

Zur Regenwurmfauna (Oligochaeta: Lumbricidae) des Leinawaldes, eines mitteldeutschen Lösswaldes

Norbert HÖSER

2 Abbildungen und 4 Tabellen

Abstract

HÖSER, N.: On the earthworm fauna (Oligochaeta: Lumbricidae) of the Leinawald, a forest on loess in central Germany. - *Hercynia N. F.* 54/1 (2021): 77 – 96.

The earthworm fauna of a forest on loess soil (Leinawald, 18.4 km²) in central Germany, which was once under the Elster-1-cold stage glaciation, is examined in this study. Twenty-one taxa were found, of which 14 were peregrine. Seven identified oligoporeute species are classed in Germany as rare to extremely rare species, among them *Lumbricus baicalensis* MICHAELSEN, 1900. The commonest species at the locations examined were *Aporrectodea rosea* (SAVIGNY, 1826), *Octolasion lacteum* (ÖRLEY, 1881), and *Dendrobaena octaedra* (SAVIGNY, 1826). The dominant (in area) undisturbed pseudogley of this forest has been colonized by an almost exclusively epigeal association, in which *Dendrobaena vejvodskyi* (ČERNOSVITOV, 1935) regularly occurs. In wet gley, seven taxa were found, among them *Aporrectodea handlirschi* (ROSA, 1897), while in the alluvial soils the species *Proctodrilus antipai* (MICHAELSEN, 1895) und *P. tuberculatus* (ČERNOSVITOV, 1935) were found in considerable abundance. In small dry valleys in the loess covering in the forest a damp lessived horizon, which has characteristics of both a fragipan (Btx) and an Sg-horizon, is the exclusive ecological niche of *P. tuberculatus*. The lessivé soils represent a food source for this species.

Key words: forest, loess soil, pseudogley, wet gley, alluvial soils, earthworm fauna.

1 Einleitung

Die sächsischen Gefilde und die Nordabdachung des Erzgebirges liegen im Gebiet, dessen Anzahl der vorkommenden Regenwurmartens schroff gegen Norden abnimmt, was erstmals MICHAELSEN (1903) als Ergebnis der Vernichtung endemischer Arten durch die eiszeitliche Kontinentalvereisung erklärte. Auch im periglazialen Bereich unterlagen die Arten dem Permafrost. Nur peregrine Arten kehrten nach dem Gletscherrückzug in das Gebiet zurück. Interessant sind die Gründe unterschiedlicher Reaktion der Arten auf den Gletscherrückzug. Für derartige Untersuchungen bedarf es noch wesentlicher Fortschritte in der Kenntnis der Ökologie und rezenten Verbreitung der Arten und Artengemeinschaften. Von der Regenwurmfauna der Wälder im diesbezüglich interessanten mitteldeutschen Gebiet gibt es nur wenige Überblicke über größere Flächen (BÖSENER 1964, LA FRANCE 2002, HÖSER 2012). Über die standörtliche Bindung einzelner im Gebiet vorkommender Arten wurde neuerdings veröffentlicht (HÖSER 1997, 2008, 2018, 2020, RÖMBKE et al. 2017) und damit das Blickfeld dahin erweitert, dass

Regenwürmer Indikatoren des Zustands und der Geschichte der Bodenlandschaft sind. Im Folgenden soll anhand der vorliegenden Untersuchungsergebnisse die Regenwurmfauna des Leinawaldes als die eines für Mitteldeutschland charakteristischen Lösswaldes vorgestellt werden.

2 Untersuchungsgebiet

Der Leinawald (18,4 km²) liegt im östlichen Teil des Altenburg-Zeitzer Lösshügellandes (BERNHARDT et al. 1986), inmitten des mitteldeutschen Löss-Gürtels, zwischen der Lössrandstufe am Nordrand des Gürtels und der nahen Feuersteinlinie, die den Rand der maximalen Elster-1-Kaltzeit-Vergletscherung markiert (Abb. 1). Er befindet sich also in jenem Bereich, dessen präglaziale Verwitterungs- und Bodendecken in unterschiedlichem Ausmaße vom eiszeitlichen Gletscher ausgeräumt oder als periglaziales Material fluvial abgeführt wurden. Nach darauffolgender saale- und weichselkaltzeitlicher Lössanwehung stockt heute dieser Wald auf Lösslehm-Profilen, die an seinem Nordrand <1 m, auf überwiegender Fläche aber >2 m mächtig sind (HOHNVEHLMANN 1999). Dieses untersuchte Waldgebiet befindet sich in einer Höhenlage von 171 bis 230 m ü. NHN. In der Periode 1991-2020 betrug der jährliche Niederschlag in der nächsten Umgebung (Pleiß-Tal in Windischleuba) 661,8 mm. Der Leinawald befindet sich im Verbreitungsgebiet der Bodengesellschaft Pseudogley/ Braunerde/ Parabraunerde aus Löss oder Lösslehm (HAASE 1978, BGR 2016). Leitboden ist hier der Pseudogley. In den Tallagen des Waldes sind Auenböden ausgeprägt, die auf nur sehr kleinen Flächen juvenile Fluvisole im Sinne von SALOMÉ et al. (2011), aber zumeist typische Fluvisole und älter sind. Sie gehören überwiegend zum Teichgraben mit Quellgebiet oder werden vom übergeordneten Spannerbach durchflossen. Der östliche Teil des Waldes entwässert über kleine Nebenbäche zur Wyhra. Alle diese Gewässer sind Teile des Flussgebiets der Pleiße (Abb. 1).

Der heutige Leinawald gehört zur Vegetationslandschaft des Waldlabkraut-Hainbuchen-Eichenwaldes mit Zittergrassegge, definiert von SCHMIDT et al. (2002). Die potenzielle natürliche Vegetation des Gebietes ist nach BUSHART & SUCK (2008) großenteils der Flattergras-Hainsimsen-Buchenwald und in den Tallagen der Hainmieren-Erlenwald mit Sternmieren-Eschen-Hainbuchenwald. Es überwiegen die anthropogenen Forstgesellschaften. Als heutige flächenmäßig hervortretende Waldgesellschaften (BAADE 2012) sind aus unserer Sicht wesentlich: in den Tallagen auf nassen Standorten der Schaumkraut-Erlen-Wald (*Cardamino-Alnetum*), Traubenkirschen-Erlen-Wald (*Stellario-Alnetum*) und Traubenkirschen-Eschen-Wald (*Pruno-Fraxinetum*), auf feuchten bis wechselfeuchten Standorten der Sternmieren-Stieleichen-Hainbuchenwald (*Stellario-Carpinetum*) und auf Plateauflächen der bodensaure Rotbuchenwald (*Luzulo-Fagetum*).

3 Material und Methoden

Die Untersuchungen erstreckten sich über 14 Jahre, wobei die Beprobungen zu unterschiedlichen Jahreszeiten stattfanden. Insgesamt wurden ca. 60 Standorte untersucht. Um sowohl das Spektrum der Bodenhabitate des Waldgebietes als auch charakteristische Bodenstandorte annähernd zu erfassen, sind diese Standorte in erster Linie nach orographischen Kriterien und anhand von Zeigerpflanzen ausgewählt worden, die auf charakteristische Pseudovergleyung und Wechselfeuchte hinweisen, z.B.

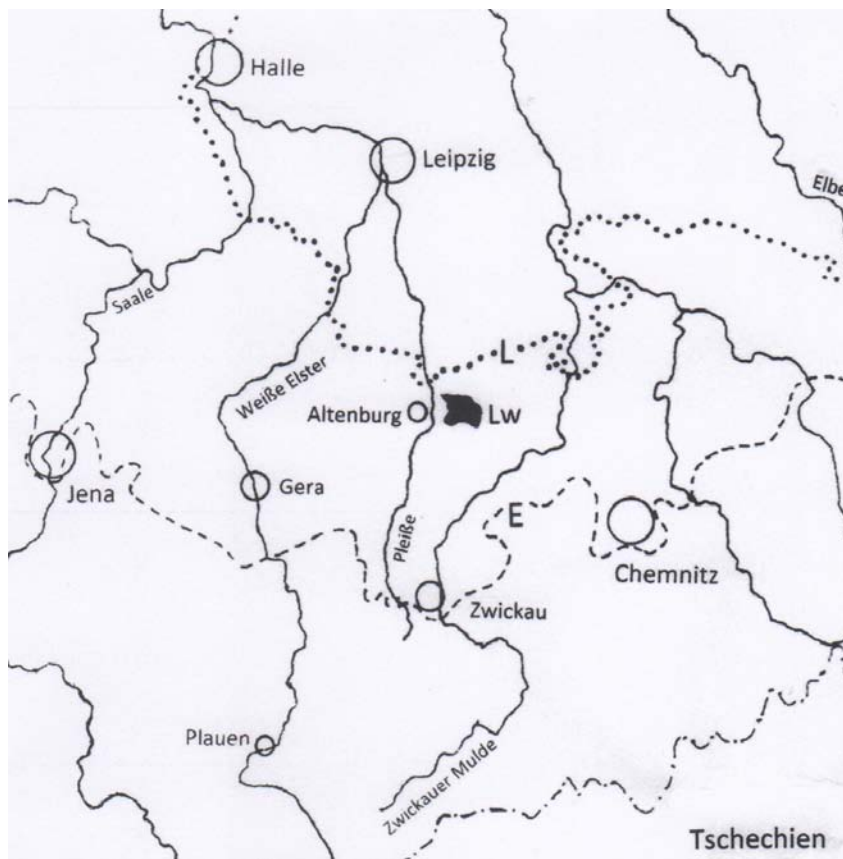
Deschampsia cespitosa.

Abb. 1 Lage des Leinawaldes (Lw) im mitteldeutschen Lössgürtel. - - - (E) – südliche Grenze der Elster-1-Kaltzeitvergletscherung; ••• (L) – nördliche Grenze der Lössverbreitung.

Fig. 1 Position of the Leinawald (Lw) in the central German loess belt. E - southern boundary of the Elster-1-cold stage glaciation, L - northern boundary of loess distribution.

Auf den ausgewählten Standorten wurden auf insgesamt 337 Probeflächen von je 0,25 m² Größe alle Regenwürmer bis zur Tiefe von max. 0,5 m ausgegraben, in zweimaliger Durchsicht des ausgehobenen Bodens ausgelesen und in Formalin (4 bis 5 %) überführt. Die Schürfgrube diente der Bodenansprache. Bodenart und Bodenfeuchte wurden nach üblicher Feldmethode geschätzt (FIEDLER & SCHMIEDEL 1973, SCHLICHTING et al. 1995) und Merkmale des untersuchten Standorts im Freiland protokolliert. Pro ausgewählten Standort wurden 1 bis 8 Probeflächen untersucht.

