

FID Biodiversitätsforschung

Decheniana

Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Rheinlande und
Westfalens

Fossile Lebensspuren von Regenwürmern - mit 8 Abbildungen (3 im Text,
5 auf Tafel I-V) und 2 Tabellen im Text

Wilcke, Dietrich

1960

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im
Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten
Identifikator:

[urn:nbn:de:hebis:30:4-169336](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hebis:30:4-169336)

Fossile Lebensspuren von Regenwürmern*

Von Dietrich E. Wilcke, Bonn

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn, Direktor: Prof. Dr. R. Danneel)

Mit 8 Abbildungen (3 im Text, 5 auf Tafel I—V) und 2 Tabellen im Text.

(Manuskript eingereicht am 21. 3. 1959.)

Regenwürmer besitzen bekanntlich in Ermangelung von Hartteilen wenig Aussicht auf fossile Erhaltung. Außerdem haben sich Böden, in denen heutzutage Regenwürmer angetroffen werden und auch wohl früher lebten, aus geologischer Vorzeit nur höchst selten erhalten, da sie den abtragenden Kräften naturgemäß am stärksten unterlagen. Deshalb wurde auch der Suche nach Körper- oder sonstigen Lebensspuren von Regenwürmern bisher wenig Erfolg beigemessen. Wichtig für einen direkten fossilen Nachweis waren in erster Linie etwaige, aus dem postmortalen Abbau des Körpers hervorgegangene, metamorphe Überreste. Daneben können aber auch charakteristische Anzeichen, wie Fährten, Gänge oder sonstige Spuren im Gestein indirekt auf Regenwürmer hindeuten.

Am besten für den fossilen Nachweis von Regenwürmern dürften sich ihre Gänge eignen, die man von den Bauten anderer Erdbewohner durchaus unterscheiden kann. In unmittelbarer Nähe der Bodenoberfläche pflegen die Röhren mehr oder minder richtungslos, bisweilen auch in nahezu waagerechten Windungen das Erdreich zu durchkreuzen, während sie in größeren Tiefen vielfach den sichtbaren oder unsichtbaren Kluftsystemen folgen. Die erheblichen Unterschiede der Gangtiefen der einzelnen Spezies sind mit ihren abweichenden ökologischen Ansprüchen eng verknüpft und werden darüber hinaus durch Bodenart und Bodentyp beeinflusst.

Bekanntlich besteht jeder „gewachsene“ Boden aus mehreren übereinander angeordneten Schichten (= Horizonte), welche in ihrer Gesamtheit das Bodenprofil ergeben. Die obere Schicht (A-Horizont) setzt sich für gewöhnlich aus mehreren Lagen zusammen, deren oberste, die sogenannte Förna, durch den pflanzlichen Bestandsabfall (Laub, Nadeln, Grasreste, Moos) gekennzeichnet wird. An ihrer Basis geht sie in die Fermentationsschicht (F-Zone) über, wo die Aufbereitung des organischen Bestandesabfalls durch die Bodenorganismen stattfindet. Darunter folgt die sogenannte Humuslage (H-Zone), in welcher die in der F-Zone begonnene Umwandlung bzw. der Abbau des organischen Abfalls vornehmlich durch die Regenwürmer fort-

*) Für die kritische Durchsicht des bodenkundlichen Inhaltes der Arbeit bin ich Herrn Professor Dr. Dr. E. MÜCKENHAUSEN, Institut für Bodenkunde der Universität Bonn, zu großem Dank verpflichtet.

gesetzt wird. Infolge inniger Vermischung der von den Tieren nicht verwerteten organischen Substanz mit den mineralischen Bodenteilchen entstehen in der Wurmlösung die für das Pflanzenleben so wichtigen Ton-Humuskomplexe. Die Lösungsaggregate der Würmer können u. U. die Spuren anderer Lebewesen des Edaphons so stark verwischen, daß die geformten Elemente des Bodens nunmehr ausschließlich aus Wurmlösung bestehen. Unter dem A-Horizont liegt das Muttergestein (C-Horizont). Gewisse Bodentypen enthalten zwischen A- und C-Horizont eine zusätzliche Schicht. Über die weitere Nomenklatur der Horizontbezeichnungen unterrichten die Werke von MÜCKENHAUSEN (1957) und KUBIENA (1953).

Da sich die Regenwürmer von der im Boden vorhandenen organischen Substanz ernähren, diese aber in der Bodenstreu und im A-Horizont konzentriert ist, ist auch die Anzahl der Wurmgänge in den obersten Bodenlagen besonders groß. Im C-Horizont führen dagegen nur verhältnismäßig wenige Gänge abwärts. Im Verlauf ihrer grabenden Tätigkeit legen die Würmer mit ihrer Lösung auch Teilchen aus den oberen humosen Schichten in tiefere Bodenlagen ab und besorgen auf diese Weise eine allmähliche Anreicherung dieser Zone mit organischer Substanz. Die Lösung überzieht einer Tapete gleich die Wandungen der Röhren und erhöht dadurch zugleich auch deren Standfestigkeit. Im Bereich der Rhizosphäre werden diese Tapeten von feinsten Kapillarwurzeln durchsetzt und für die Ernährung der Pflanzen genutzt. Zuweilen wachsen auch Wurzeln in dem Ganglumen verlassener Röhren abwärts und gelangen so in tiefere Bodenschichten (vgl. WYSSOTZKY in KOSSOWITSCH, 1911; WILCKE, 1953). An Bodenausstichen heben sich daher die Röhren durch ihren Gehalt an allochthonen Substanzen vom umliegenden Gestein in der Regel deutlich ab. Infolge der hohen mechanischen Beanspruchung des Wurmkörpers bei der Erstellung tiefgehender Röhren können diese nur von großen Arten angelegt werden (vgl. WILCKE, 1953 u. Fußnote ¹).

Für gewöhnlich erreichen in unseren Breiten die Durchmesser der Wurmröhren in größeren Tiefen 6–8 mm und dürften hierin lediglich von den Querschnitten der Gänge tropischer und subtropischer Spezies übertroffen werden. Werden derartige Gänge in fossilen Landböden gefunden, so darf natürlich auf ein gleichzeitiges Vorkommen von Regenwürmern geschlossen werden. Pflanzenwurzeln und insbesondere Bodenwasser können aber nachträglich stärkere Veränderungen in Form und Verlauf der Gänge hervorrufen und sie z. B. durch Verschlammung nahezu unkenntlich machen (s. u. und Abb. 7). In den meisten Fällen dürfte aber eine Zerstörung des gesamten Bodenprofils durch fluviale oder äolische Abtragung jegliche Spuren verwischen. Dieser Vorgang ist ohne Zweifel vielfach mit einer Änderung des Klimas verbunden, die auch darüber entscheidet, ob das Bodengefüge in seinem Aufbau nachhaltig zerstört wird oder ob ehemalige Strukturelemente die Umwandlung in einen anderen Bodentypus überstehen. Es dürfte somit von der Sukzession „geeigneter“ Klimatypen abhängen, ob fossile Regenwurmgänge erhalten bleiben.

