

Die Gattung *Proctodrilus* und andere Regenwurmartarten der Auenböden und Hangsedimente: Bemerkungen über ihre Verteilung im Flußgebiet von Kokel und Mieresch (Siebenbürgen, Banat)

Mit 2 Abbildungen und 1 Tabelle

NORBERT HÖSER

Abstract: The distribution of *Proctodrilus tuberculatus*, *P. opisthoductus*, *P. antipai*, and other earthworm species within the floodplains and slopes of the river basins from Țirnava Mare, Țirnava Mică, and Mureș (Transylvania, Banat) was investigated. The results show that the alluvial soils of the younger floodplain terraces, the solifluction layers of slopes, and the colluvium are ecologically analogous habitats.

Zusammenfassung: Die Verteilung der drei Arten der Gattung *Proctodrilus* und anderer Regenwurmartarten der Auen und Hänge der Flüsse Kokel und Mieresch wurde untersucht. Aus den Ergebnissen wird geschlossen, daß die alluvialen Böden der tieferen Auenterrassen, die Solifluktsdecken der Hänge und das Kolluvium ökologisch analoge Habitate für Regenwürmer sind.

Einleitung

Zuerst in Mitteleuropa wurde beobachtet, daß die Regenwurmartarten der Gattung *Proctodrilus* an spezifische Standorte der Auen und Löß-Hänge gebunden sind und dabei klare bodengenetisch definierte Grenzen ihrer Verbreitung zeigen (HÖSER 1986, 1993, 1997). Das führte zu den Schlußfolgerungen, daß sich Auenböden und Hangsedimente teilweise in der Wirkung ihrer ökologischen Faktoren auf Regenwürmer gleichen, also zueinander analoge Habitate darstellen (HÖSER 1990b), und daß die dort stattfindenden Bodenschichtungsvorgänge das Habitat bestimmen. Diese Schlußfolgerungen konnten durch Beobachtungen an weiteren Arten bestätigt werden. Sie machen auf den Zusammenhang zwischen Bodengenese und Verteilung der Regenwürmer aufmerksam und begründen damit einen neuen theoretischen Ansatz über die Ansprüche der Regenwurmartarten an das Habitat. Sie bringen somit mehr als die bisher zahlreich publizierten Korrelationsanalysen, in denen erfolglos nach hochsignifikanten Beziehungen zwischen der Abundanz der Regenwurmartarten und den üblicherweise erfaßten physikalisch-chemischen Meßgrößen des Bodens gesucht wurde (z. B. MASCATO et al. 1987).

Im folgenden sollen zur weiteren Diskussion der Merkmale des Regenwurm-Habitats Ergebnisse aus den rumänischen Flußgebieten von Kokel und Mieresch vorgestellt werden. Die Auen beider Flüsse sind für Studien an der Regenwurmfaua günstig; ihr Edaphon ist natürlicher, weil sie z. B. weniger eingedeicht, verbaut und der natürlichen Flußdynamik beraubt sind als die mitteleuropäischen Flüsse.

Untersuchungsgebiet und Methodik

In den Jahren 1993–1997 wurde in mehreren Expeditionen die Regenwurmfaua der Auen und Hänge im Einzugsgebiet der Flüsse Kokel und Mieresch in Siebenbürgen und im Banat (Rumänien) untersucht. Das Gebiet liegt im östlichen, von den Ost- und Südkarpaten umgrenzten Ausläufer des Braunerde-Parabraunerde-Verbreitungsgebietes (GANSSEN & HÄDRICH 1965). Es überwiegen Böden auf Mergel, d. h. auf Substrat von lößähnlicher Konsistenz und Tonmineralzusammensetzung, das auf den Hängen der Siebenbürgischen Heide

die Mergelsteppen begründet (WENDELBERGER 1994) und in den Auen das wesentliche Ausgangsmaterial der Auenböden darstellt. Das Untersuchungsgebiet gehörte zur periglazialen Löß-Waldsteppe (BÜDEL 1981), wo Löß, Mergel und Ton Ausgangssubstrate der Bodenbildung waren. Der mittlere Abschnitt des Mieresch berührt die Siebenbürgischen Westgebirge (Munții Apuseni), die eines der aktivsten Zentren der Artbildung der Regenwurm-Gattung *Octodrilus* zu sein scheinen (POP 1994).

Die Verteilung der Regenwürmer in den Auen und auf den Hängen wurde jeweils auf mehreren Probeflächen entlang eines Transekts ermittelt. Auf jeder Probefläche von $0,5 \times 0,5$ m wurden bis in ca. 0,5 m Tiefe alle Regenwürmer ausgegraben und von Hand ausgelesen. Ausgewertet wurden die Funde adulter Tiere. Die Systematik folgt Zicsi (1991). Das Belegmaterial befindet sich in den Sammlungen des Naturkundlichen Museums Mauritianum Altenburg.

Bei der Bestimmung der untersuchten Böden und Standorte wurde der morphologische Aspekt berücksichtigt, die Morphologie der Auen anhand der Oberflächengliederung erfaßt und die Terminologie der Auenmorphologie benutzt (s. SCHIRMER 1983, FELDMANN 1994, SCHELLMANN et al. 1994). Die Schotterkörper wurden nicht sondiert.

