

Der Regenwurm *Proctodrilus tuberculatus* (Černosvitov, 1935) auf Hangschultern der mitteldeutschen Lössrandstufe (Oligochaeta: Lumbricidae)

N. HÖSER

Norbert Höser, Am Park 1, D-04603 Windischleuba, Germany. E-Mail: norbert.hoeser@arcor.de
<https://orcid.org/0009-0006-1248-3822>

Abstract. The earthworm *Proctodrilus tuberculatus* (Černosvitov, 1935) on the crest of slopes in the central-German loess-edge ramp (Oligochaeta: Lumbricidae). – The distribution of *Proctodrilus tuberculatus* (Černosvitov) along the line of gradient (fall line) on the slopes of the central-German loess-edge ramp (Lössrandstufe) was investigated. The highest density on loess-edge ramps reached by the species (max. 47 adults/0.25 m²) was on the crest of slopes where the fall line of the slope merges with the plateau of the culmination area. In these locations the occurrence of surface runoff along the fall line of the slope is at its lowest and percolation into the soil profile at its highest. The soil depth in the luvisol preferred by *P. tuberculatus* lies in the transition zone of the A1/Bt horizons, which are influenced by soil leaching (lessivage) and conspicuously marked by the presence of many argillans. The dietary strategy of *P. tuberculatus* is apparently a specialisation in that the species extracts its nutrition principally from the mineral part of the soil profile in luvisols. It seems that the channels in the luvisol, which are filled with muddy sediment, are advantageous to the endogeic *P. tuberculatus* as it moves through the soil and feeds. In the A1/Bt layer this species probably takes up pluviolessivate, which contains microorganisms and finely dispersed or unstable organic and mineral components. This means that the ecological niche of the species is determined by the movements of nutritional material in the soil. *Aporrectodea caliginosa* (Sav.) and *Ap. rosea* (Sav.), which were always found in association with the species in the loess slopes studied, can contribute to the flow of nutrients in the mineral part of the profile by their finely dispersed particles of excrement.

Keywords. Earthworms, *Proctodrilus tuberculatus*, ecological strategies, soil leaching, loess-edge ramp, crest of slopes, Germany.

EINLEITUNG

Im mitteldeutschen Lössgebiet kommt der translägäisch verbreitete (Csuzdi *et al.* 2011) Regenwurm *Proctodrilus tuberculatus* (Černosvitov, 1935) in flusssnahen Auenböden (Höser 2008, 2018, 2022) und auf Hängen (Höser 2012) vor. Bisher fiel auf, dass diese Art sich in lithologisch geschichteten Auenböden an Schichtgrenzen im feiner gekörnten Substrat konzentriert (Höser 2018), das auf einer Schicht gröberer Substrats lagert. Das wurde als Zeichen der Gunst der feiner gekörnten Schicht gedeutet, die hängendes Kapillarwasser führt und so in Trockenperioden die Lebensansprüche der Art gewährleistet. Im Folgenden wird über einen anderen, prinzipiell ähnlich günstigen Lebensraum der Art berichtet, der

sich im Boden der Lössrandstufe an der nördlichen Lössgrenze Mitteldeutschlands befindet.

MATERIAL UND METHODEN

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen fanden in der mäßig feuchten Pleiße-Lössprovinz (Lieberoth 1963) des mitteldeutschen Lössgürtels statt, also westlich der Zwickauer Mulde (Abb.1). Die untersuchten Bodenstandorte liegen an der Nördlichen Lössgrenze, zumeist im Bereich der mitteldeutschen Lössrandstufe (Haase *et al.* 1970, Leger 1990), die im Gebiet eine Sprunghöhe von 20–50 m hat. Hier setzt an der ostwestverlaufenden Stufe eine über 3 m (bis 12 m) mächtige Löss-Ansammlung