In vier ausgewählten Standortstypen (Pseudogley aus Lösslehm, Pseudogley über paläozoischem Untergrund, Nassogley aus Lösslehm, Lösslehm der Trockentälchen, siehe Tab 2 und 3) wurden je vier bzw. acht zufällig ausgewählte Flächen von 0,25 m² beprobt. Die Flächen der erstgenannten beiden Standorte (Tab. 2) befanden sich im wenige Meter messenden Umkreis der von HOHNVEHLMANN (1999)

beschriebenen Bodenprofile Nr. 14 und 25. In der Auswertung werden auch Gruppen von Probeflächen im Habitat der *Proctodrilus*-Arten betrachtet (Tab. 4). Entlang von Geländegradienten, die in Auenquerschnitten (Abb. 2) oder an der Falllinie von Hängen bestehen, wurden bis zu 18 Probeflächen im Transsekt untersucht.

Von den auf Artniveau determinierten Tieren wurden die Anzahl und die Nekromasse (Frischmasse mit Darminhalt, als Abtropfgewicht des fixierten Materials) bestimmt, wobei nur adulte Tiere in die Auswertung einbezogen wurden. Ein Teil des gewonnenen Regenwurm-Materials ist Bestandteil der Belegsammlung des Autors.

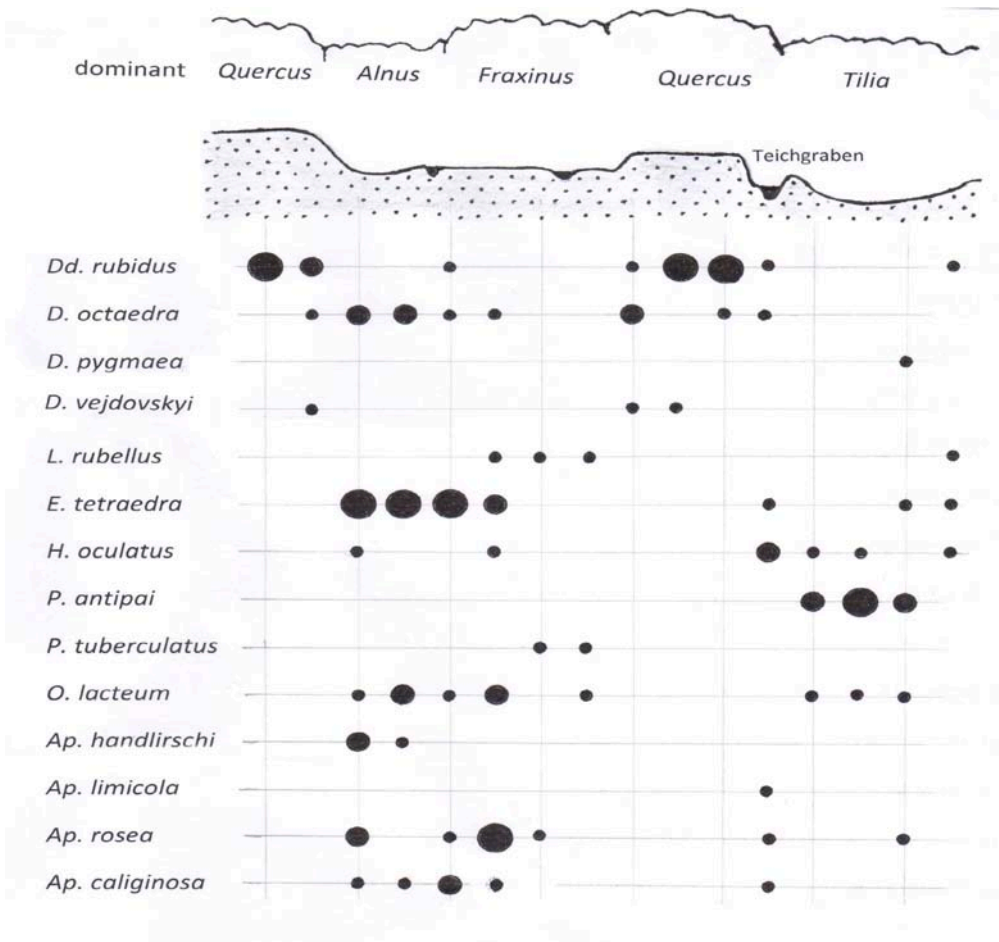


Abb. 2 Regenwurmfauna in einem Geländeschnitt durch den nordwestlichen Teil des Leinawaldes: • 1-3, • 4-10 und • >10 adulte Individuen auf 0,25 m² untersuchter Fläche.

Fig. 2 Earthworm fauna in a landscape profile through the northwestern part of the Leinawald: • 1-3, • 4-10, and • >10 adult individuals per 0.25 m² of examined area.

4 Ergebnisse

4.1 Übersicht über die Regenwurmfauna des Gebietes

Im 18,4 km² großen Leinawald, der im südlichen Grenzsäum des Gebiets der maximalen Elster-1-Kaltzeit-Vergletscherung liegt, wurden 20 Arten der Regenwürmer nachgewiesen, nahezu halb so viele wie bisher (LEHMITZ et al. 2016, HÖSER & HARTWICH 2019) in ganz Deutschland. Das in Tab. 1 und Abb. 2 vorgestellte Artenspektrum charakterisiert die naturnahen Bodenstandorte dieses Waldes. Im Wald seit langem bewirtschaftetes Grünland und die stark anthropogenen Standorte wurden nicht untersucht. Daher fehlt in Tab. 1 *Ap. longa* (UDE), die im umgebenden Agrarraum verbreitet ist. Auch fällt auf, dass *A. chlorotica* und *O. cyaneum* nur selten in den untersuchten Waldböden angetroffen wurden (Tab. 1), letztere Art am Rand der Bachtäler. Beide Arten sind im nördlich angrenzenden Offenland und Sandlössgebiet mäßig häufig. An der Summe aller gefundenen adulten Regenwürmer (5995 Ind.) waren *A. chlorotica*, *L. baicalensis* und *O. cyaneum* jeweils mit <0,1 % und *Al. eiseni*, *Ap. handlirschi*, *D. pygmaea* und *L. terrestris* jeweils mit <1 % beteiligt. Am häufigsten vorgefunden wurden in der Reihenfolge abnehmender Stetigkeit die Regenwurmart *Ap. rosea*, *O. lacteum* und *D. octaedra* (Tab. 1), d.h. *Ap. rosea* ist in diesem Wald weitaus häufiger als *Ap. caliginosa*. Von den Morphen des *Dd. rubidus* wurden auf 22 % der untersuchten Probestellen *f. rubidus* (SAVIGNY) und auf 2 % *f. subrubicundus* (EISEN) festgestellt.

Im untersuchten Gebiet überwiegt infolge der historischen Elster-Vereisung die Anzahl der peregrinen Regenwurmart. So gehören hier 13 von den 20 gefundenen zu den peregrinen (nach WILCKE 1955 megaporeuten) Arten. Arealkundlich betrachtet (CSUZDI & ZICSI 2003, CSUZDI et al. 2011), enthält die im Leinawald erfasste Regenwurmfauna (Tab. 1) außer den peregrinen zwei ostalpine (*D. vej dovskyi*, *L. baicalensis*), zwei transsibirische (*Ap. handlirschi*, *P. tuberculatus*), zwei atlanto-mediterrane Arten (*D. pygmaea*, *H. oculatus*) und das zentraleuropäische Element *P. antipai*. Diese sieben Arten wurden bisher als in Deutschland seltene bis extrem seltene Arten eingestuft (LEHMITZ et al. 2016). Sie gelten als im Postglazial wenig weit gewanderte (oligoporeute) Arten und leben im Leinawald im nördlichen Saum ihres Verbreitungsgebietes. Unter ihnen am wenigsten weit, bis in die östliche Deutsche Mittelgebirgsschwelle und das angrenzende Untersuchungsgebiet, verbreitete sich *D. vej dovskyi*.

4.2 Die Regenwurmfauna charakteristischer Bodenstandorte des Gebietes

4.2.1 Im Pseudogley aus Lösslehm

Im ungestörten Pseudogley Of/Oh/Sew-Ah/Sew/Sw/Bt-Sd der bewaldeten, mäßig mächtigen Lösslehm-Decke des überwiegenden Teils der Fläche des Leinawaldes besteht die Regenwurm-Gemeinschaft hinsichtlich Lebensformtyp (BOUCHÉ 1977) nahezu allein aus den epigäischen Arten *D. octaedra*, *D. vej dovskyi*, *Dd. rubidus* und dem epi-endogäischen *L. rubellus* (Tab. 2). An diesen relativ flachgründigen, staunassen, im Zuge der Tonverlagerung unterbodenverdichteten Standorten (MÜCKENHAUSEN 1993, HOHNVEHLMANN 1999) finden vertikale Perkolations- und horizontale Stoffwanderung statt. Hier leben die drei erstgenannten Taxa in Laubstreu, Feuchtmöser und auf der mullhaltigen Oberkante des mineralischen Ah-Horizonts. Dem *L. rubellus* offenbar günstig ist, dass der von ihm oberflächennah bewohnte 5-10 cm mächtige Ah-Horizont hier in nur sehr schwach tonigem bis fast tonfreiem, Stauwasser leitendem Schluff ausgeprägt ist, der dem mineralischen Sw-Horizont

gleicher Bodenart aufliegt. An profilgestörten Stellen tritt vereinzelt die endogäische *Ap. caliginosa* auf.

Tab. 1 Verzeichnis der im Leinawald auf 337 Flächen von jeweils 0,25 m² Größe gefundenen Regenwurmartens. Naturnahe Flächen forstlich bewirtschafteten Laubmischwalds.

Table 1 List of the earthworm species found in 337 study plots of 0.25 m² in the Leinawald forest. Seminaturnal areas in a managed mixed broadleaf woodland.