Die Aue ist Teil eines Flußtals, das aus Talgrundterrassen besteht, zu denen die am Talrand liegenden spätglazialen Niederterrassen und die sich flußwärts anschließenden holozänen Terrassen gehören. Die Aue gliedert sich vom Auenrand zum Fluß in die von der Hochflut erreichbaren (im Auenniveau liegenden) Auenterrassen, die durch Nahrinnen (primäre Auenrinnen), die schlecht verfüllten Mäanderaußenbögen, voneinander getrennt sind. Die ältesten Auenterrassen liegen am Auenrand, die jüngsten am Fluß. Auenterrasse kann neben den holozänen auch die jüngste Niederterrasse sein. Dann gehört diese wie die alt- und mittelholozänen zu den höheren Auenterrassen, die nur selten von der Hochflut erreicht werden. Weitflächig mit Hochflut-sedimenten bedeckt sind die jungholozänen tieferen Auenterrassen, die regelmäßig überflutet werden. Die Hochflut überformt die Terrassen und legt auf der Auenoberfläche sekundäre Auenrinnen an.

Zur Verteilung der Arten

In Tab. 1 und Abb. 1 und 2 wird die beobachtete Verteilung der drei Arten der Gattung *Proctodrilus* aufgeführt. Es zeigt sich, daß *P. tuberculatus* sowohl im flußnahen Streifen des Auenbodens als auch auf dem Hang vorkommt. Im Gegensatz dazu konnte *P. antipai* nur in Böden der flußfernen Auenrandsenken gefunden werden. Die Art *P. opisthoductus* ist einerseits im Talboden der Aue und andererseits im Kolluvium des Hangfußes anzutreffen. Sie fehlt auf dem Hang.

Die von *P. antipai* bewohnten Flächen und die, in denen *P. tuberculatus* oder *P. opisthoductus* lebt, schließen einander völlig aus, während die von *P. tuberculatus* und *P. opisthoductus* sich gelegentlich überlappen.

Es wurde auch beobachtet, daß *P. tuberculatus* und *P. opisthoductus* in großen Teilen der Aue gemeinsam vorkommen, aber an einem Mäanderhals allein *P. tuberculatus* auftritt (Große Kokel bei Halvelagen/Hoghilag). Die Mitte des jeweils besiedelten Bereichs im Transekt der Aue liegt für *P. tuberculatus* stets näher am Fluß als für *P. opisthoductus*, der hier die farblich stärker gezeichneten Böden mit mehr organischer Substanz und Bioturbation bevorzugt (Tab. 1). Dabei leben beide Arten auf mehreren flußnahen tieferen Auenterrassen, wo der Boden zumeist relativ feinsandig ist. Besonders *P. tuberculatus* ist dort an bestimmte Bereiche gebunden, wo Feinschichtung wechselnder Textur beobachtet wird und Auenpararendzina vorherrscht.

Demgegenüber wurde *P. antipai* in weiten Auen an den externen Rändern von ein bis zwei Terrassen des Auenrandes gefunden, der sich durch relativ hohen Tongehalt des Bodens, stets hoch stehendes, zeitweise über Flur tretendes Grundwasser und kräftig dunkelbraun bis schwarz gefärbten Mullgley, Auengley oder anmoorigen Boden auszeichnet. Dort überlebt diese Regenwurmart in großer Individuendichte die Perioden des wenig tieferen Grundwasserstandes, in denen der stark verkittete Oberboden sich schollenartig verhärtet und die Bewegung der Individuen behindert. Der von ihr besiedelte Rand der Mieresch-Aue bei Bata kann von der Hochflut erreicht werden, da hier der Talgrund von durchschnittlich höhengleichen Reihenterrassen gebildet wird. In dieser ca. 3 km breiten Aue, die im Transekt alle drei *Proctodrilus*-Arten beherbergt, nehmen die höheren Auenterrassen etwa drei Viertel der Talbreite ein. Ungefähr die Hälfte (oder mehr?) der Talbreite gehört hier anscheinend zu den randlichen Terrassen, die stellenweise auf kaum 30 Metern von *P. antipai* bewohnt sind. Am Oberlauf der siebenbürgischen Flüsse wurde die Art bisher nicht gefunden.

Talgrundterrassen

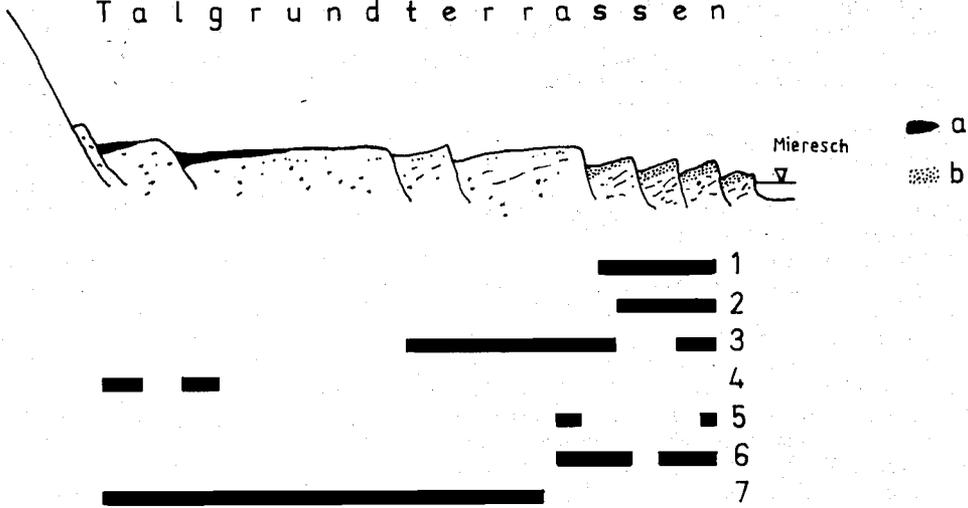


Abb. 1. Verteilung der stellenweise vorkommenden Regenwurmart des Mineralbodens in der Aue am Unterlauf des Mieresch. Schematisch vereinfacht

1 – *Dendrobaena auriculata*, 2 – *Proctodrilus tuberculatus*, 3 – *P. opisthoductus*, 4 – *P. antipai*, 5 – *Allolobophora georgii*, 6 – *A. caliginosa*, 7 – *A. leoni*.