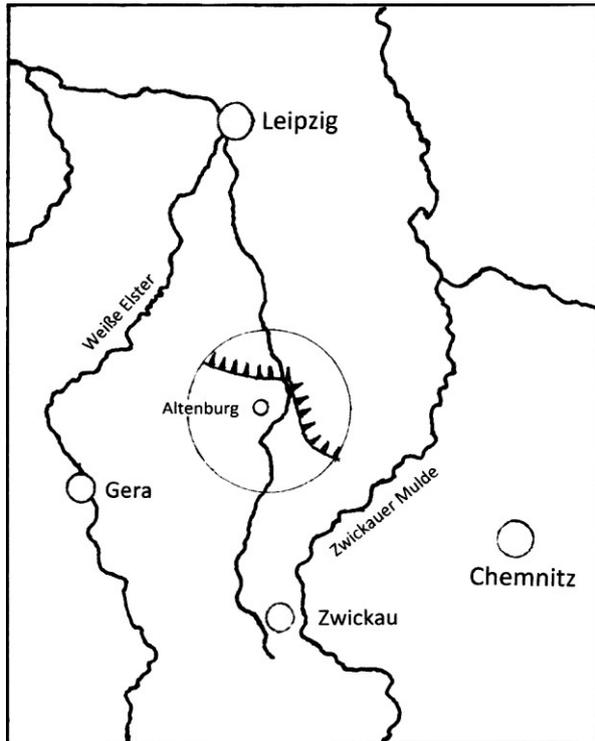


Abbildung 1. Das Untersuchungsgebiet (großer Kreis).
 ▲▲▲▲ regionaler Abschnitt der Lössrandstufe.
 The study area (large circle). ▲▲▲▲ regional section of
 the loess-edge ramp.

ein, die jungweichselzeitliches, geschichtetes Material ist (Haase *et al.* 1970, Gehrt & Hagedorn 1996, Gehrt 2000). Das untersuchte Gebiet ist überwiegend Agrarlandschaft. Auf den Hängen herrscht Parabraunerde (Luvisol) vor, an die sich im Lössgürtel nach Südosten Pseudvergleyte Böden anschließen (Pseudogley-Parabraunerden und Pseudogleye). Dem Gebietscharakter entsprechend wurden zumeist Offenland-Standorte untersucht, vor allem solche auf Wiesen oder Grünland.

Auf Probeflächen von 0,25 m² Größe wurde die Regenwurmfauna vollständig erfasst, indem alle Regenwürmer bis zur Tiefe von 0,6 m ausgegraben, in zweimaliger Durchsicht des Bodens ausgelesen und in Formalin (4 bis 5 %) überführt wurden. Die Schürfgarbe diente der Bodensprache. Die Bodenmerkmale wurden nach üblicher Feldmethode (Fiedler & Schmiedel 1973, Schlichting *et al.* 1995) geschätzt und die Merk-

male des untersuchten Standorts im Freiland protokolliert. Derartig untersucht wurden Standorte auf Transekten entlang der Falllinien der Löss-Hänge oder einzelne Probeflächen auf Hangschultern. Von den auf Artniveau im Labor determinierten Tieren wurden nur die adulten in die Auswertung einbezogen. Ein Teil des gewonnenen Regenwurmmaterials befindet sich in der Belegsammlung des Autors.

ERGEBNISSE

Im Bereich der Lössrandstufe der mitteldeutschen Pleiße-Lössprovinz tritt *Proctodrilus tuberculatus* (Černosvitov, 1935) außerhalb der Auen überwiegend auf Löss-Hängen auf. Bisher wurden ca. 50 derartige Fundpunkte ermittelt. Das ist ein Bruchteil der Nachweise der Art, die aus den untersuchten Auenböden der Pleiße-Lössprovinz vorliegen.

Im Bereich dieser Lössrandstufe konnte mehrfach die charakteristische Verteilung von *P. tuberculatus* entlang der Falllinie eines Löss-Hangs nachgewiesen werden: Die Art tritt im Kulminationsbereich auf, Vorkommen am Hangfuß sind spärlich oder fehlen zumeist. Sie lebt im humusarmen mineralischen Boden. Den Höchstwert ihrer Siedlungsdichte am Hang erreicht sie auf der Hangschulter, wo die Falllinie in das angrenzende Plateau des Kulminationsbereichs übergeht (Abb. 2). Die dort ermittelten Werte höchster Siedlungsdichte enthält Tab. 1. Die entlang der Falllinie des Zelbenbergs untersuchte Strecke betrug ca. 200 m. Auf dem ca. 110 m langen Teil davon, der die Hangschulter enthält, konnte an jedem der sechs geprüften Standorte *P. tuberculatus* angetroffen werden (Abb. 2).

