs (Modena) 2: 297 – 313.
- KLIK, A., JESTER, W., KAMMERER, G., KASTANEK, F. (2005): Bodenwasserbewegung an unterschiedlichen Hangpositionen – ein Bilanzierungsmodell. - Mitt. d. Österreich. Bodenkundl. Ges. 72: 163 – 169.
- KOLLMANNSPERGER, F. (1934): Die Oligochaeten des Bellinchengebietes, eine ökologische, ethologische und tiergeographische Untersuchung. - Diss., Univ. Berlin.
- KUBIENA, W. L. (1986): Grundzüge der Geopedologie und der Formenwandel der Böden. - Aus dem Nachlaß, bearbeitet von F. Blümel und F. Solar. - Österreich. Agrarverlag, Wien.
- KÜHN, P., BILLWITZ, K., BAURIEGEL, A., KÜHN, D., ECKELMANN, W. (2006): Distribution and genesis of Fahlerden (Albelvisols) in Germany. - J. Plant Nutrition and Soil Sci. 169 (3): 420 – 433.
- LARINK, O., JOSCHKO, M. (1999): Einfluß der Standort- und Bodeneigenschaften auf die Bodenfauna. - In: Blume, H.-P., Felix-Henningsen, P., Frede, H.-G., Guggenberger, G., Horn, R., Stahr, K. (Eds.): Handbuch der Bodenkunde, 7. Erg.-Lieferung, 2.4.2: 1 – 41.
- LEE, K. E. (1985): Earthworms, their ecology and relationships with soils and land use. - Acad. Press Australia, Sydney.
- LEE, K. E. (1987): Peregrine species of earthworms. - In: Bonvicini Pagliai, A.M., Omodeo, P. (Eds.): On earthworms. Selected Symposia and Monographs (Modena) 2: 315 – 327.

- LIEBEROTH, I. (1982): Bodenkunde. Aufbau, Entstehung, Kennzeichnung und Eigenschaften der landwirtschaftlich genutzten Böden der DDR. - Dt. Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- MARGERIE, P., DECAËNS, T., BUREAU, F., ALARD, D. (2001): Spatial distribution of earthworm species assemblages in a chalky slope of the Seine Valley (Normandy, France). - *Europ. J. Soil Biol.* 37: 291 – 296.
- MICHAELSEN, W. (1903): Die geographische Verbreitung der Oligochaeten. - R. Friedländer & Sohn, Berlin.
- MÜCKENHAUSEN, E. (1993): Die Bodenkunde und ihre geologischen, geomorphologischen, mineralogischen und petrologischen Grundlagen. 4. Auflage. - DLG-Verlag, Frankfurt am Main.
- PEREL, T. S. (1977): Differences in lumbricid organization connected with ecological properties. - In: Lohm, U., Persson, T. (Eds.): Soil organisms as components of ecosystems. Proc. VI. Int. Soil Zoology. Colloquium. *Ecol. Bulletins (Stockholm)* 25: 56 – 63.
- PIŽL, V. (1998): Earthworm communities in Pálava Biosphere Reserve (Southern Moravia) with special reference to the impact of floods. - In: Pižl, V., Tajovský, K. (Eds.): Soil Zoological Problems in Central Europe: 157 – 166.
- PIŽL, V. (2002): Žižaly České republiky. Earthworms of the Czech Republic. - *Sborník přírodovedného klubu v Uherském Hradišti Suppl.* 9: 5 – 154.
- RABELER, W. (1960): Die Artenbestände der Regenwürmer in Laubwald-Biozönosen (Querco-Fagetea) des oberen und mittleren Wesergebietes. - *Mitt. d. Florist.- soz. Arb.gem., N. F.* 8: 333 – 337.
- ROZEN, A. (1982): The annual cycle in populations of earthworms (Lumbricidae, Oligochaeta) in three types of oak-hornbeam of the Niepolomicka Forest. I. Species composition, dominance, frequency and associations. - *Pedobiologia* 23 (3/4): 199 – 208.
- ROZEN, A., MYSLAJEK, R. W. (2005): Earthworm communities of the Silesian Beskid Mountains. - In: Pop, V. V., Pop, A. A. (Eds.): *Advances in Earthworm Taxonomy II*: 195 – 202.
- SCHAU, S., WOLTERS, V. (1991): Influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of carbon-14-labeled beech leaf litter. - *Soil Biol. and Biochemistry* 23: 1029 – 1034.
- SCHIRMER, W. (1991): Zur Nomenklatur der Auenböden mitteleuropäischer Flußauen. - *Mitt. d. Dt. Bodenkundl. Ges.* 66 (2): 839 – 842.
- SCHMIDT, P. A., HEMPEL, W., DENNER, M., DÖRING, N., GNÜCHTEL, A., WALTER, B., WENDEL, D. (2002): Potentielle Natürliche Vegetation Sachsens mit Karte 1 : 200 000. - In: Sächsisches Landesamt für Umwelt und Geologie (Ed.): *Materialien zu Naturschutz u. Landschaftspflege*.
- SCHÖNING, A. (2000): Einfluß chemischer Eigenschaften von Waldböden auf deren Besiedlung mit Lumbriciden – Konsequenzen für die Bodenschutzkalkung. - *Bonner Bodenkundl. Abhandl.* 34: 1 – 343.
- SOMMER, M., EHRMANN, O., FRIEDEL, J. K., MARTIN, K., VÖLLMER, T., TURIAN, G. (2002): Böden als Lebensraum für Organismen - Regenwürmer, Gehäuselandschnecken und Bodenmikroorganismen in Wäldern Baden-Württembergs. - *Hohenheimer Bodenkundl. H.* 63: 1 – 163.
- SUCK, R., BUSHART, M. (2008): Karte der Potenziellen Natürlichen Vegetation Thüringens, Maßstab 1 : 250 000. - Thüringer Landesanstalt für Umwelt und Geologie, Jena.
- TÜXEN, R. (1957): Die Schrift des Bodens. - *Angew. Pflanzensoziologie* 14: 1 – 41.
- VOLZ, P. (1962): Beiträge zu einer pedozoologischen Standortslehre. - *Pedobiologia* 1: 242 – 290.
- WILCKE, D. E. (1939): Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnis der märkischen Lumbriciden-Fauna. - *Märkische Tierwelt* 4 (1): 34 – 50.
- WILCKE, D. E. (1953): Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden. - *Zeitsch. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere* 41: 372 – 385.
- ZAJONC, I. (1970): Synusia analysis of earthworms (Lumbricidae) living in the oak-hornbeam forest in south-west Slovakia. - *Research Project Báb, Progress Report I*: 149 – 163, Bot. Inst. Slovak Academy of Sci., Bratislava.
- ZICSI, A. (1983): Earthworm ecology in deciduous forests in central and southeast Europe. - In: Satchell, J. E. (Ed.): *Earthworm ecology. From Darwin to vermiculture*: 171 – 177.
- ZICSI, A. (1987): Die Zersetzung der Nadelstreu in Waldböden Ungarns. - In: Striganova, B.R. (Ed.): *Soil fauna and soil fertility. Proc. 9th Intern. Colloquium on Soil Zoology*: 12 – 18.
- ZUCK, W. (1952): Untersuchungen über das Vorkommen und die Biotope einheimischer Lumbriciden. - *Jahresh. Ver. f. vaterländische Naturkunde in Württemberg* 107: 95 – 132.

Manuskript angenommen: 19. November 2012

Anschrift des Autors:

Dr. Norbert Höser

Am Park 1, D-04603 Windischleuba

E-Mail: norbert.hoeser@arcor.de