Im Folgenden soll über derartige Regenwurmgänge berichtet werden. Im Jahre 1898 beschrieb der russische Bodenkundler G. N. WYSSOTZKY einen neuen Regenwurm aus der Umgebung von Mariupol im Gouvernement Jekaterinoslaw (heute Shdanow/Gouv. Stalino), dem er den Namen *Dendrobaena mariupoliensis* gab. Er will die Gänge dieser Spezies bis zu 8 m tief in das Erdreich verfolgt haben. Diese

¹) WILCKE, D. E.: Die Lage des ersten Rückenporus und seine Beziehung zur Ökologie der Regenwürmer (im Druck).

Notiz wurde von MICHAELSEN (1899, 1900, 1910, 1928), HOFFMANN (1930) und neuerdings auch von WILENSKI (1957, deutsche Übersetzung) und ZRAJEWSKY (1957) übernommen. Da aber eine Tiefe von 8 m aus noch darzulegenden Gründen unglaubwürdig erscheint, habe ich eine Nachprüfung der Angaben und auch der Spezies vorgenommen.

Der Fehler liegt an der irrtümlichen Einordnung der Art in das Genus *Dendrobaena* der *Lumbricidae*. Diese Gattung umfaßt lediglich kleine Spezies mit relativ geringer Segmentzahl und zeichnet sich zudem durch purpurfarbenes Pigment im Hautmuskelschlauch aus. Alle hierher gehörigen Arten bewohnen teils Baumstubben, teils die Bodenstreu oder die oberen Bodenschichten (A-Horizont). Sowohl die Diagnosen von MICHAELSEN (1899, 1900, 1910) als auch eigene Nachprüfungen an 10 mir zugänglichen Exemplaren verschiedener Entwicklungs- und Reifestadien ergaben eindeutig deren Zugehörigkeit zum Genus *Octolasion*²⁾. Diese Gattung ist, abgesehen von zwei weit verbreiteten Spezies (sekundär?), allem Anschein nach in Europa endemisch und umfaßt vornehmlich vielsegmentige Formen. *Octolasion mariupoliense* (WYSSOTZKY) 1898 ist ein ausgesprochener Bewohner der Steppenböden des südrussischen Tschernosemgebiets.

Über die Lebensansprüche von *O. mariupoliense* liegen auch schon einige Angaben vor (ZRAJEWSKY, 1957). Die Spezies bevorzugt lehmige bzw. tonige mit Sand vermischte Steppenböden und ist gegen eine Zunahme der Sandfraktion ebenso empfindlich wie gegen stärkere Bodenfeuchtigkeit. Dadurch ist die enge Bindung an die klimatischen Verhältnisse des südrussischen Schwarzerdegebietes gegeben. *O. mariupoliense* legt nach ZRAJEWSKY (s. o.) etwa bis zu 2,5 m tief reichende Röhren an, von denen maximal 24/m² bewohnt sind. In ihrem Verbreitungsgebiet ist die Spezies mit 25–30 cm Länge und 1 cm Durchmesser der größte dort heimische Regenwurm. An einen bestimmten Baumbestand ist er nicht gebunden und wurde unter Eichen, Eschen, Spitzahorn sowie Schwarzpappeln angetroffen. Hervorgehoben sei schließlich noch seine Fähigkeit zu starker Bodendurchmischung.

Diese Angaben lassen sich neuerdings durch metrische Untersuchungen an anatomischen Merkmalen überprüfen. Vergleichende Freilandbeobachtungen über die von den verschiedenen Regenwurmartentypen erreichten Tiefenbereiche (WILCKE, 1953) haben nämlich gezeigt, daß in tiefgründigen Böden die Gänge der einzelnen Spezies unterschiedlich weit in das Erdreich hinabreichen, so daß die Glieder einer Regenwurmsynusie in solchen Böden eine stockwerkartige Schichtung der vertikalen Lebensbereiche aufweisen. In Böden geringer Mächtigkeit treten derartige Tendenzen weniger deutlich hervor; hier besteht vielmehr eine Neigung zur Verarmung an Stockwerken und an Arten. Diese auffällige Erscheinung läßt auf gewisse ökologische Unterschiede zwischen den Angehörigen verschiedener Stockwerke schließen. Der Gangtiefe entsprechend kann man zwischen Flachgräbern und Tiefgräbern unterscheiden! Beide ökologische Gruppen werden durch Formen mit intermediärem Verhalten lückenlos untereinander verbunden. Die großen, vielsegmentigen Arten kriechen fast ausnahmslos auch tief in den Boden hinab, während kleine Spezies mit weniger Körperringen nur in den oberen Bodenlagen angetroffen werden (WILCKE, 1953; McLGUILD, 1955).

²⁾ WILCKE, D. E.: Zur Kenntnis von *Octolasion mariupoliense* (Wyss.) 1898 (im Druck); Herrn Professor v. HAFENER, Zoologisches Museum der Universität Hamburg, möchte ich an dieser Stelle für die freundliche Erlaubnis zur Untersuchung der fraglichen Stücke herzlich danken.

Diese aus der Felderfahrung gewonnenen Erkenntnisse werden durch die Korrelationen der ökologischen mit anatomischen Merkmalen bestätigt^{1) 3)}. So bestehen zwischen der Lage des 1. Rückenporus und der Verstärkung der vorderen Septalwandungen einerseits und den von den einzelnen Spezies erreichten größten Tiefen andererseits direkte Beziehungen, welche die mechanische Beanspruchung der jeweiligen Art zum Ausdruck bringen. Die Stellung des vorderen Rückenporus, den man ja äußerlich sieht, ist ein sicheres Merkmal für den relativen Tiefgang einer Spezies. Je weiter dieser Porus nach vorn verlagert ist, desto kleiner und segmentarmer bleibt die Art und um so geringer ist ihr vertikaler Lebensbereich und umgekehrt. Diese in jeder Gattung auftretende Erscheinung ermöglicht die ökologische Einstufung auch solcher Arten, die bisher in nur wenigen Exemplaren gefunden wurden und über deren Ansprüche bislang Unklarheit herrschte.

Seit den Untersuchungen von HERTLING (1923) ist bekannt, daß die Typhlosolis für die Ernährung der Regenwürmer ein wichtiges Organ darstellt. Die Korrelationen dieses Organs zum Intestinum und zu Teilabschnitten des Darmes lieferten³⁾ interessante Anhaltspunkte für das ökologische Verhalten der einzelnen Arten und wurden durch experimentelle Untersuchungen bestätigt. Die sogenannten Tiefenformen besitzen eine verhältnismäßig kurze, die Flachgräber dagegen eine relativ lange Typhlosolis. Außerdem ist die Fähigkeit zur Vermischung zweier Bodenhorizonte, von denen der untere nahezu steril ist und in der freien Natur etwa einem C-Horizont entspricht, umgekehrt proportional der Typhlosolislänge. Tiefenformen haben also eine besonders große Durchmischungsfähigkeit und -leistung, während die Oberflächenformen, die man auch als humusliebende Arten bezeichnen darf, in erster Linie an der Umwandlung der organischen Substanz beteiligt sind.