Art	Anzahl der Fundorte	Präsenz %	Adulte	
			Maximale Individuendichte auf 0,25 m ²	Mittleres Individualgewicht g
<i>Allolobophora chlorotica</i> (SAVIGNY, 1826)	1	0,3	1	0,35
<i>Allolobophoridella eiseni</i> (LEVINSEN, 1884)	6	1,8	6	0,25
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (SAVIGNY, 1826)	105	31,1	22	0,53
<i>Aporrectodea handlirschi</i> (ROSA, 1897)	13	3,9	8	0,34
<i>Aporrectodea rosea</i> (SAVIGNY, 1826)	224	66,4	26	0,21
<i>Aporrectodea limicola</i> (MICHAELSEN, 1890)	31	9,2	50	0,28
<i>Dendrobaena octaedra</i> (SAVIGNY, 1826)	192	57,0	16	0,15
<i>Dendrobaena vejdvovskyi</i> (ČERNOSVITOV, 1935)	74	22,0	46	0,06
<i>Dendrobaena pygmaea</i> (SAVIGNY, 1826)	5	1,5	4	0,02
<i>Dendrodriilus rubidus</i> (SAVIGNY, 1826)	77	22,8	20	0,16
<i>Eiseniella tetraedra</i> (SAVIGNY, 1826)	100	29,7	37	0,09
<i>Helodrilus oculatus</i> HOFFMEISTER, 1845	21	6,2	14	0,14
<i>Lumbricus baicalensis</i> MICHAELSEN, 1900	1	0,3	3	0,40
<i>Lumbricus castaneus</i> (SAVIGNY, 1826)	13	3,9	7	0,22
<i>Lumbricus rubellus</i> HOFFMEISTER, 1843	91	27,0	11	1,01
<i>Lumbricus terrestris</i> LINNAEUS, 1758	5	1,5	3	2,64
<i>Octolasion cyaneum</i> (SAVIGNY, 1826)	2	0,6	1	1,48
<i>Octolasion lacteum</i> (ÖRLEY, 1881)	212	62,9	35	0,49
<i>Proctodrilus antipai</i> (MICHAELSEN, 1891)	30	8,9	29	0,09
<i>Proctodrilus tuberculatus</i> (ČERNOSVITOV, 1935)	37	10,9	33	0,11

4.2.2 Im Pseudogley über paläozoischem Untergrund

Dieser Pseudogley in einer sehr geringmächtigen Lösslehm-Decke im nördlichen Teil des Leinawaldes lagert über wasserundurchlässigem geologischem Untergrund, dessen ordovizische Verwitterungsreste im Bodenprofil einen Staukörper bilden (IISdC). Der Stauwasser leitende Schluff (Sew, Sw) des Pseudogleys, der unter dem 3-4 cm mächtigen, schwach tonigen Ah-Horizont ansteht, ist untergrundbedingt stärker tonig und schwach seifig (HOHNVEHLMANN 1999). Auch auf diesem Boden, der höheren Vernässungsgrad als der in 4.2.1 beschriebene hat, lebt in Laubstreu und Feuchtmoder die epigäische Gemeinschaft aus *D. octaedra*, *D. vejdvovskyi* und *Dd. rubidus* (Tab. 2), wobei die letztgenannte Art als die hier überwiegende ihre im Leinawald maximale Individuendichte erreicht (Tab. 1). *L. rubellus* wurde auf derartigen ungestörten Standorten in den untersuchten Fällen nicht gefunden. Es gibt forstwirtschaftliche Spuren in der Fauna dieses Pseudogleys: So kamen an gestörten

Stellen neben den epigäischen auch endogäische Arten vor, z.B. in einem Fall auf 0,25 m² nahe bei alten Fahrspuren neben 10 Ind. *D. vej dovskiyi*, 5 *D. octaedra* und 3 *Dd. rubidus* auch 2 *Ap. rosea* und 1 *Ap. caliginosa*.

Tab. 2 Regenwurmfauna im ungestörten Pseudogley zweier charakteristischer bodengeologischer Standorttypen des Leinawaldes. Die Standorte sind den von HOHNVEHLMANN (1999) beschriebenen Bodenprofilen Nr. 14 bzw. 25 zuzuordnen.

Table 2 Earthworm fauna in an undisturbed pseudogley containing two characteristic soil-geological location types in the Leinawald. The locations can be classed as soil profiles nos. 14 and 25 as described by HOHNVEHLMANN (1999).

Art	Pseudogley aus Lösslehm		Pseudogley über paläozoischem Untergrund	
	Anzahl Adulte auf 1 m ²	Mittleres Individualgewicht in g	Anzahl Adulte auf 1 m ²	Mittleres Individualgewicht in g
<i>Dendrobaena octaedra</i> (SAVIGNY, 1826)	31	0,154	9	0,166
<i>Dendrobaena vej dovskiyi</i> (ČERNOSVITOV, 1935)	14	0,064	8	0,068
<i>Dendrodri lus rubidus</i> (SAVIGNY, 1826)	28	0,185	47	0,163
<i>Lumbricus rubellus</i> HOFFMEISTER, 1843	3	1,03	0	
Gefundene Adulte	76	0,184	64	0,152

4.2.3 Im Humusgley-Nassgley-Mosaik aus Lösslehm

Auf mehreren, maximal hektargroßen Flächen, besonders auf den fast ebenen bis schwach geneigten Hanglagen im Einzugsgebiet des Oberen Teichgrabens, tritt unter *Cardamino-Alnetum* im Bereich sehr flacher Geländemulden ein Mosaik aus Nassgley (Go-Ah/Gr) und Humus-Gley (Ah/Ah-Go) auf, wo Wasserzug aus den Stauwasserleitern (Sw-Horizonten) der umliegenden Pseudogleye erfolgt (HOHNVEHLMANN 1999). Ohne Einfluss von Grundwasser steht hier permanent Wasser über einem Staukörper (II-Sd-Horizont) aus reinem Ton an, dessen Obergrenze bei 20-46 cm Tiefe liegt. Humusgley ist am untersuchten Ort geringflächig ausgeprägt. Im ca. 18 cm mächtigen, nur um Wurzelbahnen rostfleckigen Ah-Horizont des an Schluff reichen Nassgleys leben mehrere endogäische Regenwurmartens, u.a. *Ap. handlirschi* im Verein mit *Ap. rosea*. Die epigäischen Arten sind auf diesen nahezu streuauflagefreien Bodenprofilen mit Feuchtmull und mullartigem Moder sehr spärlich bis stellenweise gar nicht vertreten (Tab. 3). Von den neun hier gefundenen Arten wurden zwei von LEHMITS et al. (2016) als in Deutschland seltene Arten eingestuft, nämlich die am Standort subdominante *Ap. handlirschi* und der ebenda subrezedente *P. antipai*.

4.2.4 Auf Hängen der Forststandorte

Auf Hängen des Leinawaldes, wo durch Erosion Bodenprofile verkürzt und Kolluvien mit tiefgründigen Kolluvisolens entstanden sind, kommen neben ausschließlich peregrinen Regenwurmartens von breiter ökologischer Valenz auch *D. vej dovskiyi* und *D. pygmaea* vor (HÖSER 2012). Wie an diesen Standorten

treten auch auf sonstigen forstwirtschaftlich beeinflussten (an Fahrspuren, in Pflanzungen) zumeist endogäische Arten auf, von denen *Ap. caliginosa* und *O. lacteum* die häufigsten Glieder der Gemeinschaft sind. Hier ist selten auch der Tiefgräber *L. terrestris* zu finden.

Tab. 3 Regenwurmfauna auf jeweils 2 m² Fläche im Nassgley und in Trockentälchen des Leinawaldes. Die Fauna auf 2 m² ist summiert aus 8 zufälligen Kleinflächen von je 0,25 m².

Table 3 Earthworm fauna on areas of 2 m² in wet gley and in the small dry valleys of the Leinawald. The fauna on 2 m² is the sum of eight random small areas of 0.25 m².

Art	Nassgley aus Lösslehm		Lösslehm der Trockentälchen	
	Anzahl Adulte auf 2 m ²	Mittleres Individual- gewicht in g	Anzahl Adulte auf 2 m ²	Mittleres Individual- gewicht in g
<i>Aporrectodea handlirschi</i> (ROSA, 1897)	19	0,29	0	
<i>Aporrectodea rosea</i> (SAVIGNY, 1826)	75	0,19	48	0,23
<i>Dendrobaena octaedra</i> (SAVIGNY, 1826)	1	0,1	0	
<i>Dendrodrilus rubidus</i> (SAVIGNY, 1826)	0		1	0,1
<i>Eiseniella tetraedra</i> (SAVIGNY, 1826)	2	0,08	0	
<i>Lumbricus rubellus</i> HOFFMEISTER, 1843	2	1,15	0	
<i>Octolasion lacteum</i> (ÖRLEY, 1881)	21	0,47	14	0,53
<i>Proctodrilus antipai</i> (MICHAELSEN, 1891)	1	0,1	0	
<i>Proctodrilus tuberculatus</i> (ČERNOSVITOV, 1935)	0		75	0,07
Gefundene Adulte	121	0,267	138	0,171

4.2.5 In Talauen

Im Leinawald gelang in den Auenböden von Spannerbach, Teichgraben und Nebenbächen der Wyhra nur einmal der Fund des anezischen *L. terrestris*. Ansonsten wurden dort ausschließlich epigäische und endogäische Arten festgestellt. Unter dem mit *Stellario-Alnetum*-Anteil verzahnten feuchten Stieleichen-Hainbuchenwald (*Stellario-Carpinetum*) dieser Auen, wo in den reifen A-Horizonten des tiefgründigen Bodens abseits der Fließgewässer auch *P. antipai* lebt, sind *Ap. rosea* und *Ap. caliginosa* die häufigsten Arten und *Ap. rosea* die weitaus häufigere der beiden (Tab. 4). Dem entspricht auch das Häufigkeitsverhältnis dieses Artenpaars im Gesamtbild des Leinawald-Bodens (Tab. 1). In der Regenwurmfauna des Querschnitts dieser Talauen (Abb. 2) widerspiegeln sich zwei einander entgegengesetzte Bereiche des horizontalen Texturgradienten, der Tiefe und Bewegung des Grundwassers unter der Bodenoberfläche und des Wasserhaushalts im Bodenprofil. In Böden, die sich an den Auenrändern und fernab vom transportkräftigen Stromstrich hauptsächlich aus Feinschluff und höherem organischen und tonigen Anteil entwickelten, lebt *P. antipai* grundwassernah in ständig feuchtem Boden, aber meist bei weniger Nässe als im Habitat der limikolen *E. tetraedra*. Demgegenüber ist *P. tuberculatus* auf wechselfeuchte Auenböden beschränkt, die aus den näher am Stromstrich hinterlassenen Sedimenten aus Schluff und Feinsandanteil über tief stehendem, stark schwankendem Grundwasser hervorgegangen sind. Beide *Proctodrilus*-Arten konzentrieren sich folglich an entgegengesetzten Stellen der Bodengesellschaft des Auenquerschnitts (Abb. 2): *P. antipai* im Auengley, *P. tuberculatus* in der Vega, jeweils einschließlich genetisch benachbarter Böden. Die

Standorte von *P. tuberculatus* in diesen Auen werden von *Ap. caliginosa* nahezu völlig gemieden (Tab.4). In den von *P. antipai* besiedelten Auenböden sind auch mancherorts *Ap. limicola* oder der grundwassernahe *H. oculatus* anzutreffen. Diese Böden sind reicher an Regenwurmartens als die bach- und flussnahen, in denen *P. tuberculatus* vorkommt (Tab. 4). Neben den in Tab. 4 genannten Taxa wurde auch *L. baicalensis* im Auenboden des Leinawaldes nachgewiesen (Tab. 1), allerdings nicht in den in Tab. 4 erfassten Habitaten. Somit sind an den Auenstandorten dieses Waldes 16 Regenwurmartens festgestellt worden, davon sechs oligoporeute.