Böden: a – Mullgley, Auengley, anmoorig, mit hohem Gehalt an Feinton; b – Auensedimente mit relativ hohem Gehalt an Feinsand

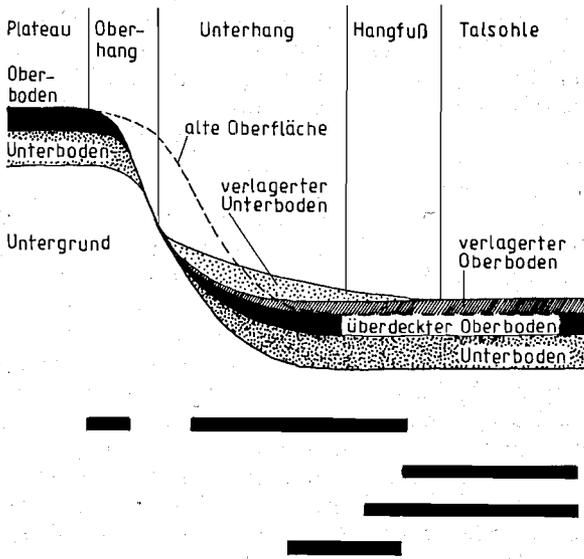


Abb. 2. Verteilung der in Abb. 1 erfaßten Regenwurmart an Hängen im Flußgebiet von Kokel und Mieresch. Schema der Hängcatena in Anlehnung an LIEBEROTH (1982)

2 – *Proctodrilus tuberculatus*, 3 – *P. opisthoductus*, 5 – *Allolobophora georgii*, 6 – *A. caliginosa*

Tabelle 1.

Zum Vorkommen der *Proctodrilus*-Arten im Flußgebiet von Kokel und Mieresch. Ausgewählte Transsekte.
Arten: an. – *P. antipai*, op. – *P. opisthoductus*, tub. – *P. tuberculatus*

Flußgebiet	Ort	Standort	Probe- flächen	Hang	Hang- fuß	Auen- rand	Aue	Fluß- nähe
Kleine Kokel	Suplac	Eichen-Hainbuchenwald, Wiese	7			op.		
Große Kokel, Seitental	Betești	Hainbuchenwald, Wiese	14	tub.	op.			
Große Kokel	Hoghilag	Wiese, Auenwald	6			op.	op./ tub.	tub./ op.
Große Kokel	Dumbrăveni	Wiese	7			op.	op.	op.
Mieresch, Seitental	Săcămas	Hainbuchenwald	10		op.			
Mieresch	Pojoga	Wiese, Auenwald	18				op.	tub.
Mieresch	Bata	Wiese, Auenwald	22		op.	an.	op.	tub.
Mieresch	Odvos	Wiese	11				op.	
Mieresch	Șoimoș	Auenwald	14				op.	tub.

Im Bodenmosaik des Hanggefüges (Catena-Gefüge), das infolge Erosion durch Hangwasser erzeugt wurde (Abb. 2), tritt *P. tuberculatus* dort auf, wo im Übergangsbereich zwischen dem Oberhang und dem hangnahen Rand der Hochebene geköpft Bodenprofile in schwacher pedogener Überprägung vorkommen oder am Unterhang und Hangfuß der seit langem verlagerte Unterboden an der Oberfläche ansteht. Dabei bevorzugt die Art in beiden Reliefpositionen die flachen, um weniger als 5 Grad geneigten und fast ebenen Hangabschnitte, so beobachtet an einem Hang unter Wald in einem Seitental der Großen Kokel bei Betești. Demgegenüber beschränkt sich *P. opisthoductus* im Hanggefüge auf jenen Teilbereich des Kolluviums, in dem verlagertes Oberboden an der Oberfläche sichtbar ist. Die von dieser Art bewohnten Ablagerungen sind stets mehrere Dezimeter mächtig, auffallend dunkler gefärbt als die von *P. tuberculatus* besiedelten, erscheinen gut durchmischt und befinden sich in der Nachbarschaft relativ steiler Hänge, so z. B. in Seitentälern des Mieresch bei Săcămas und Bata und an der Kleinen Kokel bei Suplac. In einem Seitental der Großen Kokel bei Betești hat ein solcher dunkler Boden am Hangfuß die für Reliktböden charakteristische Lage in einer Geländemulde und eine nur spärliche Individuendichte von *P. opisthoductus*.

Die von *P. tuberculatus* und die von *P. opisthoductus* besiedelte Fläche überlappen einander am Hang nach bisheriger Kenntnis nur selten und im Gegensatz zu ihrem Verhältnis in der Aue nur auf einem sehr schmalen Streifen von kaum einem Meter Breite.