Auf Grund dieser anatomischen Befunde, an denen sich die ökologischen Bedürfnisse abzeichnen, ist *Octolasion mariupoliense* als Tiefenform anzusprechen. Damit decken sich auch die Angaben von WYSSOTZKY und ZRAJEWSKY, wonach die Spezies tief ins Erdreich hinabreichende Gänge anlegt. Da WYSSOTZKY jedoch von Tiefen bis zu 8 m spricht, was weder von ZRAJEWSKY noch von WILENSKI (s. o.) bestritten wird, derartige Grableistungen aber bisher von keiner Regenwurmspezies bekannt wurden — auch von Riesenformen wie *Megascolides australis* McCoy nicht (vgl. SPENCER, 1888) — erhebt sich die Frage, ob denn Regenwürmer überhaupt so tief in das Erdreich hinabkriechen können? Durch Verstärkung der Septalwandungen wären an sich die mechanischen Voraussetzungen zur Erreichung größerer Bodentiefen ohne weiteres gegeben, doch steht dieser theoretischen Überlegung die bisherige Felderfahrung entgegen. Die Ursache für diese Divergenz liegt wahrscheinlich in der chemischen Zusammensetzung der Bodenluft.

Der Gehalt der Bodenluft an O₂ nimmt bekanntlich mit wachsender Bodentiefe ab, während die CO₂-Konzentration zunimmt und infolge ihrer hemmenden bzw. toxischen Wirkung besondere Bedeutung gewinnt. Diese Erscheinungen beruhen auf der Abnahme der Bodendurchlüftung mit wachsender Tiefe und auf der erhöhten Tätigkeit der Mikroben und Wurzeln im Bereich der Rhizosphäre (Tabelle 1). Hier-

³⁾ WILCKE, D. E.: Über die Beziehungen zwischen Typhlosolis und Ökologie der Regenwürmer (im Druck).

Tabelle 1
CO₂-Konzentration (in ‰) in der Bodenluft verschiedener Standorte
(aus H. LUNDEGÄRDH, 1957)

Standort	Tiefenbereiche			
	15 cm	30 cm	45 cm	60 cm
Grasboden	1.46		1.64	
Ackerboden	0.34		0.45	
Buchenwaldboden		0.33		0.39
Sandboden	0.25	0.31		

bei zeigt unter den verglichenen Standorten der Grasboden die höchste CO₂-Konzentration. Während in 30–60 cm Tiefe die CO₂-Gehalte nur um Bruchteile eines Prozentes steigen, werden unterhalb von 1 m bis zu 4 ‰, in Extremfällen sogar bis zu 8 ‰ erreicht (FODOR cit. n. LUNDEGÄRDH, 1957). BOYNTON-COMPTON (vgl. RUSSELL, 1950) verfolgten den jahreszeitlichen Verlauf der CO₂-Produktion in einem schluffigen Ton- und einem sandigen Lehmboden in Tiefen von 30, 90 und 150 cm (Abb. 1). Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß neben der Bodenart, die den CO₂-Gehalt stark beeinflusst, mit zunehmender Tiefe eine sehr starke Vermehrung der CO₂ stattfindet, wobei aber starke jahreszeitliche Schwankungen auftreten. Bodenart und Zusammensetzung der Pflanzendecke wirken also modifizierend auf die CO₂-Gehalte der Bodenluft ein. Die während der Vegetationszeit durch die Tätigkeit der pflanzlichen Organismen entstehende CO₂ wird nur teilweise in die Atmosphäre abgegeben. Ein beträchtlicher Teil sinkt allmählich in größere Tiefen ab und reichert sich in den unteren Bodenschichten an.

SHIRAIISHI (1954) konnte nun nachweisen, daß Regenwürmer gegen CO₂ sehr empfindlich sind, hohe Konzentration durch sofortige Fluchtbewegungen beantworten und bereits bei einem Gehalt von 6.25 ‰ CO₂ in der Bodenluft zu Schockreaktionen neigen. Andauernde hohe CO₂-Gehalte lähmen sogar die Bewegungsfähigkeit der Würmer und führen schließlich zum Tode. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte bereits NAGANO (1934) bei Versuchen über die Lebensdauer von Regenwürmern in Wasser bzw. einer CO₂-Atmosphäre. Demnach wird die Lebensfähigkeit der Regenwürmer durch steigenden CO₂-Gehalt der Bodenluft nachteilig beeinflusst. Da aber die CO₂-Konzentration mit zunehmender Bodentiefe ansteigt, entsteht in einem bestimmten Tiefenbereich für die Regenwürmer eine CO₂-Schranke, die sie nicht überwinden können.

Abweichende Verhältnisse scheinen in semiterrestrischen Böden vorzuliegen. So werden z. B. in den Aueböden des Niederrheins zwischen Kleve und Emmerich Grundwasserschwankungen von etwa 4 m gemessen. Der Auelehm ist von Regenwurmröhren durchsetzt, die auch die tonigen Schichten durchstoßen. Da diese Böden bei Hochwasser häufig überflutet werden, wird mit der Bodenluft auch die vorhandene CO₂ völlig aus dem Erdreich hinausgedrückt, so daß im Gefolge dieser „Durchlüftung“ der für die Regenwürmer kritische CO₂-Prozentsatz in größerer Tiefe wohl selten erreicht wird⁴⁾. Diese Frage bedarf allerdings im Hinblick auf das Überleben bzw. die Regenerationsfähigkeit der dort lebenden Population noch der Klärung,

⁴⁾ Für diesen wichtigen und interessanten Hinweis danke ich Herrn Professor MÜCKENHAUSEN sehr herzlich.

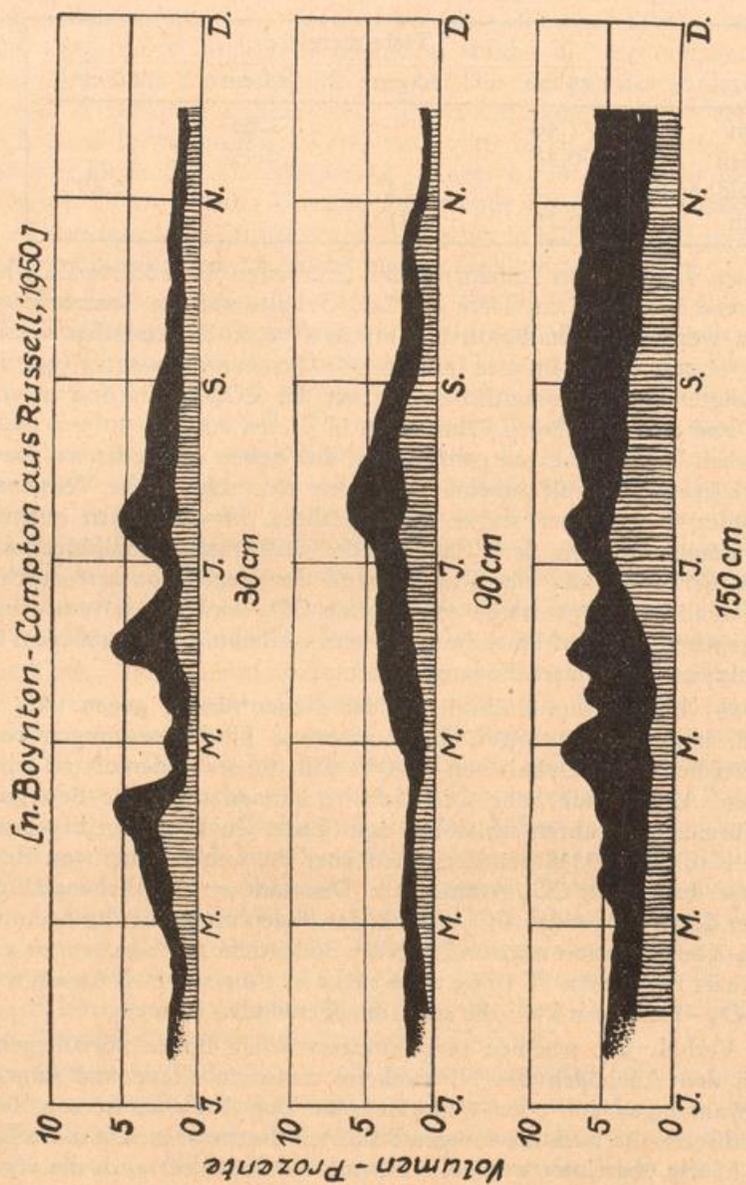


Abb. 1. CO₂-Gehalte der Bodenluft in drei Tiefenhorizonten in drei Tiefenhorizonten im Verlauf eines Jahres (nach BOYNTON-COMPTON, aus RUSSELL, 1950)