Ap. limicola kommt im Leinawald an mehreren Standorten vor, die von dichterem, ton- und schluffreicherem Material unterlagert sind und daher temporär Stauwasser halten. Das sind vor allem kleine Flächen an den Bachufern und zumeist am externen Rand der Aue und unterhalb der dort vorhandenen Hangwasseraustritte (HÖSER 2012), aber auch sehr feuchte ebene Bezirke der Lössdecke außerhalb der Aue. Im Nassgley wurde diese Art nicht gefunden. Sie lebt im A-Horizont, der lehmig, manchmal tonhaltiger oder feinsandig ist und kurzzeitiger Oberboden-Trocknis unterliegt. Diese Standorte sind wohl dem Auengley, Hanggley, bzw. in der Pseudogley-Umgebung bei längerer Vernässungsphase (MÜCKENHAUSEN 1993) dem Pseudogley-Stagnogley zuzuordnen.

4.2.6 In Trockentälchen der Lösslehm-Decke

Im südöstlichen Teil des Leinawaldes, im Lee der Haupttransportrichtung des weichselkaltzeitlichen Lösses, befinden sich inmitten der mächtigen Lösslehm-Decke an schwach ost- bis südostexponierten Hängen mehrere ältere, bis 1,5 m tief eingeschnittene Trockentälchen, deren 2 bis 8 m breiter, gerinneloser Talboden aus den seitlichen Einträgen und Einwehungen von Ton und Feinschluff besteht (HOHNVEHLMANN 1999). Die untersuchten Talbodenprofile enthalten schwach tonigen Schluff und führen im Sickerwasser tonhaltige Lessivate ab. Stellenweise sind sie lithologisch geschichtet und schwach haftnass, ähnlich dem Sg-Horizont eines Haftnässepseudogleys. In ihrem kohärenten, aschfahlen bis grauen, festeren Vertikalabschnitt tritt im Tonhäutchen tragenden, völlig wurzellosen Bereich auffällig *P. tuberculatus* auf (Tab. 3). Die Art lebt konzentriert in 12-17 cm Tiefe, unterhalb der merklich tonverarmten Zone, aber oberhalb des rostfleckigen, stärker tonigen Profilabschnitts, zumeist über einer schwach hervortretenden lithologischen Schichtgrenze, wo anscheinend am längsten Haftnässe existiert. Am Ende des Sommers wurden in diesem Horizont des Tälchen-Querschnitts ca. 30 % der Individuen in kleinen Kammern des Bodens gefunden, wo sie sich in der Diapause befanden, die LEE (1985) und EDWARDS & BOHLEN (1996) definieren. Trockene, von der Art unbesiedelte Stellen desselben Horizonts sind verfestigt bis hart. Im ca. 2 m breiten Talboden der Trockentälchen tritt diese Regenwurmart auf kleinen, kaum metergroßen Strecken des Talverlaufs diskontinuierlich gehäuft auf, wo der von ihr bevorzugte Horizont stets erdfeucht bis feuchter als seine Umgebung ist. Bei größter festgestellter Dichte des von ihr besiedelten Bodens (Trockenrohddichte 1,67 g/ cm³) erreicht sie ihre größte Individuendichte (11 ad. + 10 juv./ 200 cm³). An diesen Stellen ist sie die einzige aufgefundene Lumbriciden-Art. Sie verschwindet im unteren Abschnitt der weiteren Talverläufe, wo ein fossiles Gerinne und rezenter Bodeneintrag aus dem angrenzenden bewirtschafteten Forst-Gelände aufkommen.

4.3 Beobachtungen zur Körpergröße der Arten

Die Pseudogleye, die im Lösslehm unter Wald und in dortigen Trockentälchen entwickelt sind, beherbergen Gemeinschaften von relativ kleinkörperlichen Regenwürmern (Tab. 2 u. 4). So beträgt das anhand frischer Nekromasse gemessene mittlere Individualgewicht adulter Regenwürmer in diesen Böden 56-68 % dessen, was von der im Auenboden (Tab. 4) und im Nassgley (Tab. 3) gefundenen Regenwurmfauna ermittelt wurde, die überwiegend aus mittelgroßen endogäischen Arten besteht. Im Gebiet am kleinsten, vergleichsweise auf 56 % reduziert (Tab. 2), ist dieses Körpergewicht im Pseudogleye über paläozoischem Untergrund. Ein auf 63 % verminderter Wert manifestiert die Bedingungen im mittleren Verlaufsstück der Trockentälchen, wo im kohärenten, verdichteten Talboden vorherrschend bis ausschließlich der kleine *P. tuberculatus* lebt. Im Gegensatz dazu wächst diese Kenngröße im Artengemisch des unteren Verlaufsstücks dieser Tälchen auf über 120 %, wo *P. tuberculatus* verschwunden ist.

Tab. 4 Regenwurmfauna, ermittelt auf 29 von *Proctodrilus antipai* und auf 22 von *P. tuberculatus* besiedelten Probeflächen der Auenboden-Standorte des Leinawaldes.

Table 4 Earthworm fauna counted in 29 small areas of Leinawald alluvial locations colonized by *Proctodrilus antipai* and in 22 colonized by *P. tuberculatus*.

Art	Standorte mit <i>P. antipai</i>		Standorte mit <i>P. tuberculatus</i>	
	Anzahl Adulte auf 29 Flächen = 7,25 m ²	Mittleres Individualgewicht g	Anzahl Adulte auf 22 Flächen= 5,5 m ²	Mittleres Individualgewicht g
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (SAVIGNY, 1826)	121	0,47	2	1,25
<i>Aporrectodea rosea</i> (SAVIGNY, 1826)	165	0,19	91	0,27
<i>Aporrectodea limicola</i> (MICHAELSEN, 1890)	61	0,27	0	
<i>Dendrobaena octaedra</i> (SAVIGNY, 1826)	59	0,12	15	0,19
<i>Dendrobaena vej dovskiyi</i> (ČERNOSVITOV, 1935)	2	0,1	10	0,07
<i>Dendrobaena pygmaea</i> (SAVIGNY, 1826)	1	<0,05	0	
<i>Dendrodrilus rubidus</i> (SAVIGNY, 1826)	1	0,1	6	0,22
<i>Eiseniella tetraedra</i> (SAVIGNY, 1826)	59	0,08	17	0,11
<i>Helodrilus oculatus</i> HOFFMEISTER, 1845	16	0,13	0	
<i>Lumbricus castaneus</i> (SAVIGNY, 1826)	2	0,2	0	
<i>Lumbricus rubellus</i> HOFFMEISTER, 1843	27	1,00	7	1,66
<i>Lumbricus terrestris</i> LINNAEUS, 1758	1	3,1	0	
<i>Octolasion lacteum</i> (ÖRLEY, 1881)	80	0,46	38	0,51
<i>Proctodrilus antipai</i> (MICHAELSEN, 1891)	172	0,09	0	
<i>Proctodrilus tuberculatus</i> (ČERNOSVITOV, 1935)	0		110	0,14
Gefundene Adulte	742	0,272	296	0,270

Diese Verminderungen des mittleren Individualgewichts adulter Regenwürmer in der Gesamtpopulation beruhen einerseits auf einer Verschiebung des Artenspektrums zu öfter in größerer Menge (Tab. 1: *D. vej dovskiyi*, *E. tetraedra*) auftretenden kleinen Arten hin. Im Pseudogleye entspricht diese Verschiebung der dort eintretenden Dominanz der kleinen epigäischen Arten (Tab. 2). In den Trockentälchen nimmt

die Individuendichte des kleinen *P. tuberculatus* dort stark zu, wo die großen Arten zurücktreten. Andererseits zeigen die Standortvergleiche auch eine deutliche innerartliche Reduktion des individuellen Körpergewichts, z.B. bei *P. tuberculatus* von 0,14 g im Auenboden (Tab. 4) auf 0,07 g in den Trockentälchen (Tab. 3).

5 Diskussion

5.1 Arealkundliche Bewertung

Im untersuchten Gebiet überwiegen die peregrinen (megaporeuten) Regenwurmarten, die große geographische Verbreitung und breite ökologische Valenz haben. Das ist für jene Landschaften in Mitteleuropa charakteristisch, die vom maximalen eiszeitlichen Gletschervorstoß und Permafrost erreicht wurden. Dafür gibt es neben dem Leinawald viele weitere Beispiele (z.B. KOLLMANNSPERGER 1934, RABELER 1960, IRMLER 1999, HÖSER 2013, NEUBERT 2016). Demgegenüber enthalten die lokalen Faunen der nicht von der Kontinentalvereisung erreichten Gebiete (z.B. CSUZDI 1995, SZEDERJESI 2011, PETROVIĆ-STOJANOVIĆ et al. 2017) überwiegend endemische und wenig weit gewanderte (oligoporeute) Arten. Im Postglazial überschritten peregrine und einige oligoporeute Regenwurmarten die Grenze zu jenem Gebiet, das der Elster-1-Kaltzeitgletscher, die ihm folgenden saale- und weichseleiszeitlichen Gletscher und die periglazialen Permafroste freigegeben hatten. Die Fähigkeit dieser Tiere zur Migration in der von physisch-geographischen Barrieren besetzten Landschaft ist etwas eingeschränkt (REYNOLDS 1973). Bei unabhängiger Wanderung hätten sie in diesem Gebiet vermutlich ihre Areale um 100 bis 200 km seit der maximalen Vereisung der nördlichen Hemisphäre erweitern können (MARINISSEN & VAN DEN BOSCH 1992, REYNOLDS 1994, JAMES 1998). Die heutigen Areale der Arten zeigen, dass neben arteigenen Fähigkeiten auch gewisse Vektoren an dieser Expansion beteiligt sind (REYNOLDS 1994). Infrage kommen natürliche Vektoren, z.B. Vögel bei passiver Phoresie (Kokontransport im Gefieder, SIMS 1980), und die heute dominierenden anthropogenen Vektoren (bei Handel, Landnutzung u.a.), die unterschiedlichen Einfluss auf die Arten haben. So verlief die nacheiszeitliche Expansion der Regenwurmfauna aufgrund von Fortpflanzungsweisen und ökologischen Nischen analog einer „chromatographischen Fraktionierung“ (JAMES 1998). Aus dem Genannten resultiert der gegenwärtige Stand der Areale der Regenwurmarten, der zahlreich in der Literatur belegt ist.