Die Art *Allolobophora georgii* bevorzugt jene Bereiche in der Aue, am Hangfuß und auf dem Hang, in denen relativ feinsandiges, durch Wasser transportiertes Bodenmaterial vorliegt und regelmäßig von Grundwasser, Hochflut oder Hangzugwasser versorgt wird. In der Aue betrifft dieses die flußbegleitenden Auenstreifen und die Streifen an den jüngeren Nahtrinnen. Solche Standorte meidet *A. georgii* jedoch, wenn dort die Böden infolge extremer Grundwasserschwan- kungen (Uferwall am Mieresch bei Șoimoș) oder großen Sandgehalts (Uferwall am Mieresch bei Wetsch/Brîncovenesti) zeitweise austrocknen. In großer Individuendichte tritt sie in tonhaltigen Gleyböden auf, so z. B. im Mullgley bei einem periodisch zentimeterhoch überstauten, vom fluviatilen Sediment verfüllten Mäander am Auenrand der Kleinen Kokel bei Suplac (vgl. HÖSER 1999). Sie fehlt in Auen, wo zwar relativ hoher Gehalt an Feinboden vorkommt, jedoch das Grundwasser so tief steht, daß ein Oxidationshorizont (Go) im Bodenprofil zumeist fehlt (Transsekt der Aue des Mieresch bei Odvos; Boden kartiert von JAKAB 1995).

Nur in der Nähe des Flusses, wo auf dem Auenboden regelmäßig ein Schleier von feinsandigem Material abgelagert wird, tritt *Dendrobaena auriculata* auf. Am Unterlauf des Mieresch (bei Pojoga, Bata und Șoimoș) besiedelt diese Art den flußbegleitenden Streifen der Aue gemeinsam mit *Proctodrilus tuberculatus* und *Allolobophora georgii*. Diese drei Arten wurden überwiegend

an solchen Stellen beobachtet, die zum internen Rand einer Auenterrasse gehören. Dabei beschränkt sich *D. auriculata* auf die regelmäßig von der Hochflut erreichten Auenterrassen, während *A. georgii* jene unter den drei Arten ist, die außerdem am weitesten vom Fluß entfernt auf den weniger oft von der Hochflut überspülten Auenterrassen lebt. Auffälligerweise treten im gemeinsamen Lebensraum von *P. tuberculatus* und *D. auriculata* am ausgeprägtesten Bodenfeinschichtungen wechselnder Textur auf.

Die Art *Allolobophora caliginosa* kommt überwiegend dort vor, wo der Fluß Spuren seiner intensiven Tätigkeit in der Morphologie der Aue hinterlassen hat, d. h. in der Nähe der Flußufer, in den Uferwällen und im Bereich fossiler Flußläufe (Auenrinnen). Derartige Vorkommen beschränken sich in Siebenbürgen und im Banat auf relativ kleine Flächen, was im Gegensatz zu Beobachtungen in mitteldeutschen Auen steht. Außerdem ist *A. caliginosa* dort zu finden, wo wahrscheinlich durch zumindest zeitweisen Ackerbau oder andere anthropogene Bodenbewegungen die Auenboden-Profile gestört wurden. Es fällt auf, daß diese Regenwurmart in bestockten Hängen und Kolluvien der untersuchten Flußgebiete im allgemeinen fehlt, aber in einzelnen Fällen dann auftritt, wenn bei starker Hangneigung jüngere Bodenerosion stattgefunden hat.

Allolobophora leoni besiedelt besonders die Feinboden-Bereiche der Aue, so daß sie im Gegensatz zu *A. caliginosa* in großen Abschnitten des Auen-Transssekts vorkommt, in einigen Fällen jedoch in der Nähe des Flusses fehlt.

In staunassen Auenböden kommt *Octodrilus exacystis* vor, so in den Senken des Auenrandes und an den Auenrinnen. Diese Art teilt sich dort zuweilen den Standort mit *Proctodrilus antipai* und *Eiseniella tetraedra*. Die letztgenannte Art und *Allolobophora chlorotica* bewohnen auch die frischen, ständig feuchten Sedimente an der Mittelwasserlinie der Flußufer.

Allolobophora rosea kommt in den Auen und auf den Hängen fast überall vor. Sie ist die häufigste Art. Lückenhaft tritt sie nur in Feinböden auf, die zeitweise Trockenrisse bilden.

Octolasion lacteum besiedelt Auen, Hänge und Hangfüße, die gut bestockt sind und deutliche Oberboden-Horizonte in ihren Bodenprofilen besitzen. In bestockungslosen Auen fehlt die Art oft in großen Teilen des Transssekts.

Dendrobaena octaedra lebt vorwiegend im Bereich von Gehölzen, also dort in der Aue und auf Hängen, wo Streu und Oberboden-Horizonte einigermaßen von der Bestockung festgehalten werden. Als Bewohner der feuchten Streu wird *Dendrodrilus rubidus* gefunden, so zumeist nur in einem schmalen Abschnitt des Transssekts der Gehölz tragenden flußnahen Aue oder des vom Hangzugwasser geprägten, meist bestockten Hangfußes. Sowohl im Lebensraum der eben genannten beiden Arten als auch in gehölzfreien Bereichen mit reichlich krautiger Vegetation tritt *Lumbricus rubellus* auf. Wo Auengrünland arm an Streu ist, fehlt diese Art über weite Strecken (Transsekt der Aue des Mieresch bei Odvos). Sie meidet in den Auen auffallenderweise auch die etwas sandigeren Böden, die zeitweise von der Hochflut erreicht werden, so z. B. weite Strecken des Transssekts am Mieresch bei Şoimoş.