Bevorzugt besiedelt *P. tuberculatus* die Parabraunerde-Standorte jener Kulminationsbereiche, die durch Fingerprobe am klebrigen Boden als bindig und relativ tonhaltig ausgewiesen sind (z.B. auf dem Zelbenberg, Abb. 2, Tab. 1). In vielen Fällen sind die Bodenprofile dieser Standorte ein wenig geköpft, besitzen aber die Merkmale ursprünglicher Al- und Bt-Horizonte. Sie fallen durch Tonhäutchen in den Makroporen

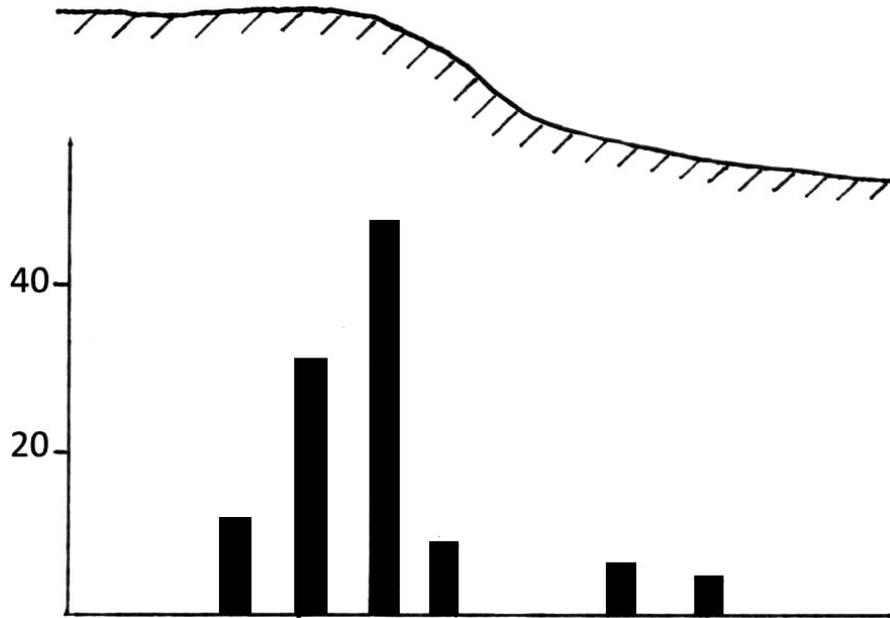


Abbildung 2. *Proctodrilus tuberculatus* (Černosvitov, 1935) auf der Hangschulter des Zelbenbergs. Oben: Schematischer Gang der Falllinie des Hangs. Unten: Individuendichte der Art (Individ./ 0,25 m²), Maximum am Übergang von der Hangschulter zum Plateau.

Proctodrilus tuberculatus (Černosvitov, 1935) on the crest of a slope on the Zelbenberg. Above: schematic course of the fall line of the slope. Below: individual densities of the species (inds./ 0.25 m²), maximum at the transition from the slope crest to the plateau.

Tabelle 1. Die größten vorgefundenen Individuendichten von *Proctodrilus tuberculatus* (Černosvitov, 1935) auf Hängen des untersuchten Bereichs der mitteldeutschen Lössrandstufe.

Tonhäutchen im Bodenprofil +++ sehr auffällig, ++ auffällig, + vorhanden.

The highest individual densities of *Proctodrilus tuberculatus* (Černosvitov, 1935) found on sloping ground in the central-German loess-edge ramp area studied. Argillans in the soil profile +++ very prominent, ++ prominent, + present.