Von den sieben oligoporeuten Arten, die in der Regenwurmfauna des Leinawaldes vorkommen, drang *H. oculus* am weitesten in das vormals vergletscherte Gebiet vor, bis 500 km weit kamen auch *P. tuberculatus* und *P. antipai* voran. Diese drei Arten, die Auenböden bewohnen, waren vermutlich infolge Transports von Kokons und Individuen durch Wasser (SCHWERT & DANCE 1979, TERHIVUO & SAURA 2006) besonders begünstigt. Weniger weit rückten *Ap. handlirschi*, *D. vej dovskyi* und *L. baicalensis* vor. Epigäische Arten können eine höhere natürliche Ausbreitungsrate als in oligohumosen Böden lebende endogäische haben (JAMES 1998), weil die bei den hygrophilen epigäischen ausgeprägte r-Strategie (BOUCHÉ 1987), wozu eine hohe Fortpflanzungsrate gehört, dieses möglich macht. Ein solches Beispiel ist offenbar *D. pygmaea* im Vergleich zur endogäischen *Ap. handlirschi*. Die erstgenannte Art gelangte im Holozän weit in den vormals periglazialen Raum des jüngstkalzeitlichen Dauerfrostbodens, so nach England (SHERLOCK 2012) und in die Wälder bei Münster und Göttingen (HELLWIG et al. 2019, JUDAS et al. 1989), während letztere Art transägäisch verbreitet ist. Einige

epigäische Arten, die in der Humusaufgabe leben, hängen vermutlich stärker als andere von mehr präglazial geformten mineralischen Bodenfaktoren ab. So hat z.B. die weniger abhängige *D. vej dovskiyi*, die vom nördlichen Fuße der östlichen Deutschen Mittelgebirgsschwelle bis in den ostalpinen Bereich vorkommt (CSUZDI & ZICSI 2003, HÖSER & HARTWICH 2019), mit ihrem Auftreten im Leinawald die nahe Linie des maximalen Gletschervorstoßes überschritten. Dagegen endet das Verbreitungsgebiet der auf der Mittelgebirgsschwelle lebenden *D. illyrica* an der Linie des maximalen Gletschervorstoßes (HÖSER 2020), so dass diese Art im Leinawald fehlt. *D. illyrica* ist wahrscheinlich an Teile der mineralischen Grundausrüstung der seit dem Praelsterglazial entstandenen Verwitterungs- und Bodendecke gebunden. Diese ortsbürtige Decke war beim Rückschmelzen des elstereiszeitlichen Gletschers in unserem Untersuchungsgebiet ausgeräumt und vollständig fluvial abgeführt worden.

5.2 Präsenz der Arten im Leinawald

Unter den Laubstreubewohnern des Leinawaldes erreicht wie anderswo in Mitteleuropa (z.B. BÖSENER 1964, ZICSI 1968, EHRMANN 2015) die Gruppe der peregrinen Arten *D. octaedra*, *Dd. rubidus* und *L. rubellus* die höchste Präsenz (Tab. 1 u. 2). Von den oligoporeuten Arten kommen hier regelmäßig *D. vej dovskiyi* und daneben seltener, aber ebenfalls als typische epigäische Waldbewohner *D. pygmaea* und *L. baicalensis* vor (Tab.1). Wahrscheinlich ist die ausschließlich epigäische Artengemeinschaft (Tab. 1 u. 2) wenigstens auf stark unterbodenverdichtete Bezirke der Pseudogley-Decke dieses Waldes begrenzt. In den vorliegenden, auf die Bodenprofile beschränkten Erfassungen ist die corticole Art *Allolobophoridella eiseni* unterrepräsentiert (RÖMBKE et al. 2017). Bei *L. terrestris* ist der Erfassungsgrad aufgrund der Fluchtreaktion dieser Art vermutlich am geringsten, jedoch gab es außer dem Ergebnis (Tab. 1) kaum Standorte mit Zeichen seines Vorkommens wie z.B. größere Kothäufchen oder Einzüge von Blättern. Die hohe Präsenz der limikolen *E. tetraedra* weist auf die ständig hohe Bodenfeuchtestufe einer Reihe der erfassten Standorte hin, die sich zumeist an schlammigen nassen Senken oder Austritten von Hangwasser befinden (HÖSER 2012). Im Vergleich dazu herrscht in den Habitaten der *Proctodrilus*-Arten eine im Jahresmittel niedrigere Feuchtestufe, so eindeutig im wechselfeuchten Lebensraum von *P. tuberculatus*.

Es gleicht den landesweiten Verhältnissen im lössreichen Ungarn (ZICSI 1968), dass in der Lössdecke des Leinawaldes die peregrinen Arten *Ap. rosea*, *O. lacteum* und *Ap. caliginosa* die häufigsten Mineralbodenbewohner sind und *Ap. rosea* den höchsten Präsenzwert der vorkommenden Regenwurmart erreicht (Tab. 1). Dieselben Relationen bestehen in den Wäldern Baden-Württembergs (EHRMANN 2015).

Das Fehlen von *Ap. longa* wie auch das seltene Auftreten von *A. chlorotica* und *O. cyaneum* im Leinawald (Tab. 1) ist angesichts der großen Anzahl untersuchter Flächen auf die Unvereinbarkeit von Standort und ökologischen Ansprüchen dieser Arten zurückzuführen. Auch in norddeutschen Wäldern scheint *Ap. longa* fast völlig zu fehlen (GRAFF 1954, HÖSER 2013). Sie bevorzugt Kalkböden, findet im Leinawald jedoch nur Böden auf tiefgründig entkalktem Löss vor. Hier, unweit ihrer östlichen Arealgrenze (CSUZDI & ZICSI 2003), ist zudem ihr Wegbleiben möglicherweise das Zeichen regionaler Stenökologie gegenüber dem Faktor Kalk. Ungünstig für diese tiefgrabende Art ist im Leinawald auch der unterbodenverdichtete Pseudogley (s. 5.3.2). Daher erweist sie sich auf benachbarten Äckern als synanthrope Art.

A. chlorotica erscheint selten im Wald, weil sie Böden mit geringem Gehalt an organischer Substanz bevorzugt (Pižl 2002), in Wäldern ein Blattrestefresser ist (BOUCHÉ & KRETZSCHMAR 1974) und zur Gruppe der Arten gehört, die unfähig sind, das Lignin der holzhaltigen Streu zu zersetzen (NEUHAUSER & HARTENSTEIN 1978). Auch sind ihr zusagende juvenile Fluvisole (SALOMÉ et al. 2011) im Leinawald kaum vorhanden. Das Fehlen dieser Art spricht für die Regenwurmfauna eines historisch alten Waldes. *A. chlorotica* fehlt auch in anderen mitteleuropäischen Wäldern (Norddeutschland: GRAFF 1953; Kinzigau: RÖMBKE et al. 2012). *O. cyaneum* bevorzugt feuchte sandige Böden (Pižl 2002). Sein geringes Vorkommen im Leinawald beruht deshalb vermutlich auf dem artabweisend hohen Gehalt an tonigem Schluff im anstehenden Löss-Boden. So tritt diese Art zumindest vereinzelt dort auf (s. Abb. 3 in HÖSER 2012), wo am Lössrand und an Talrändern (ALTERMANN 1970) der an Schluff reiche Löss in Sandlöss übergeht. Bemerkenswert ist das geringe Vorkommen von *Ap. caliginosa* an Standorten des *P. tuberculatus* (Tab. 4; s. auch 5.3.3).

5.3 Zusammenhang zwischen Regenwürmern und Bodeneigenschaften

5.3.1 Die epigäischen Arten auf dem Pseudogley

Auf der überwiegenden Fläche des Leinawaldes bestehen auf ebenem bis schwach geneigtem Gelände großflächige Vorkommen der primären Pseudogleye unterschiedlicher Vernässungsgrade (HOHNVEHLMANN 1999). Diese Böden sind fast ausschließlich von epigäischen Regenwurmartens besiedelt (Tab. 2), so von *D. vej dovskyi* im Verein mit den drei klassischen Gliedern der Moderassoziation (BORNEBUSCH 1930, VOLZ 1962, SATCHELL 1983), nämlich *D. octaedra*, *Dd. rubidus* und *L. rubellus*. Letztere sind in den Waldböden des vorzeiten vergletscherten Norddeutschlands als alleinige Vertreter der epigäischen Lebensform anzutreffen (IRMLER 1999, HÖSER 2013). Die genannten vier Arten sind hauptsächlich r-Strategen, d.h. Arten mit rascher Entwicklung und hoher Fortpflanzungsrate. Offenbar ist die Pseudogley-Decke des Leinawaldes relativ unwirtlich, vor allem auf Flächen über dem paläozoischen Untergrund, wo *L. rubellus* fehlt (Tab. 2). Unwirtliche Böden sind gewöhnlich nur von einigen r-Strategen oder von keinem Regenwurm besetzt (BOUCHÉ 1987). In Südschweden ermittelten NORDSTRÖM & RUNDGREN (1973) anhand der Präsenz- und Dominanz-Werte zwei von epigäischen Arten dominierte Regenwurm-Assoziationen: eine von den r-Strategen *D. octaedra* und *Dd. rubidus* beherrschte artenarme, die besonders an der Bodenoberfläche lebt, und eine, in der auch der epi-endogäische *L. rubellus* höhere Abundanz erreicht und außerdem endogäische und anezische Arten auftreten. Der erstgenannten („*D. octaedra*-Assoziation“) entsprechen die auf den Pseudogleyen des Leinawaldes gefundenen Assoziationen (Tab. 2), denen die endogäischen und anezischen Arten fehlen. Dabei steht die in Pseudogley-Profilen aus Lösslehm festgestellte, auch *L. rubellus* enthaltende Assoziation (Tab. 2) besonders an scheinbar gestörten Stellen dem Übergang zur zweiten südschwedischen Assoziation nahe.