Weitere Arten, zumeist endemische, sind bei den bisherigen Untersuchungen in der Aue und an den Hängen des Auenrandes von Kokel und Mieresch nur relativ selten und in geringer Anzahl gefunden worden (vgl. HÖSER 1999), so daß ein regelhaftes Bild ihrer Verteilung vorerst nicht vorgestellt werden kann.

In Auenquerschnitten mit annähernd gleichmäßigem Bestockungsgrad ist die Artenvielfalt der Regenwürmer im Bereich der regelmäßig überfluteten flußnahen Auenterrassen am größten (vgl. Abb. 1).

Diskussion

Die Verteilung der drei Arten der Gattung *Proctodrilus* im Talprofil läßt erwarten, daß Aue und Hang als die beiden unterschiedlichen Reliefbereiche neben unterschiedlichen auch analoge Habitate für Regenwürmer bieten. Dafür sprechen die beobachteten Beziehungen zwischen der Verteilung der drei Arten und den ökologischen Faktoren Bodenfeuchte, Textur, Bodenschichtung, Ansammlung organischer Substanz und Durchmischung (Turbation) des Bodens.

Die *Proctodrilus*-Arten haben ein enteronephrisches System der Exkretion und Osmoregulation (BAHL 1947, ZICSI 1985), das ihnen wahrscheinlich die Fähigkeit gibt, unter extremen Schwankungen der Bodenfeuchte zu leben (HÖSER 1997). Während im Habitat von *P. antipai* das Grundwasser stets relativ hoch steht und an vielen Standorten des Auenrandes vermutlich teilweise aus dem benachbarten Hang übertritt, kommt *P. tuberculatus* im flußnahen Habitat vor, wo zu erwarten ist, daß regelmäßig die Hochflut kommt und damit der vom Fluß beeinflusste Grundwasserstand um mehrere Meter schwankt, so z. B. auch am Mäanderhals. Auffällig in diesem Zusammenhang ist, daß *P. tuberculatus* an den untersuchten Flüssen jenen Auenbereich bewohnt, der sich durch Anlandung von relativ viel mineralischer Substanz und durch Feinschichtung wechselnder Textur des Substrats auszeichnet. Die Ursache der Bindung der Regenwurmart an dieses Habitat ist möglicherweise, daß sich dort bei gefallenem Grundwasserstand zumindest noch das hängende Kapillarwasser des wechsellagernden Substrats des Bodens als Quelle der Feuchteversorgung bietet (HÖSER 1999). Es ist anzunehmen, daß die am Hang beobachteten Inhomogenitäten des Bodens, die durch Solifluktion und/oder Verschwemmung erzeugt wurden oder als Resultat einer Erosion des Bodenprofils bis auf den in sich differenzierten B-Horizont in die Nähe der Oberfläche gelangten (SEMMELE 1993, 1994), für *P. tuberculatus* ähnliche Bedeutung im Lebensraum haben wie der in den Hochflutsedimenten sichtbare vertikale Texturwechsel. Das könnte die Erklärung dafür sein, daß *P. tuberculatus* an bestimmte Bereiche der Aue und des Hangs gleichermaßen gebunden ist. Damit wird bestätigt und präzisiert, was aus der Bindung von *P. tuberculatus* und *D. auriculata* an die Löß-Vega und die Löß-Hänge in Mitteldeutschland geschlußfolgert wurde (HÖSER 1986, 1993, 1994), nämlich, daß die dort charakteristischen Bodenschichtungsvorgänge, nicht die Bodentypen oder Nutzungsarten, für das Vorkommen der Regenwurmarten von erstrangiger Bedeutung sind. Der Mangel an organischer Substanz in diesen Lebensräumen kann durch das mutualistische System der Ernährung überbrückt werden, das BAROIS & LAVELLE (1986) folgend u. a. auch für *P. tuberculatus* postuliert wurde (HÖSER 1997).

In prinzipiell ähnlicher Abhängigkeit von Bodenschichtungsvorgängen, aber in einem anderen Bereich der ökologischen Gradienten, steht *P. opisthoductus*. Für diese Art haben an organischer Substanz reichere, relativ mächtige Aufschüttungen durch die Hochflut in der Aue, z. B. am Mieresch bei Şoimoş (vgl. HÖSER 1999), wahrscheinlich dieselbe ökologische Valenz wie die mächtigen, relativ dunklen Ablagerungen am Fuße der Hänge. Die in beiderlei Sedimenten beobachteten Merkmale von Durchmischung (Turbation) und Ansammlung organischer Substanz deuten auf bodenbildende Prozesse hin, wie sie für typische Schwarzerde bekannt sind: Produktion von Biomasse unter jahreszeitlich ökologisch guten Bedingungen, Durchmischung durch Bodentiere (Bioturbation) und anschließend gehemmter Abbau durch länger hochstehendes Grundwasser, was für entsprechende Bereiche der Aue zutrifft (vgl. FELDMANN & SCHELLMANN 1994), am Hangfuß ebenfalls zu erwarten ist und offenbar den Lebensraum von *P. opisthoductus* kennzeichnet. Humusanreicherung und Bioturbation vollzogen sich hier wahrscheinlich synsedimentär, also begünstigt. In der Aue prägen sich solche Böden am auffälligsten dort aus, wo nur gelegentlich die Hochflut hingelangt oder nur Sediment mit hohem Gehalt an organischer Substanz angelandet wird, also in einiger Entfernung vom Fluß. So ist verständlich, daß *P. opisthoductus* im allgemeinen weiter vom Fluß entfernt vorkommt als *P. tuberculatus* (vgl. Tab. 1).