Individuen <i>Proctodrilus tuberculatus</i> pro 0,25 m ²	Ort	Koordinaten	am Standort	
			Reliefformtyp, % Neigung	Ton- häutchen
47	Primmelwitz, Zelbenberg	51°02'21"N, 12°27'28"E	fast ebener Kulminationsbereich, ca. 1 %	+++
31				
21	Saara	50°55'59"N, 12°24'40"E	Hangschulter am Kulminationssattel, < 1 %	++
14	Langenleuba- Niederhain	50°56'57"N, 12°35'02"E	hängiger Kulminationsbereich, 3,5 %	++
10	Waltersdorf, Läuseberg	51°02'01"N, 12°23'05"E	hängiger Kulminationsbereich, 3 %	+
9	Oberleupten	50°57'46"N, 12°28'46"E	Hangschulter am Hohlweg, < 1 %	+

und Schwundrissen auf. Am nördlichen Rand des untersuchten Löss-Gebiets fehlt *P. tuberculatus* auf Kuppen oder einzelnen Hangschultern, deren Bodenprofile sichtlich stark geköpft und kieshaltiger sind. Hier sind die im Löss angelegten oberen Profilteile mitsamt ursprünglichem Al-Horizont weitgehend abgetragen. In diesen Fällen beschränkt sich die Art in geringer Siedlungsdichte (< 3 Individuen/ $0,25 \text{ m}^2$) auf den unterhalb des Kulminationsbereichs liegenden Teil des Oberhangs, der noch von Löss bedeckt ist (z.B. Sandberg bei Pähnitz, $51^{\circ}02'01''\text{N}$, $12^{\circ}28'26''\text{E}$).

P. tuberculatus tritt auf den Hängen im Wesentlichen in 10–40 cm Tiefe des Bodens auf, dabei schwerpunktartig bei 22–28 cm Tiefe. Auf der Hangschulter des Kulminationssattels bei Saara (Tab. 1) lebt die Art in 7–21 cm Tiefe. Den Kulminationsbereich des Zelbenbergs bevorzugt sie in 27–34 cm Tiefe, wobei dort im Profil die von ihr insgesamt besiedelte vertikale Bandbreite ca. 26 cm beträgt. Die genannten Vorkommen liegen im kompakten, wenig belüfteten Boden und den Merkmalen der Bodenprofile zufolge im Übergangsbereich der Horizonte Al/Bt.

Die treuesten Begleiter des *P. tuberculatus* auf den untersuchten Löss-Hängen sind *Ap. caliginosa* (Präsenz $>75\%$) und *Ap. rosea* (Präsenz 50–75%), die dort im mineralischen A-Horizont hohe Abundanzen erreichen (Tab. 2). Zudem tritt an jenen Hangstandorten des Gebiets, die nur spärlich von 1–2 *P. tuberculatus*/ $0,25 \text{ m}^2$ besiedelt sind, regelmäßig die Art *O. cyaneum* hinzu, die in dieser Standort-Gruppe eine Präsenz von ca. 35% erreicht. An den Standorten mit größter Individuendichte des *P. tuberculatus* (> 8 Individuen/ $0,25 \text{ m}^2$) hat *Ap. caliginosa* ein relativ niedriges Abundanz-Niveau (Tab. 2).

DISKUSSION

Die Ergebnisse zeigen, dass *P. tuberculatus* neben den flussbegleitenden Auenböden (Höser 2008, 2018) auch Lössböden anderer, strukturell besonderer Standorte besiedelt, so in Konzentration die Hangschultern in Kulminationsbereichen des Offenlands. Fundorte der Art auf Hängen des

überwiegend agrarischen Offenlands zu ermitteln, ist aufgrund des dort beachtlichen Anteils gestörter Böden weniger erfolgreich als in den Flussaue des Gebiets. Dennoch brachten unsere Untersuchungen zutage, dass sich die Art im Offenland auf die Böden der Hangschultern konzentriert.