5.3.2 Die Einschränkung der anezischen Arten im Leinawald

Die Pseudogleye des Leinawaldes tragen eine durch Staunässe und niedrigen Boden-pH-Wert bedingte Auflage aus Feuchtmoder. Derartige Standorte werden für gewöhnlich von endogäischen Arten nur wenig besiedelt, die anezischen Arten (Tiefgräber) fehlen dort (EHRMANN et al. 2002), was unsere

Befunde bestätigen (Tab. 2). Begrenzend für das Vorkommen der Tiefgräber *Ap. longa* und *L. terrestris* ist im Leinawald wahrscheinlich der Sauerstoffmangel (EHRMANN et al. 2002), der im Unterboden der staunassen, temporär luftarmen (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2010) Pseudogley-Decke zu erwarten ist. Daher bevorzugen diese Arten die umgebenden Ackerstandorte, deren Bodenprofile ihre Ael- und Sw-Horizonte durch tiefgründige Bearbeitung verlieren und sich zu Parabraunerden entwickeln (HOHNVEHLMANN 1999). In den untersuchten bewaldeten Auen (Tab. 4) besteht die Regenwurmfauna fast ausschließlich aus epi- und endogäischen Arten, die offensichtlich auf den dort vorhandenen hohen Bodenfeuchtestufen nahe an der Bodenoberfläche meist ausreichend mit Sauerstoff versorgt sind (EHRMANN 2015).

5.3.3 Die endogäischen Arten im Nassgley und Auenboden

Im Nassgley und in den tiefgründigen Auenböden, aber auch (s. 4.2.4) in den Kolluvisolen des Leinawaldes, die alle einen mullreichen Ah-Horizont besitzen, überwiegen in einer vielfältigen Regenwurmfauna die persistenten, sich langsam entwickelnden Arten (K-Strategen). Zumeist sind es endogäische Arten aus den Gattungen *Aporrectodea* und *Octolasion* (Tab. 3 u. 4), hier vor allem *Ap. rosea* und *Ap. caliginosa*, deren Vorkommen sich besonders mit der Bodentiefe bzw. der anfallenden Streu erklären lässt (PHILLIPSON et al. 1976). Im Leinawald besteht vielerorts nur das Kerngerüst dieser von BORNEBUSCH (1930) und SATCHELL (1983) definierten Mullassoziation aus anezischen und endogäischen Arten, da hier von der erstgenannten Gruppe *Ap. longa* fehlt und *L. terrestris* nur stellenweise gefunden wurde, während die endogäische *A. chlorotica* lediglich ausnahmsweise auftritt (Tab 1).

Homogene lehmige bis schlammige feine Textur begünstigt das feuchteliebende Artenpaar *Ap. rosea* und *Ap. handlirschi* (SALOMÉ et al. 2011). Im Leinawald ist klar zu erkennen, dass *Ap. handlirschi* den schluffig-schlammigen Nassgley der reifen Waldstadien bevorzugt (Tab. 1 u. 3). Sie steht damit im Gegensatz zu *A. chlorotica*, die ebenfalls feuchteliebender Mineralbodenbewohner ist (PIŽL 2002), aber das walddtypische Angebot an organischer Bodensubstanz meidet, das beiden Arten im Nassgley auf Löss, hier im *Alnetum* des Leinawaldes, zur Verfügung steht. Deutlich wird auch (Tab. 3), dass dieser permanent vernässte Nassgley nicht im hier ermittelten Spektrum der Habitate von *Ap. limicola* liegt. Diese peregrine Art ist an genetisch unterschiedliche Böden mit längeren Vernässungsphasen gebunden, die nicht allein von der Auendynamik bestimmt sind (s. 4.2.5).

Dass *Ap. rosea* im Leinawald (Tab. 1), besonders in den reifen Auenböden (Tab. 4) unter feuchtem Stieleichen-Hainbuchwald (*Stellario-Carpinetum*), häufiger als *Ap. caliginosa* vorkommt, bestätigt die Befunde, die NEUMANN (1960) im Auenboden der Dreisam und ROŽEN (1982) im feuchten *Tilio-Carpinetum* der Weichsel-Aue ermittelten. Diese Abundanz-Relation beruht auf Unterschieden im Nahrungsangebot. Beide Regenwurmart sind Geophage, wobei *Ap. rosea* fein zerteiltes organisches Material und *Ap. caliginosa* tote Wurzelmasse bevorzugt (LEE 1985, WATERS 1955). Offenbar besteht größere Affinität von *Ap. rosea* zu feuchten Standorten, wo höhere mikrobielle Aktivität für mehr fressbare kleinteilige/ feine organische Substanz sorgt. Im Gegensatz dazu steht das Vorkommen von *Ap. caliginosa* indirekt in negativem Zusammenhang zur Bodenfeuchte, weil sich die Wurzeldichte umgekehrt proportional zur Bodenfeuchte verhält (KÖNEKAMP & ZIMMER 1955). Somit meidet diese Art auch Standorte von *P. tuberculatus* (Tab. 4), wo im lithologisch geschichteten Auenboden hängendes Kapillarwasser als stetige Quelle von Bodenfeuchte existiert und die Wurzeldichte gering ist. Dagegen

tritt sie in größerer Abundanz an den trockeneren Löss-Standorten über tertiärem Basalt oder Muschelkalk auf, wo die feuchteliebende *Ap. rosea* in vergleichsweise geringerer Anzahl vorkommt bzw. völlig fehlt (RÖMBKE 1999, 2006). Vermutlich berühren sich im mineralischen, flussnahen Auenboden die ökologischen Nischen von *Ap. caliginosa* und *P. tuberculatus* wenig oder kaum, bedingt durch die unterschiedliche Ernährung. Denn *Ap. caliginosa* nimmt tote Feinwurzeln (BOUCHÉ & KRETZSCHMAR 1974), mineralisches Material und amorphen Humus auf (PIEARCE 1978), was ihr eher an den Standorten des *P. antipai* als an den gegensätzlichen des *P. tuberculatus* zur Verfügung steht, während *P. tuberculatus* vermutlich vorrangig die Lessivate (BOUCHÉ 1987) seines Lebensraums nutzt.

5.3.4 Die Arten *Proctodrilus antipai* und *Proctodrilus tuberculatus*

In den Lössböden des Leinawaldes ist für die in besonderer Weise (HÖSER 1997) an Bodenentwicklung und Bodenfeuchte gebundenen Arten *P. antipai* und *P. tuberculatus* ökologischer Nischenraum verwirklicht. Hier bietet sich im Nassgley wie im Brauneisen-Auengley für *P. antipai* Nischenraum am offenen Kapillarwassersaum des Go-Horizonts, wo sich die Individuen am oberen Rand der weichen Brauneisenausfällungen sammeln (HÖSER 2008). In den grundwasserfernen bach- oder flussnahen Auenböden und im Grund der Trockentälchen findet *P. tuberculatus* den Nischenraum an Schichtgrenzen der Textur-Wechselagerung (HÖSER 2003, 2018), wo hängendes Kapillarwasser auftritt (MÜCKENHAUSEN 1993) und er die Lessivate (BOUCHÉ 1987) aufnimmt. Diese Art lebt an Orten der Tonverlagerung (HÖSER 1986, 2018). Im Talboden der untersuchten Trockentälchen, in einer wahrscheinlich alten Löss-Ablagerung, fällt ihr Habitat etwas aus dem bisher bekannten Rahmen: Der hier von der Art besiedelte lessivierte, stellenweise schwach haftnasse Bodenhorizont hat offenbar im unbesiedelten, trockenen Zustand Merkmale eines Fragipans Btx, z.B. den fast vollständigen Mangel an organischer Substanz und Wurzeln und die hohe Trockenrohddichte (SZYMAŃSKI & NIKORYCH 2012, BOCKHEIM & HARTEMINK 2013, RAIMONDO et al. 2019). Das Auftreten der Fragipan-Merkmale im anscheinend vom Al oder Bt+Al überprägten Sew-M des Trockentälchen-Profiles ist ähnlich wie das in „E-horizons“ (Ae, Al) und Bt-Horizonten belgischer Lössböden (STOOPS et al. 2020). In unserem Falle zeigt der „*P. tuberculatus*-Fragipan-Horizont“ die auch von SZYMAŃSKI & NIKORYCH (2012) festgestellten Hinweise auf Translokation von Tonmineralien und Eisenoxiden aus den oberen Bodenhorizonten (A, E) in den unteren Teil des Bodenprofils. Den beobachteten Häufungen von *P. tuberculatus* entlang des Trockentälchen-Verlaufs liegt möglicherweise das Verteilungsmuster eines diskontinuierlichen lateralen Bt-Körpers (BLANCO & STOOPS 2007) im Lössmantel des Talbodens zugrunde. Offensichtlich ist dieser von *P. tuberculatus* besiedelte Horizont auch im feuchten Zustand für einige Lumbriciden-Arten unwirtlich (Tab.3) und folglich im extremen Falle, der in 4.2.6 beschrieben ist, die ausschließliche Nische für *P. tuberculatus*. Wahrscheinlich ist das mit Mikroorganismen angereicherte, tonhaltige Lessivat eine ausreichende Ressource für diese Regenwurmart, so im Rahmen ihrer breiten ökologischen Valenz (ZICSI 1959) auch in relativ geringer Konzentration. Damit wäre verständlich, dass ihr die nacheiszeitliche Nordwärts-Expansion ihres Areals bis weit ins Gebiet des Rückgangs der Lessivat-Vorstufe Braunlehm (REUTER 1964, HÖSER 2018) möglich wurde. Diese endogäische Art (BOUCHÉ 1977) gehört aufgrund wesentlicher Merkmale (pigmentlos, epilobes Prostomium, u.a.) und ihrer Ernährungs- und Lebensweise (niedrigere Ressourcenschwellen, Mineralboden-Bewohner, Diapause, u.a.) zu den K-Strategen (SATCHELL 1980). Der geschichtete lessivierte Bodenhorizont der Trockentälchen (Tab. 3) als polygenetisches Ergebnis im

Löss (GEHRT 2000) offenbart sich als günstig für *P. tuberculatus*. Dafür sprechen dort die offensichtlich erhöhte Vermehrungsrate und das um 50 % reduzierte mittlere Individualgewicht der adulten Tiere dieser Art (Tab. 3 u. 4), wenn davon auszugehen ist (DUNGER 1983), dass optimale Lebensbedingungen zu früher Geschlechtsreife der Regenwürmer und folglich zu geringerer Körpergröße führen. Angesichts erhöhter Vermehrungsrate scheint die Art zugleich „auf halbem Wege“ (SATCHELL 1980) zum r-Strategen zu sein. Außerdem bestätigt dieser Fund die Regel, dass die einfachste Synusie die höchste Individuendichte hat (POP 1987).

6 Zusammenfassung

HÖSER, N.: Zur Regenwurmfauna (Oligochaeta: Lumbricidae) des Leinawaldes, eines mitteldeutschen Lösswaldes. - *Hercynia* N. F. 54/1 (2021): 77 – 96.