Das Überlappen der Lebensräume von *P. tuberculatus* und *P. opisthoductus* ist offensichtlich dort am stärksten, wo die ökologischen Gradienten das geringste Gefälle haben. Folglich werden die größeren Überlappungen nicht am Hang, sondern in der Aue beobachtet.

Die Lebensräume der drei *Proctodrilus*-Arten unterscheiden sich in den geomorphologisch-hydrogeologischen oder auendynamischen Bedingungen, in der Art des standortsbedingten Bodenprofils und in der Störungsrate am Bodenstandort. Die von *P. antipai* besiedelten Böden am Auenrand, die am stärksten gezeichnet sind, hatten die längste Zeit für ihre Entwicklung, die von *P. tuberculatus* bewohnten flußnahen die kürzeste, sind aber keinesfalls Rohböden. Denn auch in den Auen von Kokel und Mieresch ist damit zu rechnen, daß wie in Mitteldeutschland (SCHIRMER 1983) der für die Bodenbildung im Transsekt vom Auenrand zum Fluß immer kürzer werdende Zeitraum durch Zunahme der Geschwindigkeit der Bodenbildung im Hochflutlehm nahezu egalisiert wird, weil dieser infolge Hangrodung seit der Eisen-Römerzeit vorverwittert ist. Andererseits ist anzunehmen, daß auf den regelmäßig mit dünnem Sedimentschleier durch Hochflut ver-

sorgten, von *P. tuberculatus* besiedelten tieferen Auenterrassen Bodenzustände herrschen, die sich aufgrund der Kontinuität dieser Hochflutereignisse im jeweils standortsbedingten reifen Stadium befinden. So sind möglicherweise die zeitlichen Dimensionen für die Entwicklung der Habitat-Merkmale weniger von Bedeutung. Wichtiger für die Differenzierung der Habitate sind offenbar jene Mechanismen und Faktoren der Bodengenese, die z. B. ein perkolativ geprägtes Bodenprofil von kolluvialen oder alluvialen Bodenbildungen unterscheiden. Die diesbezüglichen Ansprüche an das Habitat (s. o.: Verteilung der Arten) sind bei *P. antipai*, *P. tuberculatus* wie auch anderen Arten (HÖSER 1993, 1994) derartig klar unterschiedlich, daß diese Arten als Indikatoren bei der biologischen Diagnostik des Bodenstandorts genutzt werden können (DUNGER & FIEDLER 1997). Am Auenrand, wo *P. antipai* auftritt, wurde die Bodenbildung am wenigsten durch Ablagerungen der Hochflut, sondern überwiegend durch hohen Grundwasserstand und Perkolation bestimmt, während die von *P. tuberculatus* besiedelten Böden auf den tieferen Auenterrassen zu den am stärksten von der Auedynamik, d. h. von der Hochflut und den Grundwasserschwankungen geprägten, synsedimentär entwickelten gehören (HÖSER 1986, 1990a, 1993). Auch an den untersuchten, meist bestockten Hängen besteht eine jahreszeitliche Dynamik der Wasserversorgung, analog dem Regime von Grundwasser und Hochflut bei den tieferen Auenterrassen. Eine Bodenumlagerung, die der Auenlehm-Auflandung gleichkommt, ist an diesen relativ flach geneigten Hängen selten zu erwarten, zumal angesichts des Überdauerns von Reliktböden im Relief des periglazialen Gebiets (FRANZ 1955), so daß die Böden auf dem Oberhang-Plateau (Platte) und am Hangfuß im allgemeinen seit langem im standortsbedingten reifen Stadium stehen, möglicherweise länger als für einzelne tiefere Auenterrassen solches wahrscheinlich ist. Analogie zwischen den von *Proctodrilus* besiedelten Böden am Hang und in der Aue besteht also trotz unterschiedlichen Alters der Bodenprofile, die im Rahmen ihres Standorts reife Profile sind. So bieten die Böden am Hang den Regenwürmern Habitate mit solchen Merkmalen, die denen der Auenböden analog sind. Derartige Merkmale sind z. B. die Schwankungen des Wasserdargebots im Boden, denen das System der Exkretion und Osmoregulation der *Proctodrilus*-Arten angepaßt ist, und die Wirkungen dieses Wasserregimes auf die Eigenschaften des Bodenprofils. Die Beobachtung, daß *P. opisthoductus* in wahrscheinlichen Reliktböden (z. B. bei Beteşti) vorkommt, legt die Vermutung nahe, daß es sich um eine Reliktart aus dem Periglazialgebiet handelt.