Die ökologische Strategie von *P. tuberculatus*

P. tuberculatus ist unseren Befunden zufolge eine typische, tiefer im Boden lebende endogäische Art, die zu den „hypoendogées“ (Bouché 1977) oder „subsoil species“ (Lee 1985) gehört. Im Schema der morpho-ökologischen Kategorien von Perel (1977) ist *P. tuberculatus* den „humus feeders“ zuzuordnen. Da ihm im Mineralboden nur stark zersetztes organisches Material zur Verfügung steht, gehört er zu den geophagen Arten (Pearce 1978), aber als in dieser Gruppe anscheinend besondere Form, die wahrscheinlich den Großteil ihrer Nahrung aus den dispersen organischen Partikeln bezieht, die im Gemisch der Pluviolessivate transportiert werden. Diese Art ist deshalb in besonderem Maße vom Nahrungsfluss im Boden abhängig und hat bezüglich der organischen Stoffe des Bodens eine Ernährungsstrategie aus der „oligohumosen“ Gruppe der geophagen Arten (Lavelle 1981, 1988, Bouché 1987, Curry & Schmidt 2006). Sie ernährt sich im kompakten mineralischen Bereich der Parabraunerde-Profile, die von der Lessivierung, der mechanischen Verfrachtung der Feintonfraktion durch Sickerwasser, geprägt sind und durch reichlich Tonhäutchen auffallen (Tab. 1). Oft werden Tiere dieser Art in oder an den mit Tonbelägen tapezierten Schwundrissen des Bodens und an Bruchstellen der Bodenaggregate aufgefunden (Höser 2008).

Die von *P. tuberculatus* am Hang bevorzugten Standorte

Auf den Löss-Hängen wurde *P. tuberculatus* zumeist an relativ ungestörten Standorten auf Hangschultern und in hangnahen plateauartigen Bereichen gefunden (Abb. 2). An diesen Stand

Tabelle 2. Vier Größenklassen der Individuendichte des *P. tuberculatus* pro 0,25 m² auf Hangschultern der Lössrandstufe und die dazugehörige maximale Individuendichte von *Aporrectodea caliginosa* (Sav.) und *Ap. rosea* (Sav.).

Four size-classes of the density of *P. tuberculatus* individuals per 0.25 m² on the crests of slopes in the loess-edge ramp and the accompanying maximum individual densities of *Aporrectodea caliginosa* (Sav.) and *Ap. rosea* (Sav.).

<i>Proctodrilus tuberculatus</i>		<i>Ap. caliginosa</i>	<i>Ap. rosea</i>
Individuendichte Adulte pro 0,25 m ²	Anzahl der Probeflächen	max. Individuendichte Adulte pro 0,25 m ²	max. Individuendichte Adulte pro 0,25 m ²
1	15	13	11
2-4	18	45	18
5-8	10	34	12
>8	7 (s. Tab. 1, Abb. 2)	17	10

orten ist zu erwarten, dass die Perkolation des Niederschlagswassers, der Sickerwasserstrom, und das in ihrem Zuge bereitgestellte Angebot an Pluviolessivaten die größten sind, die entlang der Falllinie des Hangs zustande kommen. Denn hier ist der hangabwärts gerichtete Oberflächenabfluss von Niederschlag am geringsten. Das trifft am deutlichsten auf den untersuchten Standort im Kulminationsbereich des Zelbenbergs zu (Tab. 1), der aufgrund fast ebener Hangfläche eines der kleinsten Niederschlags-Einzugsgebiete hat. Hier war auch die Profilverkürzung im Al/Bt-Bereich durch Bodenabtrag am geringsten und daher *P. tuberculatus* am wenigsten eingeschränkt. Die weitgehend ungestörten Lössboden-Standorte auf Hangschultern entsprechen damit offenbar annähernd jenen Lebensansprüchen, die *P. tuberculatus* am Grunde von Trockentälchen des Lössgürtels (Höser 2021) gewährt werden. Die Konzentration von *P. tuberculatus* auf Hangschultern im Lössgebiet ist offenbar ein charakteristisches Phänomen. Höser (2016) fand eine solche Konzentration erstmals bei einer Exkursion im siebenbürgischen Kokel-Hochland (22.06. 1994, >6 ad. Individuen/0,25 m², Hangplateau der Fâneata Îngustă bei Betfalva/ Betești). Das Fehlen des *P. tuberculatus* bei reduziertem Al/Bt-Übergang des Bodenprofils, so auf Kuppen am nördlichen Rand der Lössrandstufe (z.B. auf dem Sandberg bei Pähnitz), weist auf seine Abhängigkeit von der Lessivierung im Boden hin. Die von der Norm abweichende geringere Bodentiefe (7–21 cm), in der die Art auf der Hangschulter des Kulminationssattels Saara vorkommt, beruht wohl auf stärkerer Profilkappung an diesem Standort,

bedingt durch etwas größeren Oberflächenabfluss aus relativ größerem Niederschlags-Einzugsgebiet.