In einem mitteldeutschen Lösswald (Leinawald, 18,4 km²), den der Elster-1-Kaltzeitgletscher erreicht hatte, wurde die Regenwurmfauna erfasst. Es wurden 20 Arten gefunden, davon 13 peregrine. Sieben nachgewiesene oligoporeute Arten gelten bisher als in Deutschland seltene bis extrem seltene Arten, unter ihnen *Lumbricus baicalensis* MICHAELSEN, 1900. Die größte Präsenz auf den untersuchten Standorten des Laubmischwalds erreichen *Aporrectodea rosea* (SAVIGNY, 1826), *Octolasion lacteum* (ÖRLEY, 1881) und *Dendrobaena octaedra* (SAVIGNY, 1826). Der flächenmäßig vorherrschende ungestörte Pseudogley dieses Waldes ist von einer nahezu ausschließlich epigäischen Assoziation besiedelt, die regelmäßig *Dendrobaena vejdvovskiyi* (ČERNOSVITOV, 1935) enthält. Im Nassgley wurden sieben Taxa, u.a. *Aporrectodea handlirschi* (ROSA, 1897), gefunden und in den Auenböden die Arten *Proctodrilus antipai* (MICHAELSEN, 1895) und *P. tuberculatus* (ČERNOSVITOV, 1935) in beträchtlicher Abundanz angetroffen. In Trockentälchen der Lössdecke des Waldes ist ein feuchter lessivierter Horizont, der teils Merkmale eines Fragipans (Btx), teils eines Sg-Horizonts hat, die ausschließliche ökologische Nische für *P. tuberculatus*. Dort stehen dieser Art die Lessivate als Nahrungsangebot zur Verfügung.

7 Danksagung

Prof. Dr. András Zicsi (†), Institut für Systematische Zoologie an der Eötvös-Loránd-Universität Budapest, bestätigte die Bestimmung seltener Arten. Herr Brian Hillcoat (Berlin) übernahm die Übersetzung ins Englische.

8 Literatur

- ALTERMANN, M. (1970): Ausbildung, Genese und Alter der Sandlößdecken. - In: Richter, H., Haase, G., Lieberoth, I., Ruske, R. (Hrsg.): Periglazial - Löß - Paläolithikum im Jungpleistozän der Deutschen Demokratischen Republik. - Ergänzh. heft 274 zu Petermanns Geograph. Mitteil.: 137 – 144.
- BAADE, H. (2012): Der Leinawald bei Altenburg. Geschichte, Forstwirtschaft, Flora und Waldvegetation. - Beitr. Altenburger Landeskunde 1: 1 – 462.
- BERNHARDT, A., HAASE, G., MANNSFELD, K., RICHTER, H., SCHMIDT, R. (1986): Naturräume der sächsischen

- Bezirke. - Sächs. Heimatblätter 32: 145 – 228.
- BGR Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe (Hrsg., 2016): Bodenatlas Deutschland. Böden in thematischen Karten. - E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- BLANCO, M. DEL C., STOOPS, G. (2007): Genesis of pedons with discontinuous argillic horizons in the Holocene loess mantle of the southern Pampean landscape, Argentina. - J. South Amer. Earth Sci. 23: 30 – 45. <https://doi:10.1016/j.jsames.2006.08.007>
- BOCKHEIM, J. G., HARTEMINK, A.E. (2013): Soils with fragipans in the USA. - Catena 104: 233 – 242. <https://dx.doi.org/10.1016/j.catena.2012.11.014>
- BORNEBUSCH, C. H. (1930): The fauna of forest Soil. - Det Forstlige Forsøgsvaesen 11: 1 – 158.
- BÖSENER, R. (1964): Die Lumbriciden des Tharandter Waldes. - Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 27/9: 193 – 263.
- BOUCHÉ, M. B. (1977): Stratégies lombriciennes. - In: Lohm, U., Persson, T. (eds.): Soil Organisms as Components of Ecosystems. - Biol. Bull. (Stockholm) 25: 122 – 132.
- BOUCHÉ, M. B. (1987): The subterranean behaviour of the earthworm. - In: Bonvicini Pagliai, A.M., Omodeo, P. (eds): On Earthworms. - Selected Symposia and Monographs (Modena) 2: 159 – 169.
- BOUCHÉ, M. B., KRETZSCHMAR, A. (1974): Fonctions des lombriciens. II. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré. - Rev. Écol. Biol. Sol 11: 127 – 139.
- BUSHART, M., SUCK, R. (2008) unter Mitarbeit von Bohn, U., Hofmann, G., Schlüter, H., Schröter, L., Türk, W., Westhus, W.: Potenzielle Natürliche Vegetation Thüringens. - Schr. R. Thür. Landesanst. Umwelt u. Geol. 78: 1 – 139, mit Karte.
- CSUZDI, CS. (1995): The earthworm fauna of Örség Landscape Conservation Area (Oligochaeta, Lumbricidae). - In: Víg, K. (ed.): Natural History of Örség Landscape Conservation Area. I. - Savaria 22/2: 37 – 42.
- CSUZDI, CS., ZICSI, A. (2003): Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta, Lumbricidae). - Pedozoologica Hungarica No. 1: 1 – 271.
- CSUZDI, CS., POP, V. V., POP, A. A. (2011): The earthworm fauna of the Carpathian Basin with new records and description of three new species (Oligochaeta: Lumbricidae). - Zool. Anzeiger 250/1: 2 – 18. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2010.10.001>
- DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. 3. Auflage. - A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- EDWARDS, C. A., BOHLEN, P. J. (1996): Biology and Ecology of Earthworms. Third edition. - Chapman & Hall, London.
- EHRMANN, O. (2015): Regenwürmer in den Böden Baden-Württembergs - Vorkommen, Gefährdung und Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit. - Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg i.Br. 105: 125 – 176.
- EHRMANN, O., SOMMER, M., VOLLMER, T. (2002): Regenwürmer. - In: Sommer, M., Ehrmann, O., Friedel, J.K., Martin, K., Vollmer, T., Turian, G.: Böden als Lebensraum für Organismen - Regenwürmer, Gehäuselandschnecken und Bodenmikroorganismen in Wäldern Baden-Württembergs. - Hohenheimer Bodenk. Hefte 63: 13 – 52.
- FIEDLER, H. J., SCHMIEDEL, H. (1973): Methoden der Bodenanalyse, Band 1: Feldmethoden. - Verlag Theodor Steinkopff, Dresden.
- GEHRT, E. (2000): Nord- und mitteldeutsche Lössböden und Sandlössgebiete. - Handbuch d. Bodenkunde, 3.4.4.4. - 9. Erg. Lieferung: 1 – 53. - Ecomed, Landsberg/ Lech.
- GRAFF, O. (1953): Die Regenwürmer Deutschlands. - Schr.R. Forsch.-Anst. Landwirtschaft. Braunschweig-Völkenrode 7: 1 – 81.
- GRAFF, O. (1954): Die Regenwurmfaua im östlichen Niedersachsen und in Schleswig-Holstein. - Beitr. Naturk. Niedersachsens 7/2: 48 – 56.
- HAASE, G. (1978): Leitlinien der bodengeographischen Gliederung Sachsens. - Beitr. Geogr. 29: 7 – 79.
- HELLWIG, N., EL HOURANI, M., GRAEFE, U., MILBERT, G., BROLL, G. (2019): Naturwaldparzellen als Ort bodenökologischer Forschung. - Natur in NRW 1/2019: 30 – 35.
- HOHNVEHLMANN, K. (1999): Böden. - In: Glässer, W., Wiefel, H.: Erläuterungen zur Geologischen Karte 1: 25000 von Thüringen, Blatt Langenleuba-Niederhain, Nr. 5041, 2. Auflage, Weimar: 151 – 178.
- HÖSER, N. (1986): Die Bindung zweier Unterarten von *Allolobophora antipai* (Lumbricidae) an Lößböden

- unterschiedlicher Genese. - *Pedobiologia* 29/5: 319 – 326.
- HÖSER, N. (1997): Standörtliche Bindung als Kriterium der Artentrennung bei der Regenwurm-Gattung *Proctodrilus* Zicsi, 1985. - In: Dunger, W., Voigtländer, K. (Hrsg.): Bedeutung, Stand und aktuelle Entwicklung der Systematik von Bodentieren. - Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 69/2: 151 – 156.
- HÖSER, N. (2003): Die Verteilung der Regenwürmer in der Aue des Mieresch (Siebenbürgen, Banat, Rumänien). - *Verh. 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 Flussaue (Oligochaeta: Lumbricidae). - *Hercynia* N. F. 41/2: 263 – 272.
- HÖSER, N. (2012): Regenwürmer (Oligochaeta: Lumbricidae) in der Hangcatena. - *Hercynia* N. F. 45/2: 193 – 208.
- HÖSER, N. (2013): Zur Regenwurmfauna (Oligochaeta: Lumbricidae) in Wäldern Mecklenburgs. - *Arch. Freunde Naturgesch. Mecklenburg* LII: 75 – 85.
- HÖSER, N. (2018): Interrelation of *Proctodrilus* species (Oligochaeta: Lumbricidae) with leachage and layering in European soil profiles. - *Zootaxa* 4496/1: 96 – 110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4496.1.7>
- HÖSER, N. (2020): Der Regenwurm *Dendrobaena illyrica* (Cognetti, 1906) an der nördlichen und nordwestlichen Grenze seiner Verbreitung (Oligochaeta: Lumbricidae). - *Opusc. Zool. Budapest* 51/1: 55 – 66. <https://dx.doi.org/10.18348/opzool.2020.1.55>
- HÖSER, N., HARTWICH, G. (2019): Familie Lumbricidae - Regenwürmer. - In: Klausnitzer, B. (Hrsg.): Exkursionsfauna von Deutschland, Band 1, Wirbellose (ohne Insekten), 9. Auflage. - Springer Spektrum, Berlin: 365 – 371.
- IRMLER, U. (1999): Die standörtlichen Bedingungen der Regenwürmer (Lumbricidae) in Schleswig-Holstein. - *Faunist.-ökol. Mitteil.* 7: 509 – 518.
- JAMES, S. (1998): Earthworms and Earth History. - In: Edwards, C. A. (ed.): *Earthworm Ecology*, St. Lucie Press, Boca Raton: 3 – 14.
- JUDAS, M., POSER, K., JOGER, H.G., SCHAEFER, M. (1989): Langfristige Populationsdynamik der Regenwürmer (Lumbricidae) eines Kalkbuchenwaldes. - *Verh. Ges. Ökol.* 17: 245 – 250.
- KOLLMANNSPERGER, F. (1934): Die Oligochaeten des Bellinchengebietes, eine ökologische, ethologische und tiergeographische Untersuchung. - Dissertation, Universität Berlin.
- KÖNEKAMP, A. H., ZIMMER, E. (1955): Ergebnisse der Wurzeluntersuchungen Völknerode 1949 – 1953. - *Z. Pflanzenemähr., Düng. Bodenk.* 68/2: 158 – 169.
- LA FRANCE, M. (2002): Zu den Auswirkungen experimenteller Waldneugründungs- und Waldumbaumaßnahmen auf die saprophage Invertebratenfauna an extrem immissionsgeschädigten Kammlagenstandorten des Osterzgebirges (Sachsen). Bodenzoologisch-ökologische Untersuchungen (Oligochaeta: Enchytraeidae, Lumbricidae; Acari: Oribatida; Insecta: Collembola). - Dissertation, TU Dresden, Tharandt.
- LEE, K.E. (1985): *Earthworms. Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use*. - Academic Press Australia.
- LEHMITZ, R., RÖMBKE, J., GRAEFE, U., BEYLICH, A., KRÜCK, S. (2016): Rote Liste und Gesamtartenliste der Regenwürmer (Lumbricidae et Criodrilidae) Deutschlands. - *Naturschutz Biol. Vielfalt* 70/4: 565 – 590.
- MARINISSEN, J. C. Y., VAN DEN BOSCH, F. (1992): Colonization of new habitats by earthworms. - *Oecologia* 91: 371 – 376.
- 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.
- NEUBERT, E. (2016): Regenwürmer (Lumbricidae). - In: Frank, D., Schnitter, P. (Hrsg.): *Pflanzen und Tiere in Sachsen-Anhalt - Natur + Text*, Rangsdorf: 558 – 561.
- NEUHAUSER, E. F., HARTENSTEIN, R. (1978): Reactivity of macroinvertebrate peroxidases with lignins and lignin model compounds. - *Soil Biol. Biochem.* 10: 341 – 342.
- NEUMANN, G. (1960): Vergleich des Regenwurmbestandes in unberieselten und mit Abwasser berieselten Böden in der Freiburger Bucht. - *Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg i. Br.* 50/2: 137 – 196.
- NORDSTRÖM, S., RUNDGREN, S. (1973): Associations of lumbricids in Southern Sweden. - *Pedobiologia* 13: 301 –