zumal die bisherigen experimentellen Versuche (NAGANO, 1934; dort auch weiteres Schrifttum!) in diesem Punkt keineswegs befriedigen. Da die Gänge relativ weit hinabführen, es sich also um tiefgrabende Arten handelt, müßte man folgern, daß die CO_2 -Schranke für Regenwürmer in terrestrischen Böden besonders klar ausgeprägt zu sein scheint, während dies für semiterrestrische Böden nicht immer zutrifft. Ihr Tiefenbereich dürfte durch Bodentyp, Bodentextur und Pflanzenbewuchs stark schwanken und in tiefgründigen, nicht staunassen terrestrischen Böden unterhalb der 2–3 Meterlinie liegen. Unter solchen Umständen können rezente Regenwurmgänge unmöglich 8 m Tiefe erreichen. Da WYSSOTZKY als besonders guter Kenner der Schwarzerdegebiete Rußlands gilt, zweifle ich nicht an der Richtigkeit seiner Angaben, nehme aber an, daß ihm fossile Gänge vorlagen.

Über diese Frage kann nur das Bodenprofil Auskunft geben. Da mir der russische Originaltext nicht zugänglich war, entnehme ich die nachfolgenden Angaben der Arbeit von HOFFMANN (1930, S. 408): „Die oberen Lagen werden von fruchtbarer Humuserde gebildet; darunter befinden sich Kalkschichten. Der Untergrund besteht aus sehr festem Ton, der von dem gelösten Kalk der oberen Schichten stark imprägniert ist und hierdurch eine fast zementartige Härte angenommen hat. Eine hier vorkommende Regenwurmart (*Allolobophora mariupoliensis*)⁵⁾ wird nur für die Pflanzenwelt von größter Bedeutung, daß sie bis zu 8 m in diesen harten Boden 5–7 mm breite mit Wurm Kot erfüllte Gänge eintreibt. Ihnen folgen nun die Wurzeln der Steppengewächse, welche hierdurch erst die Möglichkeit erlangen, sich in den Zeiten der Dürre hinreichende Feuchtigkeit zu verschaffen“. Die Gesteine unter dem Löß der Schwarzerdegebiete Rußlands bestehen nach KOSSOWITSCH (1911) im nördlichen Verbreitungsgebiet der südrussischen Steppe aus Moränenablagerungen (Tonen und Lehmen), im südlichen aus rotbraunen Tonen und im Südosten vorzugsweise aus salzführenden bunten Tonen und sandigen Ablagerungen des einstigen aralo-kaspischen Meeres. Im Falle des hier interessierenden Bodenprofils handelt es sich um Tongestein.

Die Schwarzerde verdankt ihre Entstehung bekanntlich der Einwirkung eines bestimmten Steppenklimas und der Grasvegetation auf leicht zerfallende, kalkreiche Lockergesteine. Die Regenfälle reichen hier nicht aus, um den Boden auszulaugen, wobei wohl weniger die Temperatur oder die Regenmenge entscheidend ist als der niedrige Durchfeuchtungswert des Bodens. Infolgedessen zeigt die Schwarzerde bis in tiefe Schichten hinein nahezu neutrale Reaktion. Die organische Masse erreicht eine beachtliche Mächtigkeit und ist durch hohe Anteile an Grahuminsäure gekennzeichnet. Charakteristisch ist ferner eine mit CaCO_3 angereicherte Zone, welche optimal in Tiefen unter 2 m liegt (Abb. 2, T. I). Wird das Klima arider, so erscheinen in dieser Zone dichte Kalkkonkretionen. Da sich ferner der tiefgründige Tschernosem unter stärkeren, der flachgründige, weiter südlich auftretende Schwarzerdeboden der arideren Regionen aber unter geringeren Regenmengen bildet, tritt die Ausfällungszone für CaCO_3 bei ersterem in tieferen, bei letzterem aber in weitaus höheren Lagen auf. Dazu gesellt sich dann hier noch eine Ausfällungsschicht von Gips, der aus dem Oberboden stammt und eine sehr starke Verhärtungszone entstehen läßt.

⁵⁾ Die Gattung *Dendrobaena* wurde von MICHAELSEN (1900) als Subgenus zum Genus *Allolobophora* gestellt und nach dem Vorschlag von SVETLOV (1924) wieder zu einer selbständigen Gattung erklärt. HOFFMANN hat sich also nach der Nomenklatur von MICHAELSEN (1900) gerichtet.

Vergleicht man nun diese Erscheinungen mit den Angaben des Bodenprofils von WYSSOTZKY, so wird klar, daß die zementartigen Bodenverhärtungen nur die erwähnte, durch Percolation von CaCO_3 und CaSO_4 aus den darüber befindlichen Bodenlagen, entstandene Zone sein kann. Da die Regenwürmer solche zementartig verhärteten Schichten sicher nicht durchstoßen können, besteht der Verdacht, daß die dort vorhandenen Regenwurmgänge schon vor der Bildung des Verhärtungshorizontes entstanden sind. Da hierzu ein feuchteres Klima als das derzeitige erforderlich ist, können die den Verdichtungshorizont durchstoßenden Regenwurmgänge nicht rezent sein, sondern müssen ein weitaus höheres Alter besitzen und können auch nicht durch die rezente Spezies *O. mariupoliense* gebildet worden sein. Hierfür spricht sowohl die für die Regenwürmer bestehende CO_2 -Schranke als auch die Tatsache, daß WYSSOTZKY nur von Gängen, nicht aber von Tierfunden berichtet. Er schließt also lediglich aus der Größe der dort angetroffenen Regenwürmer (vgl. auch ZRAJEWSKY, 1957) auf ihren relativ großen Tiefgang.