Die Lessivierung, die Nahrungsbewegungen im Boden und die ökologische Nische des *P. tuberculatus*

Das Auftreten von *P. tuberculatus* ausschließlich im lessivierten mineralischen Boden, insbesondere im Übergang Al/Bt des Parabraunerde-Profiles, dort schwerpunktartig in 22–28 cm Tiefe, legt nahe, dass er sich nicht wie *Ap. rosea* durch den Mineralboden frisst (Bolton & Phillipson 1976), sondern den durch Lessivierung vorgefertigten Leitbahnen der eingeschlammten Lessivate folgt. Die Lessivierung füllt in der Parabraunerde die wegsamen Gefügeteile, die Leitbahnen, mit Schlammstoffen von Braunlehmcharakter auf (Fließplasma: Kubiena 1986). Diese Leitbahnen, die maximale Durchmesser von etwa 0,5 bis 3 mm erreichen (Kubiena 1986), bieten anscheinend dem endogäischen *P. tuberculatus* Vorteile, so bei seiner Bewegung im Solum und bei der Nahrungsaufnahme. Wahrscheinlich sind diese Leitbahnen, die einen Teil des Flusses organischer und mineralischer Feinpartikel führen, wesentliche Orte für *P. tuberculatus* im humusarmen Bodenprofil, um Nahrung aus Lessivaten aufzunehmen. So ist zu erwarten, dass er seine Nahrung überwiegend aus Pluviolessivaten bezieht, die aus Wurzelexsuden, Mikroorganismen, kleinsten organischen Partikeln und aus mineralischer Bodensubstanz bestehen. Möglicherweise tragen andere endogäische Arten, z.B. *Ap. caliginosa*

und *Ap. rosea*, mit einem Anteil konditionierter Partikel aus ihren Exkrementen (Lowe & Butt 2003, Felten & Emmerling 2009) zum Nahrungsfluss für *P. tuberculatus* (und *O. cyaneum*) bei, so dass sich im Mineralbodenprofil die ökologischen Nischen dieser Arten überlagern (Bouché 1987).

Dabei besetzt *P. tuberculatus* eine von Nahrungsbewegungen (Bouché 1987) bestimmte, eigenständige ökologische Nische im Mineralboden, die eng mit denen seiner treuesten Begleiter *Ap. caliginosa* und *Ap. rosea* zusammenhängt (Tab. 2). So gehören diese Arten unterschiedlicher endogäischer Kategorien einem Kontinuum im isotopischen Nischenraum verschiedener ökologischer Gruppen an (Hsu *et al.* 2023). Im Fall der hier untersuchten Lössboden-Profile reicht dieses ernährungsstrategisch basierte Kontinuum von Arten, die sich von Laubstreu ernähren, bis hin zu Arten, die vorwiegend Mineralboden oder Pluviolessivate aufnehmen. *Ap. caliginosa*, nach Lavelle (1988) eine „polyhumose“ endogäische Art, frisst tote Feinwurzeln und mikrobiell besiedelte und vorzeretzte organische Substanz (Waters 1955, Barley 1959, Bouché & Kretzschmar 1974), *Ap. rosea* nimmt große Mengen Mineralboden auf und wählt dabei organisches Material vor anorganischem (Bolton & Phillipson 1976). In diesen Bodenprofilen sind Pluviolessivate, die konditionierte Exkremente beider Arten enthalten, ein geeignetes Mittel, um Nahrung vom Oberboden in die humusarme Bodentiefe zu bewegen, die von den extremen „Oligohumosen“ wie *P. tuberculatus* und *O. cyaneum* besetzt ist. Die Art *O. cyaneum*, die sich vorwiegend von Mineralboden ernährt (Neilson & Boag 2003, Curry & Schmidt 2006), tritt regelmäßig stark im Pejrus der Mineralboden-Umwelt des *P. tuberculatus* auf.