Anhand der Oberflächengliederung der Aue des Mieresch ist anzunehmen, daß *P. antipai* ein Habitat auf Niederterrasse und/oder altholozäner Terrasse besiedelt. Denn diese Regenwurmart kommt nach bisherigen Beobachtungen nur an solchen Auenrändern vor, wo Reihenterrassen ausgebildet sind und damit auch die jüngste Niederterrasse als randständige in die Kette durchschnittlich höhengleicher Talgrundterrassen inbegriffen sein kann (vgl. z. B. SCHELLMANN et al. 1994). Dafür sprechen auch die Breite des Talgrundes und die pedostratigraphischen Verhältnisse am Fundort der Art, nämlich die Talweitung, die im allgemeinen breite Flächen der Niederterrassen bewahrt (SCHELLMANN & SCHIRMER 1994), und die schwarzbraunen humusreichen anmoorigen Böden, die regelmäßig auf der jüngsten Niederterrasse und der benachbarten altholozänen Terrasse beobachtet werden (SCHIRMER 1991, SCHELLMANN 1990, SCHELLMANN et al. 1994). Möglicherweise sind die Bezeichnungen Mullgley (KUBIENA 1953), Auengley (MÜCKENHAUSEN 1993), Auen-Pseudotschernosem (SCHIRMER 1991) und Auenfeuchtschwarzerde (FELDMANN & SCHELLMANN 1994) treffende Beschreibungen für verschiedene Zustände des Habitats von *P. antipai*. Am Oberlauf der siebenbürgischen Flüsse, wo Treppenterrassen vorherrschen, wurde die Art nicht nachgewiesen.

D. auriculata zeigt wie in Mitteldeutschland (HÖSER 1990b, 1994) in der Aue jenen Bereich an, der am häufigsten von der Hochflut erreicht wird.

A. caliginosa ist bisher in allen Landesteilen Rumäniens nachgewiesen worden (POP 1948). Ihre lückenhafte, relativ kleinflächige Verbreitung in den Auen und an den Hängen der siebenbürgischen und Banater Flüsse hat zwei Aspekte: Einerseits ist die Art hier viel seltener als in Mitteldeutschland, andererseits tritt sie hier auch seltener in bestockten, teilweise gestörten Bodenprofilen als in Mitteldeutschland (HÖSER 1990b, 1994) und Polen (ROZEN 1982) auf. Das weist möglicherweise auf eine Tendenz zur regionalen Stenökie der Art hin. In Siebenbürgen wie an den wahrscheinlichen Arealgrenzen zeigt die Art, daß sie umgelagerte bestockungslose Böden bevorzugt; in Wäldern Algeriens, des Maghreb und Siziliens wurde sie gar nicht angetroffen, sondern

fast nur als Bewohner von Wiesen und Weideland gefunden (MARTINUCCI u. OMODEO 1987, OMODEO u. MARTINUCCI 1987). Mitteleuropa und Polen, die näher am Gebiet der pleistozänen Kontinentalvereisung liegen, gehören wohl zum Kern ihres Areals, das anscheinend dem Bereich der fossilen exzessiven Talbildung und Substratumlagerung der geographischen Mittelbreiten im Sinne von BÜDEL (1981) entspricht, während unser im Karpatenbogen liegendes Untersuchungsgebiet, das sich am Südrand des eiszeitlichen Periglazialgebietes Europas befindet, wahrscheinlich zu einer breiten Randzone und der Maghreb zum Rand des natürlichen Areals dieser Regenwurmart gehört.

Unsere Feststellungen, daß *A. rosea* die am weitesten verbreitete und häufigste Art ist, werden z. B. durch Untersuchungen in rumänischen Buchenwäldern (FALCA & OLTEAN 1994) bestätigt.

Das Maximum der Artenvielfalt in den regelmäßig überfluteten flußnahen Böden der tieferen Auenterrassen (vgl. Abb. 1) weist darauf hin, daß dort die durch Prozesse der Auendynamik (Hochflut, Grundwasserschwankungen usw.) ausgeübte Selektion zur besonderen Anpassungsfähigkeit und Resistenz einiger Arten führte, so daß sich dort ihre ökologische Nische bildete. Das führt zu dem Schluß, daß in den regelmäßig überfluteten Böden der tieferen Auenterrassen Stoffabbau, Stoffneubildung und Substanzverlagerung zwar jahresperiodisch schwanken, darüber hinaus aber die Reife des Bodenprofils unter den gegebenen örtlichen Verhältnissen erreicht ist (vgl. FRANZ 1954, S.262).

Literatur

- BAHL, K. N. (1947): Excretion in the Oligochaeta. – Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. **22**, 109–147
- BAROIS, I. & P. LAVELLE (1986): Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossocolecidae, Oligochaeta). – Soil Biol. Biochem. **18**, 539–541
- BÜDEL, J. (1981): Klima-Geomorphologie. – 2. Auflage. Berlin, Stuttgart
- DUNGER, W., & H. J. FIEDLER (1997): Methoden zur Lösung komplexer bodenbiologischer und bodenökologischer Probleme. – In: W. DUNGER & H. J. FIEDLER: Methoden der Bodenbiologie. – 2. Auflage. Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm, 491–530
- FALCA, M., & M. OLTEAN (1994): Lumbricidae associations from the beech forests of Romania. – Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. **89**, Ergbd. **2**, 83–87
- FELDMANN, L. (1994): Die Terrassen der Isar zwischen München und Freising. – Z. dtsh. geol. Ges. **145**, 233–248
- FELDMANN, L., & G. SCHELLMANN (1994): Abflußverhalten und Auendynamik im Isartal während des Spät- und Postglazials. – Düsseldorf Geogr. Schriften **34**, 95–110
- FRANZ, H. (1954): Die Verschmelzung von Bodenkunde und Ökologie in der wissenschaftlichen Erfassung des Gesamtstandortes. – Angewandte Pflanzensoziologie **1**, 255–273
- , – (1955): Beiträge der Bodenkunde und Bodenbiologie zur Quartärforschung. – Actes IV Congrès Assoc. Int. Etude Quaternaire 1953, 1–20
- GANSSEN, R., & F. HÄDRICH (1965): Atlas zur Bodenkunde. – Mannheim
- HÖSER, N. (1986): Die Bindung zweier Unterarten von *Allolobophora antipai* (Lumbricidae) an Lößböden unterschiedlicher Genese. – Pedobiologia **29**, 319–326
- , – (1990a): Erstnachweise einiger Regenwurm-Arten (Oligochaeta, Lumbricidae) nördlich des Erzgebirges. – Mitt. Zool. Mus. Berlin **66**, 121–123
- , – (1990b): Die Regenwurmfauna in Böden unterschiedlicher Genese am Hang und in der Aue. – Dissertation, Univ. Leipzig
- , – (1993): Regenwürmer als Leitformen von Perkolation und Umlagerung des Bodens. – Mitt. Dtsch. Bodenkundl. Ges. **69**, 175–178
- , – (1994): Verteilung der Regenwürmer am Hang und in der Aue: Abhängigkeit von Bodenschichtungsvergängen. – Zool. Jb. Syst. **121**, 345–357
- , – (1997): Standortliche Bindung als Kriterium der Artentrennung bei der Regenwurm-Gattung *Proctodrius* Zicsi, 1985. – Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz **69**, (2), 151–156
- , – (1999): Die Verteilung der azonalen Elemente der Regenwurmfauna in Auenquerschnitten von Kokel und Mieresch. – Naturwiss. Forschungen über Siebenbürgen **VI** (Siebenb. Archiv III. F., **37**)
- JAKAB, S. (1995): Soils of the flood plain of the Mureş (Maros) River. – In: J. HAMAR & A. SÁRKÁNY-KISS (eds.): The Maros/Mureş River valley. A study of the geography, hydrobiology and ecology of the river and its environment. – Szolnok, Szeged, Tîrgu Mureş, 25–46