Wesentlich günstiger liegen die Verhältnisse bei einem anderen Bodenprofil, das von WYSSOTZKY (1899) ebenfalls im Umkreis von Mariupol (Shdanow) aufgenommen wurde und auch in einer Totalansicht sowie in einem Teilausschnitt zeichnerisch wiedergegeben wurde (vgl. KossowITSCH, 1911). Der A-Horizont ist hier etwa 60 cm dick und liegt auf einer bis in die Tiefe von 1.90 m reichenden Lößschicht (Abb. 3, T. II). A-Horizont und die darunter unmittelbar anschließenden Lößteile sind bis zu etwa 1 m Tiefe mit Krotowinen stark durchsetzt. Die vorhandenen kreisrunden Gangquerschnitte stammen allem Anschein von Maulwürfen her⁶⁾, während die weitaus größeren, oft mit allochthonem Füllmaterial vermischten und versetzten Gänge Steppennagern zuzusprechen sind. Ihr Lumen ist in der Regel nicht kreisförmig und wechselt auch vielfach in Form und Durchmesser. Außerdem sieht man aber, vor allem im Löß-Horizont, die an ihrer dunklen Füllmasse kenntlichen, der lotrechten Struktur des Lößbodens entsprechenden, senkrecht in den Boden absteigenden Regenwurmröhren.

Nun taucht aber in etwa 2 m Tiefe eine Humusschicht auf, die nach unten 1 m Dicke erreicht und mit einer darunter liegenden Lößschicht durch tiefe Zungenbildungen verzahnt ist. In diesem Humus-Horizont erscheinen ebenfalls die erwähnten charakteristischen Querschnitte der Krotowinen von Steppennagern und Maulwürfen. Der Lößboden unmittelbar über dem Humus-Horizont ist dagegen von derartigen Tiergängen frei, die Humusansammlungen sind also wohl Reste eines begrabenen Bodenprofils (KossowITSCH, 1911). An der unteren Grenze dieser Humusschicht ziehen gut erkennbare Gänge in Form von Zungen in die Tiefe (Abb. 3, 4), die einwandfrei als Regenwurmröhren auszumachen sind. Zuweilen wird auch das Füllmaterial der Krotowinen von ihnen durchstoßen (Abb. 4, T. III). Der „begrabene“ Humus-Horizont ist übrigens keine lokale Erscheinung und nicht etwa auf das abgebildete Bodenprofil beschränkt, sondern taucht in den verschiedensten Gebieten der Schwarzerdegebiete Südrußlands auf (Abb. 5, T. IV). Er konnte u. a. auch außerhalb Rußlands z. B. in Ungarn, Rumänien und auf Istrien festgestellt werden. Seine Tiefe wechselt sehr stark und liegt im russischen Tschernosemgebiet ungefähr zwischen 2 und 5 m (KossowITSCH, 1911). Daß es sich bei der fraglichen Schicht wirklich um

⁶⁾ Obwohl der Maulwurf gemeinhin kein Steppenbewohner ist, soll er aber auch am Unterlauf des Dnjepr verbreitet sein und von hier aus in östlicher Richtung im Bereich der Steppe vorkommen. Diesen Hinweis verdanke ich Herrn Dr. v. LEHMANN, Museum König, Bonn, der die russische Fachliteratur daraufhin durchsah. Ihm sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

einen begrabenen Boden handelt, geht aus der chemischen Analyse (Tabelle 2) hervor. Humusprozent, Prozente für Tongehalt, hygroskopisches und chemisch gebundenes Wasser nebst Eisenoxydgehalt sind in der Humusschicht im Vergleich zu den darüber und darunter befindlichen Bodenlagen höher, während die Werte für Kalk- und CO_2 -Gehalte (nicht in der Bodenluft!) hier am geringsten sind. Daß die Humusanteile denen der üblichen Humusgehalte in Schwarzerdeböden so unähnlich sind, beruht auf Ursachen, die später noch erwähnt werden sollen. Bemerkenswert

Tabelle 2

Analytische Daten für schichtenweise Bodenproben aus der „Humus“-
schicht und den darüber und darunter befindlichen Bodenlagen (Gouv.
Samara, heute Kuibyschew) (10 %iger salzsaurer Auszug)
(nach G. N. Wyssotzky, 1902)

Horizonte ⁷⁾ :	Ca-Schicht	Fossiler A-Horizont		Fossiler C-Horizont
		oben	unten	
Schichten:	Über der Humusschicht		Humusschicht	Unter der Humusschicht
	mit CaCO_3 angereichert	mit humosen verschwommenen Zungen		
Tiefen:	1.2—1.3 m	2.7—2.8 m	3.1—3.2 m	4.05—4.15 m
Hygroskopisches Wasser	1.93 ‰	4.14 ‰	4.57 ‰	3.84 ‰
Chem. gebundenes Wasser	3.06 ‰	4.82 ‰	5.36 ‰	5.00 ‰
Humus (n. Knop)	0.19 ‰	0.40 ‰	0.49 ‰	0.19 ‰
Tonerde	2.22 ‰	5.59 ‰	6.61 ‰	5.22 ‰
Eisenoxyd	3.41 ‰	4.27 ‰	4.97 ‰	4.25 ‰
Kalk	9.13 ‰	6.66 ‰	6.71 ‰	11.06 ‰
Magnesium	1.93 ‰	1.48 ‰	1.38 ‰	1.86 ‰
CO_2	6.98 ‰	4.60 ‰	4.18 ‰	8.32 ‰
SO_3	0.025 ‰	0.042 ‰	0.037 ‰	0.069 ‰
SiO_2 (entzogen d. Alkali)	9.13 ‰	18.56 ‰	22.52 ‰	19.72 ‰

erscheint die enorme Zunahme der Kalkgehalte unter der Humusschicht, also in dem schon erwähnten Verhärtungshorizont. Aus den Profilen und der Analyse geht also klar hervor, daß hier ein begrabener Humushorizont vorliegt. Dem Verfasser sind derartig begrabene Bodenhorizonte sowohl aus der Ukraine als auch aus Westsibirien durch eigene Anschauung vertraut; auch hier konnten verschiedentlich Gänge von Regenwürmern beobachtet werden.

Auf den Abbildungen 3—5 sieht man außerdem auffallend helle Streifen, die in der Regel nicht so tief in das Profil des begrabenen Bodens hineinreichen wie etwa die zungenförmigen Verzahnungen des Humus-Horizontes. Die Streifen sind kaum breiter als die Gangquerschnitte der Regenwurmrohren im oberen Schwarzerdeprofil und gehen ohne Unterbrechung in den unteren Bereich des oberen Lößbodens über, während sie zur unteren Lößlage keinerlei Beziehungen aufweisen.

⁷⁾ Die Horizontbezeichnungen wurden vom Verfasser zugesetzt, vgl. auch Abb. 5.