Den Nahrungspräferenzen entsprechend (Lavelle 1988) zeigt sich als charakteristische vertikale Arten-Verteilung im Lössboden-Profil, dass die anscheinend „polyhumose“ *Ap. caliginosa*, die höheren organischen Gehalt im Boden bevorzugt, vor allem im obersten Mineralboden (A-Horizont) vorkommt, während die „oligohumosen“ Arten (*O. cyaneum*, *P. tuberculatus*) in tieferen Hori-

zonten leben, die arm an organischer Substanz sind.

In den Tab. 1 und 2 deutet sich an, dass relativ hohe Sickerwasserrate und Bodenfeuchte in der Parabraunerde der fast ebenen Kuppen die Population des *P. tuberculatus* stimulieren (max. 47 Ind./0,25 m²), jedoch wahrscheinlich den Bestand von *Ap. caliginosa* beschränken, indem diese Faktoren die Feinwurzeln reduzieren, die Nahrungsquelle für die letztgenannte Art sind. Denn die Wurzelichte verhält sich umgekehrt proportional zur Bodenfeuchte (Könekamp & Zimmer 1955). Das widerspiegelt sich in der verminderten Individuendichte von *Ap. caliginosa* (max. 17 Ind./ 0,25 m²) am standörtlichen Optimum des *P. tuberculatus* und weist auf die unterschiedliche Ernährungsstrategie der beiden Arten hin.

Danksagung – Dank gebührt Herrn Prof. Dr. Csaba Csuzdi (Dep. Zoology, Eszterházy Károly Univ., Eger) für Anmerkungen und Herrn Brian Hillcoat (Berlin) für die Übersetzung ins Englische.

LITERATUR

- BARLEY, K.P. (1959): The influence of earthworms on soil fertility. II. Consumption of soil and organic matter by the earthworm *Allolobophora caliginosa* (Savigny). *Australian Journal of Agricultural Research*, 10 (2): 179–185.
<https://doi.org/10.1071/ar9590179>
- BOLTON, P.J. & PHILLIPSON, J. (1976): Burrowing, feeding, egestion and energy budgets of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidae). *Oecologia*, 23: 225–245.
<https://doi.org/10.1007/BF00361238>
- BOUCHE, M.B. (1977): *Stratégies lombriciennes*. In: LOHM, U. & PERSSON, T. (Eds.): Soil organisms as components of ecosystems. *Ecological Bulletins (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.
- BOUCHE, M.B. & KRETZSCHMAR, A. (1974): Fonctions des lombriciens. II. Recherches méthodologiques