- KUBIENA, W. (1953): Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. – Stuttgart
- LIEBEROTH, I. (1982): Bodenkunde. – 3. Auflage. Berlin
- MARTINUCCI, G., & P. OMODEO (1987): Comparison of the earthworm fauna of some oak forests in Italy and Algeria. – In: A. M. BONVICINI PAGLIAI & P. OMODEO (eds.): On Earthworms. – Modena, 225–234
- MASCATO, R.; S. MATO, D. TRIGO, F. MARIÑO & D. J. DIAZ COSIN (1987): Factores del suelo y distribución de las lombrices de tierra en dos Zonas de Galicia: Comparación de diferentes métodos estadísticos. – Rev. Ecol. Biol. Sol **24**, 111–135
- MÜCKENHAUSEN, E. (1993): Die Bodenkunde und ihre geologischen, geomorphologischen, mineralogischen und petrologischen Grundlagen. – 4. Auflage. Frankfurt am Main
- OMODEO, P., & G. MARTINUCCI (1987): Earthworms of Maghreb. – In: A. M. BONVICINI PAGLIAI & P. OMODEO (eds.): On Earthworms. – Modena, 235–250
- POP, V. (1948): Lumbricidele din România. – Anal. Acad. R. P. Române, Sect. Șt. Geol. Geogr. Biol., Ser. A, **1** (9), 1–124
- POP, V. V. (1994): On speciation in the Genus *Octodrilus* Omodeo, 1956 (Oligochaeta, Lumbricidae). – Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. **89**, Ergbd. **2**, 37–46
- 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**, 199–208
- SHELLMANN, G. (1990): Fluviale Geomorphodynamik im jüngeren Quartär des unteren Isar- und angrenzenden Donautales. – Düsseldorfer Geogr. Schriften **29**, 1–131
- SHELLMANN, G. & W. SCHIRMER (1994): Die Talgrundterrassen am Main und an der unteren Oberweser – ein Vergleich. – Düsseldorfer Geogr. Schriften **34**, 73–78
- SHELLMANN, G.; B. BECKER, L. FELDMANN & B. KROMER (1994): Absolute Daten zur spätglazialen und altholozänen Flußgeschichte der Isar. – Düsseldorfer Geogr. Schriften **34**, 79–94
- SCHIRMER, W. (1983): Die Talentwicklung an Main und Regnitz seit dem Hochwürm. – Geol. Jb. A **71**, 11–43
- , – (1991): Bodensequenz der Auenterrassen des Maintals. – Bayreuther Bodenkundl. Ber. **17**, 153–186
- SEMMELE, A. (1993): Bodenerosionsschäden unter Wald. Beispiele aus dem Kristallinen Odenwald und dem Taunus. – Jber. wetterau. Ges. ges. Naturkunde **144–145**, 5–15
- , – (1994): Zur umweltgeologischen Bedeutung von Hangsedimenten in deutschen Mittelgebirgen. – Z. dtsh. geol. Ges. **145**, 225–232
- WENDELBERGER, G. (1994): Die Siebenbürgischen Mergelsteppen. – Naturwiss. Forschungen über Siebenbürgen V (Siebenb. Archiv III. F., **30**), 95–105
- ZICSI, A. (1985): Über die Gattungen *Helodrilus* Hoffmeister, 1845 und *Proctodrilus* gen. n. (Oligochaeta: Lumbricidae). – Acta Zool. Hungarica **31** (1–3), 275–289
- , – (1991): Über die Regenwürmer Ungarns (Oligochaeta: Lumbricidae) mit Bestimmungstabellen der Arten. – Opusc. Zool. Budapest **24**, 167–191

Eingegangen am 2. 5. 1998

Dr. NORBERT HÖSER, Mauritium, PSF 1644, D-04590 Altenburg/Thür.