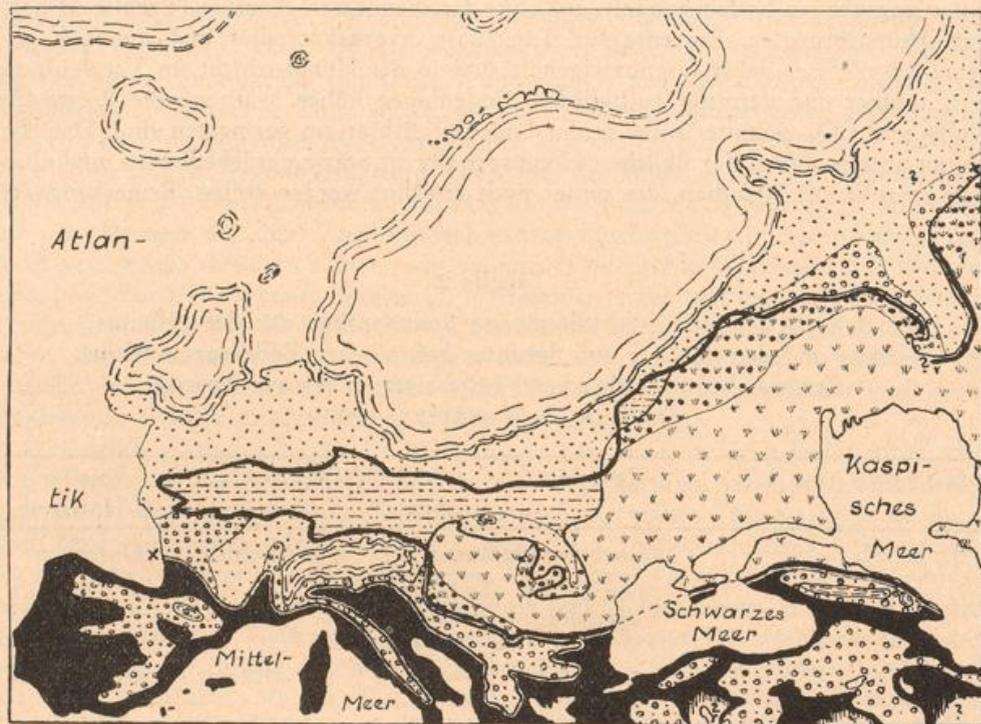


Abb. 6a. Klimazonen in Europa während der Würmeiszeit
(nach BÜDEL, 1949) verändert

Die Entstehung des Löß fällt bekanntlich vornehmlich in die kalten Zeitabschnitte des Diluviums, wobei zwei Tatsachen wichtig sind, das Herkunftsgebiet und der Sedimentationsraum des Löß. Eine Auswehung des Lößstaubes kann nur in solchen Gebieten erfolgt sein, die infolge spärlicher oder fehlender Vegetation dem Angriff heftiger Winde ausgesetzt waren. Die Herkunftsgebiete des aufgewirbelten Lößstaubes sind somit in den ausgedehnten damaligen Tundrenregionen zu suchen. Ablagerungsgebiete waren dagegen Zonen geringer Bodenbewegungen und einer dichten, geschlossenen Pflanzendecke. Als weitere Vorbedingung muß in den Sedimentationsräumen ein ziemlich trockenes Klima geherrscht haben, das eine Entkalkung und Verlehmung der angewehten Windfracht verhinderte. Diese Voraussetzungen sind aber am besten in einem steppenähnlichen Klima erfüllt, nämlich einer dicht-

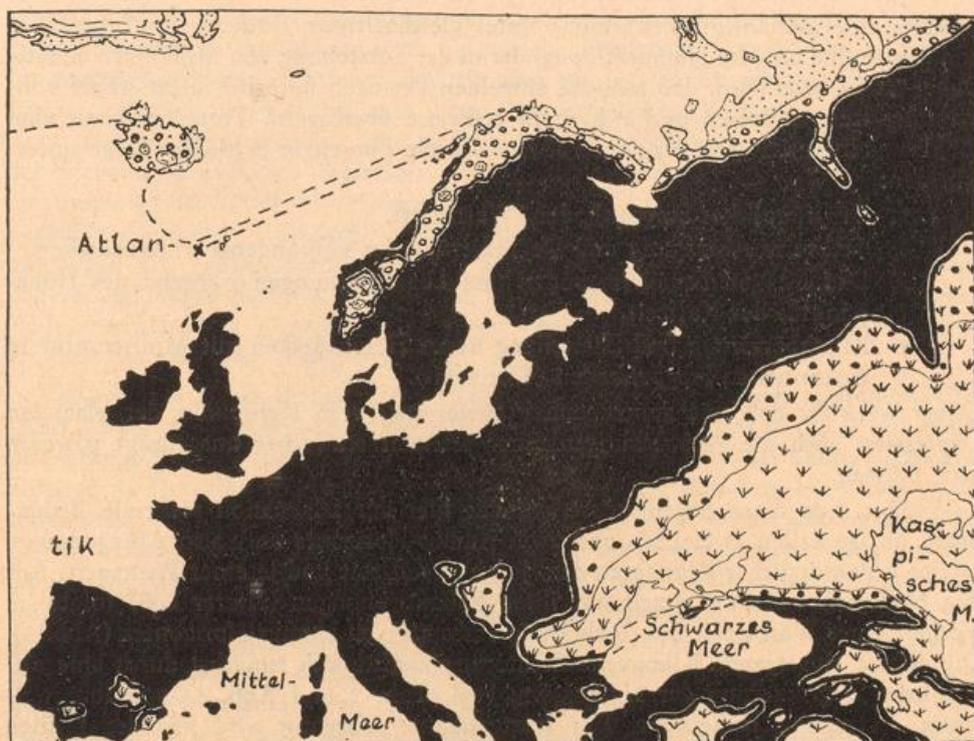


Abb. 6b. Klimazonen in Europa während der Jetztzeit
(nach BÜDEL, 1949)
(kleine Klimainseln, besonders in Gebirgen, unberücksichtigt)

bewachsenen Gras- und Krautflur, die räumlich einen Keil umfaßt, der zwischen Kaukasus und Ural ansetzt und sich verjüngend in westlicher Richtung die Donauländer, Mitteleuropa und Nordfrankreich durchzieht, um in der Bretagne gegen den Atlantik auszustreichen. Dieses Gebiet umfaßte einen einheitlichen, steppenartigen Vegetationsgürtel, der in seinem Mittelteil auf einer von Wien nach Shitomir verlaufenden Linie von der damaligen polaren Baumgrenze gekreuzt wurde (Abb. 6a, b). Der Baumbewuchs, der polwärts dieser Linie infolge zu geringer Sommerwärme fehlte, trat äquatorwärts dieser Grenze infolge der niedrigen, sommerlichen Niederschläge ebenfalls zurück, so daß BÜDEL (1949) einen nördlichen Gürtel mit Lößtundra von einem südlichen mit Lößsteppe unterschied.

Nach BÜDEL (1950) sind die eiszeitlichen Lößbildungen eng mit dem Höhepunkt einer Kaltzeit verbunden. Der zunehmenden Verschlechterung des Klimas zum Beginn einer Kaltzeit geht die Ausbildung von Dauerfrostböden voraus, deren Zone sich mit wachsender Ausdehnung des Inlandeises in südlicher Richtung verlagerte. So bildeten sich in den Böden des periglazialen Raumes zunächst Frostspalten als erster sichtbarer Ausdruck einer einsetzenden Klimaverschlechterung heraus. Zuvor hatte aber bereits ein Abbau bzw. eine Degradierung der vorhandenen Humusdecken eingesetzt. Auf der anderen Seite folgte jeweils auf den Höhepunkt einer

Kaltzeit eine allmähliche Erwärmung unter gleichzeitigem Rückzug des Inlandeises und damit eine erneute Humusbildung, die in der Entstehung von Mullböden endete. Dabei ist zu bemerken, daß sich die einzelnen Perioden natürlich nicht scharf voneinander trennen lassen und sich sogar teilweise überlagern. Trotzdem kann man für das südrussische Steppengebiet etwa folgende Phasen in zeitlicher Folge unterscheiden:

1. Ursprünglicher Steppenboden (Warmzeit),
2. Teilweise Abtragung und Degradierung der vorhandenen Humusdecken,
3. Bildung von Dauerfrostböden und Löbaufwehungen während des Höhepunktes der Kaltzeit,
4. Klimabesserung und Entstehung neuer Humusdecken mit Mullstruktur in einem neuen Steppenboden (Warmzeit).