- pour l'analyse du sol ingéré. *Revue d'écologie et de biologie du sol*, 11: 127–139.
- 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). *Zoologischer Anzeiger*, 250(1): 2–18.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2010.10.001>
- CURRY, J.P. & SCHMIDT, O. (2006): The feeding ecology of earthworms – A review. *Pedobiologia*, 50(6): 463–477.
<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.09.001>
- FELTEN, D. & EMMERLING, C. (2009): Earthworm burrowing behavior in 2D-Terraria with single- and multi-species assemblages. *Biology and Fertility of Soils*, 45(8): 789–797.
<https://doi.org/10.1007/s00374-009-0393-8>
- 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*. In: BLUME, H.-P., FELIX-HENNINGSSEN, P., FISCHER, R., FREDE, H.-G., HORN, R. & STAHR, K. (Hrsg.) *Handbuch der Bodenkunde*, 9. Ergänzungslieferung, 3.4.4.4: 1–53.
- GEHRT, E. & HAGEDORN, J. (1996): *Zur Entstehung der nördlichen Lössgrenze in Mitteleuropa*. In: Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein (Hrsg.): *Böden als Zeugen der Landschaftsentwicklung*, p. 59–66.
- HAASE, G., LIEBEROTH, I. & RUSKE, R. (1970): *Sedimente und Paläoböden im Lößgebiet*. In: RICHTER, H., HAASE, G., LIEBEROTH, I. & RUSKE, R. (Hrsg.): *Periglazial – Löß – Paläolithikum im Jungpleistozän der Deutschen Demokratischen Republik. – Ergänzungsheft Nr. 274 zu Petermanns Geographischen Mitteilungen*, p. 99–212.
- 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. (2016): Präferenzen der *Proctodrilus*-Arten (Lumbricidae: Oligochaeta) auf einem Hang des unteren Kokel-Hochlandes in Rumänien. *Opuscula Zoologica Budapest*, 47(2): 143–149.
<https://doi.org/10.18348/opzool.2016.2.143>
- HÖSER, N. (2018): Interrelation of *Proctodrilus* species (Oligochaeta: Lumbricidae) with lessivage and layering in European soil profiles. *Zootaxa*, 4496(1): 96–110.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4496.1.7>
- HÖSER, N. (2021): Zur Regenwurmfauna (Oligochaeta: Lumbricidae) des Leinawaldes, eines mitteldeutschen Lösswaldes. *Hercynia N.F.*, 54(1): 77–96.
- HÖSER, N. (2022): Zur Regenwurmfauna (Oligochaeta: Lumbricidae) im Querschnitt des Leipziger Elster-Pleiß-Auenwaldes. *Hercynia N.F.*, 55: 45–65.
- HSU, G.-C., SZLAVECZ, K., CSUZDI, Cs., BERNARD, M. & CHANG, C.-H. (2023): Ecological groups and isotopic niches of earthworms. *Applied Soil Ecology*, 181: 104655.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2022.104655>
- KÖNEKAMP, A.H. & ZIMMER, E. (1955): Ergebnisse der Wurzeluntersuchungen Völkenrode 1949–1953. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde*, 68(2): 158–169.
- KUBIENA, W.L. (1986): *Grundzüge der Geopedologie und der Formenwandel der Böden*. Österreichischer Agrarverlag, Wien.
- LAVELLE, P. (1981): Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecologica/ Oecologia Generalis*, 2: 117–133.
- LAVELLE, P. (1988): Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils*, 6(3): 237–251. <https://doi.org/10.1007/BF00260820>
- LEE, K.E. (1985): *Earthworms. Their ecology and Relationships with Soils and Land Use*. Academic Press Australia
- LEGER, M. (1990): Loess landforms. *Quaternary International*, 7–8: 53–61.
[https://doi.org/10.1016/1040-6182\(90\)90038-6](https://doi.org/10.1016/1040-6182(90)90038-6)
- LIEBEROTH, I. (1963): Lösssedimentation und Bodenbildung während des Pleistozäns in Sachsen. *Geologie*, 12(2): 149–187.
- LOWE, C.N. & BUTT, K.R. (2003): Influence of food particle size on inter- and intra-specific interactions of *Allolobophora chlorotica* and *Lumbricus terrestris*. *Pedobiologia*, 47(5–6): 574–577.
<https://doi.org/10.1078/0031-405600231>

- NEILSON, R. & BOAG, B. (2003): Feeding preferences of some earthworm species common to upland pastures in Scotland. *Pedobiologia*, 47(1): 1–8. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70173-0](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70173-0)
- PEREL, T.S. (1977): Differences in lumbricid organization connected with ecological properties. In: LOHM, U. & PERSSON, T. (Eds.) Soil organisms as components of ecosystems. *Ecological Bulletins (Stockholm)*, 25: 56–63.
- PIEARCE, T.G. (1978): Gut contents of some lumbricid earthworms. *Pedobiologia*, 18: 153–157.
- SCHLICHTING, E., BLUME, H.-P. & STAHR, K. (1995): *Bodenkundliches Praktikum*, 2. Auflage. Blackwell Wissenschaftsverlag, Berlin, Wien.
- WATERS, R.A.S. (1955): Numbers and weights of earthworms under highly productive pasture. *New Zealand Journal of Science and Technology*, 36 A: 516–525.