326.

- PIEARCE, T. G. (1978): Gut contents of some lumbricid earthworms. - *Pedobiologia* 18: 153 – 157.
- PIŽL, V. (2002): Žížaly České republiky. Earthworms of the Czech Republic. - *Sborník Přír. klubu Uh. Hradišti, Suppl.* 9: 5 – 154.
- POP, V. V. (1987): Density and biomass of earthworm synusia in forest ecosystems of the Romanian Carpathians. - In: Bonvicini Pagliai, A.M., Omodeo, P. (eds): *On Earthworms. - Selected Symposia and Monographs (Modena)* 2: 183 – 190.
- PETROVIĆ-STOJANOVIĆ, M., TRAKIĆ, T. B., SEKULIĆ, J. M. (2017): Earthworms (Annelida: Oligochaeta) of Kragujevac basin - a review. - *Kragujevac J. Sci.* 39: 177 – 192. <https://doi:10.5937/KgJSci1739177P>
- PHILLIPSON, J., ABEL, R., STEEL, J., WOODDELL, S. R. J. (1976): Earthworms and the factors governing their distribution in an English beechwood. - *Pedobiologia* 16/4: 258 – 285.
- RABELER, W. (1960): Die Artenbestände der Regenwürmer in Laubwald-Biozönosen (Querco-Fagetea) des oberen und mittleren Wesergebietes. - *Mitteil. Florist.-soziol. Arbeitsgem. N. F.* 8: 333 – 341.
- RAIMONDO, E., FALSONE, G., D'AMICO, M., STANCHI, S., CELL, L., BONIFACIO, E. (2019): Characteristics of fragipan B horizons developed on different parent material in North-Western Italy. - *Arch. Agron. Soil Sci.* 65/3: 308 – 321. <https://doi.org/10.1080/03650340.2018.1501474>
- REUTER, G. (1964): Vergleichende Untersuchungen an lessivierten Böden in verschiedenen Klimagebieten. - *Proc. 8th Internat. Congr. Soil Sci., Bucharest* 5: 723 – 732.
- REYNOLDS, J. W. (1973): Earthworm (Annelida, Oligochaeta) ecology and systematics. - In: Dindal, D.L. (ed.): *Proc. First Soil Microcommunities Conf., Syracuse NY*: 95 – 120.
- REYNOLDS, J. W. (1994): The distribution of the earthworms (Oligochaeta) of Indiana: A case for the post-Quaternary introduction theory for megadrile migration in North America. - *Megadrilogica* 5: 13 – 32.
- RÖMBKE, J. (1999): Lumbricidae (Regenwürmer). - In: Flechtner, G., Dorow, W. H. O., Kopelke, J.-P. (Hrsg.): *Niddahänge östlich Rudingshain. Zoologische Untersuchungen I. 1990 – 1992. - Mitteil. Hess. Forstverw.* 32: 57 – 83.
- RÖMBKE, J. (2006): Lumbricidae (Regenwürmer). - In: Flechtner, G., Dorow, W.H.O., Kopelke, J.-P. (Hrsg.): *Hohestein. Zoologische Untersuchungen 1994 – 1996. Teil 1. - Mitteil. Hess. Forstverw.* 41: 29 – 59.
- RÖMBKE, J., BLICK, T., DOROW, W. H. O. (2012): Die Regenwürmer (Lumbricidae) des Naturwaldreservats Kinzigau (Hessen). Untersuchungszeitraum 1999 – 2001. - In: Blick, T., Dorow, W. H. O., Kopelke, J.-P.: *Kinzigau. Zoologische Untersuchungen 1999 – 2001, Teil 1. - Naturwaldreservate in Hessen* 12: 23 – 51.
- RÖMBKE, J., BLICK, T., DOROW, W. H. O. (2017): *Allolobophoridella eiseni* (Lumbricidae), a truly arboreal earthworm in the temperate region of Central Europe. - *Soil Organisms* 89/2: 75 – 84.
- ROŽEN, 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: 199 – 208.
- SALOMÉ, C., GUENAT, C., BULLINGER-WEBER, G., GOBAT, J.-M., LE BAYON, R.-C. (2011): Earthworm communities in alluvial forests: Influence of altitude, vegetation stages and soil parameters. - *Pedobiologia* 54: S 89 – S 98.
- SATCHELL, J.E. (1980): r worms and K worms: A basis for classifying lumbricid earthworm strategies. - In: Dindal, D. L. (ed.): *Soil Biology as Related to Land Use Practices. - Proc. VII Internat. Colloq. Soil Zool., Syracuse, EPA Washington D.C.*: 848 – 863.
- SATCHELL, J. E. (1983): Earthworm ecology in forest soils. - In: Satchell, J. E. (ed.): *Earthworm Ecology. From Darwin to vermiculture. - Chapman and Hall, London, New York*: 161 – 170.
- SCHAEFFER, F., SCHACHTSCHABEL, P. (2010): *Lehrbuch der Bodenkunde. 16. Auflage. - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.*
- SCHLICHTING, E., BLUME, H.-P., STAHR, K. (1995): *Bodenkundliches Praktikum, 2. Auflage. - Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, Wien.*
- SCHMIDT, P.A., HEMPEL, W., DENNER, M., DÖHRING, N., GNÜCHTEL, A., WALTER, B., WENDEL, D. (2002): Potentielle natürliche Vegetation Sachsens mit Karte 1: 200.000. - *Sächs. Landesamt Umwelt u. Geologie (Hrsg.): Materialien zu Naturschutz und Landschaftspflege, Dresden.*
- SCHWERT, D. P., DANCE, K. W. (1979): Earthworm cocoons as a drift component in a southern Ontario stream. - *Can.*

- Field-Nat. 93/2: 180 – 183.
- SHERLOCK, E. (2012): Key to the earthworms of the UK and Ireland. - FSC and Natural History Museum, London.
- SIMS, R. W. (1980): A classification and the distribution of earthworms, suborder Lumbricina (Haplotaxida: Oligochaeta). - Bull. Brit. Mus. (Natural History), Zool. 39: 103 – 124.
- STOOPS, G., LANGOHR, R., VAN RANST, E. (2020): Micromorphology of soils and palaeosoils in Belgium. An inventory and meta-analysis. - Catena 194: Article 104718. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104718>
- SZEDERJESI, T. (2011): The earthworm fauna of the Karancs-Medves Landscape Protection Area (Oligochaeta, Lumbricidae). - Opusc. Zool. Budapest 42/1: 67 – 73.
- SZYMAŃSKI, W., NIKORYCH, V. A. (2012): Similarity of micromorphological properties of the fragipan horizon in Albeluvisols of the Carpathian Foothills in Poland and the Precarpathian in the Ukraine. - In: Poch, R. M., Casamitjana, M., Francis, M. L. (eds): Proc. 14th Internat. Working Meeting on Soil Micromorphology, Lleida: 18 – 20.
- TERHIVUO, J., SAURA, A. (2006): Dispersal and clonal diversity of North-European parthenogenetic earthworms. - Biol. Invasions 8/6: 1205 – 1218.
- VOLZ, P. (1962): Beiträge zu einer pedozoologischen Standortslehre. - Pedobiologia 1: 242 – 290.
- WATERS, R. A. S. (1955): Numbers and weights of earthworms under highly productive pasture. - New Zealand J. Sci. Tech. 36 A: 516 – 525.
- WILCKE, D. E. (1955): Bemerkungen über *Allolobophora ribaucourti* BRETSCHER 1900 und die geographische Einteilung der Lumbricidenfauna nach MICHAELSEN. - Zool. Anzeiger 154: 312 – 318.
- ZICSI, A. (1959): Beitrag zur geographischen Verbreitung und Ökologie von *Allolobophora antipai* (Michaelsen) 1891 (Oligochaeta). - Ann. Univ. Sci. Budapest. Rolando Eötvös, Sect. Biol. 2: 283 – 292.
- ZICSI, A. (1968): Ein zusammenfassendes Verbreitungsbild der Regenwürmer auf Grund der Boden- und Vegetationsverhältnisse Ungarns. - Opusc. Zool. Budapest 8/1: 99 – 164.

Manuskript angenommen: 10. April 2021

Anschrift des Autors:

Dr. rer.nat. Norbert Höser

Am Park 1, 04603 Windischleuba

E-Mail: norbert.hoeser@arcor.de