Dabei ist klar, daß mit zunehmender Entfernung vom Kernpunkt der glazialen Depression auch die Auswirkungen einer Kaltzeit schwächer ausgeprägt gewesen sein müssen.

Wendet man diese Erkenntnisse auf das hier zur Diskussion stehende Bodenprofil an, so fallen zwei Löß- und zwei Humus-Horizonte auf, also Ablagerungen zweier gegensätzlicher Klimaperioden, je einer Kaltzeit und je einer Warmzeit. Auf den Höhepunkt einer Kaltzeit mit ihren Löbaufwehungen (älterer Löß) folgte im Verlauf einer Wärmezeit die Ausbildung eines starken Humus-Horizontes (Abb. 3). Die darauf einsetzende Klimaverschlechterung machte sich zunächst durch eine allmähliche Degradierung der Humusform (vgl. Tab. 2 und Abb. 5) und ihre teilweise Abtragung bemerkbar. Der letztgenannte Vorgang wird auf der rechten Seite des Profils (Abb. 3) deutlich, wo lediglich die unterste, schwach humose Lage mit ihren zungenartigen Verzahnungen übrig blieb. Es handelt sich also bei dem begrabenen Bodenprofil um die Reste einer ehemals viel mächtigeren Humusdecke. Die darauf einsetzende Kaltzeit mit ihrer Bildung von Dauerfrostböden zeichnet sich auf den Abbildungen ebenfalls klar ab, da Frostböden stets an ihrer Spaltenbildung (Eiskeile) zu erkennen sind, nämlich die bereits oben erwähnten feinen, senkrecht verlaufenden, hellen Linien, die mit Lößmaterial der Kaltzeit ausgefüllt sind. Diese Spalten entstehen durch den Bodenfrost während des Winters. Im Sommer sammelt sich in ihnen das Tauwasser, das gefrierend im Winter zur Erweiterung der Spalten beiträgt und unter günstigen Voraussetzungen zur Entstehung von Spaltensystemen und schließlich zu Polygonböden führt. Kossowitsch (1911) machte ferner darauf aufmerksam, daß das in diese Spalten geratene Lößmaterial geschichtet, also durch Wasser eingespült worden ist. Nun wissen wir durch Poser (1947 a, b), daß die Froststärke in nicht vereist gewesenen Räumen in erster Linie an der Breite und Tiefe jener Frostspalten abzulesen ist. Je stärker der Frost war, desto größer sind die Spaltendurchmesser und die Spaltentiefen. In der Umgebung von Mariupol (Shdanow) muß also der Spaltenfrost sehr gering gewesen sein, weil die Spaltendurchmesser (s. Abb. 3, 4) bestenfalls 2–5 cm und die Tiefen höchstens 50 cm betragen, während nach rezenten Bildungen in Alaska (Schwarzbach, 1950) die Eiskeile eine maximale Breite von 3 m und eine Tiefe von 8–10 m erreichen können. Daraus darf gefolgert werden, daß das Gebiet, dem das Bodenprofil entstammt, nur am Rande der Zone der Dauerfrostböden gelegen haben kann.

Interessant ist weiterhin, daß die Krotowinen ihrerseits zwei Besiedlungshorizonte aufweisen und jeweils in den tieferen Zonen des älteren als auch des jüngeren Löß

fehlen. Auch die Regenwürmergänge verhalten sich ähnlich. Im rezenten Schwarzerdeboden können ihre Röhren noch tief in den Lößhorizont hinein verfolgt werden. Im begrabenen Humus-Horizont sind sie aber infolge der Einwirkung des Spaltenfrostes während der Kaltzeit mit ihrem jahreszeitlichen Wechsel von Frost und Tauwetter verwischt worden, aber noch als solche erkennbar und erscheinen dank der Einspülung humosen Materials etwas breiter. Wir dürfen demnach in Übereinstimmung mit BÜDEL (1949) annehmen, daß auch während der letzten Kaltzeit in Südrußland ein steppenähnliches Klima mit einer Steppenvegetation bestanden hat, nur lagen die Temperaturmittel tiefer als heute. Die Anwesenheit von Steppennagern und Maulwürfen im Bereich des älteren Humus-Horizontes und des oberen Teiles des darunter liegenden Lößbodens weist ferner darauf hin, daß vor jener Kaltzeit ein wärmeres Klima herrschte.

Versucht man eine chronologische Gliederung des vorliegenden Gesamtprofils (Abb. 3) zu erhalten, so gehört der jüngere (obere) Lößhorizont in die Würm-Kaltzeit (Haupt-Würm-Vereisung). Auf ihm bildete sich postglazial der heutige Schwarzerdeboden. Der ältere (untere) Löß dagegen dürfte der Altwürm-Vereisung zuzuteilen sein. Beide Vereisungen waren durch die große Würm-Schwankung mit wärmerem Klima getrennt, in der wahrscheinlich der begrabene Steppenboden gebildet wurde. Die Würm-Schwankung kann als Steppen- oder Waldsteppenzeit bezeichnet werden, wobei im Osten Europas der Anteil der Steppengebiete überwog. Es war dies die Zeit der großen diluvialen Steppen im Sinne Nehrings (1890). Da im älteren Steppenboden, den wir u. U. als Tschernosem ansprechen dürfen, bereits Regenwurmröhren nachweisbar sind, ist auch deren fossiler Charakter erwiesen. Sie sind erhalten geblieben, weil in diesem Gebiet ständig ein echtes Steppenklima herrschte und die letzte Vereisung, das Haupt-Würm, nicht so weite Ausmaße besaß wie die vergangenen Hauptvereisungen des Diluviums.

Aber auch im heutigen humiden Klimagebiet kann man auf fossile Wurmrohren stoßen. In der näheren Umgebung Bonns wurden auf der Rhein-Hauptterrasse in Böden mit Pseudogley-Profil (A-gB-G₁-G₂-D) in den Horizonten A bis G₂ Regenwurmgänge beobachtet⁸⁾. Die Horizonte A, gB und die oberste Lage des G₁ waren von 2–3 mm starken Wurmrohren einer kleinen Spezies durchzogen. Darunter traten in beiden G-Horizonten, also bis zu einer Tiefe von etwa 1.2 m Gänge einer sehr großen Spezies mit Höchstweiten bis zu 1 cm auf. Während die kleinen Röhren nachweisbar besiedelt waren, erwiesen sich die großen Gänge der Pseudogley-Horizonte (G₁-G₂) als unbewohnt. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß sowohl die Innenwände als auch die in den Gängen abgelegte Wurmlosung von einer Ton-schicht überzogen war, was dem Beschauer auf den ersten Blick nicht auffällt. Viele Ganglumina waren jedoch mit Tonmaterial völlig zugeschlammmt worden (Abb. 7, T. V) und ließen auf der äußeren Oberfläche der „Tonzylinder“ noch die Eindrücke eines sie ehemals umgebenden, kapillaren Wurzelgeflechts erkennen. Es konnten somit zwei übereinander liegende Wurmrohren-Horizonte unterschieden werden, von denen lediglich der obere mit seinen geringen Gangquerschnitten rezent bewohnt war und bis zu einer Tiefe von etwa 45 cm reichte.

⁸⁾ Herrn Dr. BRAND, Institut für Bodenkunde der Universität Bonn, möchte ich für die freundliche Erlaubnis zur Veröffentlichung dieser Beobachtungen sowie für das Foto (Abb. 7) meinen herzlichen Dank aussprechen.

Da im Pseudogley infolge Verdichtung des Untergrundes eine tiefere Versickerung des Niederschlagswassers entweder verlangsamt oder gar vollkommen verhindert wird, so entsteht in bzw. über der Verdichtungszone eine Stauung des Sickerwassers, die zur Versauerung des Bodens und Ausbildung einer dystrophen Humusform führt und dadurch die Ansiedlung großer Regenwurmartarten unterbindet, weil diese in Böden mit Mullstruktur heimisch sind und bei zunehmender Versauerung des Milieus verschwinden. Die Anwesenheit des Staukörpers ist auch für die allgemein geringe biologische Aktivität des Pseudogleys verantwortlich zu machen. Durch die intermittierende Übernässung des Bodens gerät u. a. die Tonsubstanz in Bewegung und wird bei der nachfolgenden Austrocknung des Bodens wieder abgelagert. Dieser Vorgang geht vornehmlich in bzw. über dem Staukörper vor sich.

Die Tonverschlämmung dürfte somit die fossile Natur des unteren Wurmröhren-Horizontes eindeutig klarstellen. Die Gänge müssen also aus einer Zeit stammen, in der auch für große Regenwurmartarten geeignete Lebensmöglichkeiten vorhanden waren und damit der Bodentyp ebenfalls ein anderer gewesen sein mußte. Es darf dabei an Braunerde oder Parabraunerde gedacht werden, da in diesen beiden Bodentypen die Lebensbedingungen günstig sind (MÜCKENHAUSEN, 1957; KUBIENA, 1953). Durch die allmähliche Verdichtung des Unterbodens wurde der ehemalige Bodentyp allmählich in einen Pseudogley überführt; es entstand eine Bodentypsukzession, die auch durch die Ablösung der ehemaligen Regenwurmspezies durch neue, kleinere Formen zum Ausdruck gelangt. Welcher von den beiden oben genannten Bodentypen als Ausgangsform in Frage kommt, läßt sich wohl nicht eindeutig festlegen, desgleichen auch der Zeitpunkt nicht, zu dem dieser Umwandlungsprozeß eingesetzt hatte. Es wäre durchaus denkbar, daß dieser Prozeß bereits vor dem Ende des Diluviums begonnen hatte.

Nach diesen Befunden wäre es von Interesse, weitere Unterlagen über fossile Regenwurmröhren zusammenzutragen, wobei namentlich die großen Trockengebiete, unter denen z. T. begrabene Humusböden festgestellt wurden, wie etwa die Sahara, besondere Aufmerksamkeit verdienen.

SCHRIFTTUM

- Büdel, J., 1949: Die räumliche und zeitliche Gliederung des Eiszeitklimas, *Naturwissenschaften* 36, 105–112; 133–139.
 — 1950: Die Klimaphasen der Würmeiszeit, *Naturwissenschaften* 37, 438–449.
 Fodor, J. v., 1882: siehe Lundegårdh, H., 1957.
 Groß, H., 1956: Die Umwelt des Neandertalers, *Bonner Jahrb., Beih.* 5, 68–105.
 Guild, W. J. McL., 1955: Earthworms and soil structure, *Soil Zoology, Proc. Univ. Nottingham, Sed. Easter School in Agriculture, Sci.* 83–98.
 Hertling, H., 1923: Untersuchungen über die Typhlosolis und ihre Vascularisierung bei terrikolen Oligochaeten, *Z. wiss. Zoologie* 120, 147–250.
 Hoffmann, R. W., 1930: Die Tiere (Leben und Wirken der für den Boden wichtigen Tiere), Höhere Würmer, *Handbuch der Bodenkunde* 7, 390–412.
 Kossowitsch, P., 1911: Die Schwarzerde (Tschernosiom), *Internat. Mitt. Bodenkunde* 1, 244 ff.
 Kubiena, W., 1948: Entwicklungslehre des Bodens, *Wien*, 215 S.
 — 1953: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas, *Madrid*, 390 S.
 Lundegårdh, H., 1957: *Klima und Boden*, *Jena*, 384 S.
 Michaelsen, W., 1899: Beiträge zur Kenntnis der Oligochaeten, *Zool. Jahrb. Syst.* 12, 105–144

- 1900: Oligochaeta, Das Tierreich Lief. 10, Berlin, 575 S.
- 1910: Zur Kenntnis der Lumbriciden und ihrer Verbreitung, Ann. Mus. Zool. Pétersbourg 15, 1—74.
- 1928: Oligochaeta in Kükenthal: Handbuch der Zoologie 2, Berlin, 118 S.
- Mückenhausen, E., 1956: Typologische Bodenentwicklung und Bodenfruchtbarkeit, Arbeitsgem. f. Forschg. d. Landes Nordrhein-Westfalen, Heft 60, Köln-Opladen, 37—103.
- W., 1957: Die wichtigsten Böden der Bundesrepublik Deutschland, Frankfurt/M., 136 S.
- Nagano, T., 1934: The duration of life of earthworms in water and in pure gases, Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ., 4. ser., Biology 2, 97—109.
- Nehring, A., 1890: Über Steppen und Tundren der Jetzt- und Vorzeit, Berlin, 257 S.
- Poser, H., 1947 a: Dauerfrostboden und Temperaturverhältnisse während der Würmezeit im nicht vereisten Mittel- und Westeuropa, Naturwissenschaften 34, 10—18.
- b: Auftautiefe und Frostzerrung im Boden Mitteleuropas während der Würmezeit, Naturwissenschaften 34, 232—238; 262—267.
- Russell, E. J., 1950: Soil condition and plant growth, 8. Ed. by E. W. Russel, London, New York, Toronto, 635 S.
- Schwarzbach, M., 1950: Das Klima der Vorzeit, Stuttgart, 211 S.
- Shiraishi, K., 1954: On the chemotaxis of the earthworm to carbon dioxide, Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ., 4. ser., Biology 20, 356—361.
- Spencer, W. B., 1888: The anatomy of *Megascolides australis*, Transact. R. Soc. Victoria 1, 1—60.
- Svetlov, P., 1924: Beobachtungen über Oligochaeten des Gouv. Perm, I. Zur Systematik, Fauna und Ökologie der Regenwürmer, Bull. Inst. Rech. biol. Perm 2.
- Wilenski, D. G., 1957: Bodenkunde, Deutsche Ausgabe v. M. Eichhorn, Berlin, 489 S.
- Wilcke, D. E., 1953: Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden, Zeitschr. Morphol. u. Ökol. Tiere 41, 372—385.
- * Wyssotzky, G. N., 1898: Die Natur und Kultur der Pflanzen im weliko-anadolischen Gebiet; Arbeiten d. Exped. unter Leitg. v. Prof. Dokutschajew, St. Petersburg [russ.], zit. bei Hoffmann, Kossowitsch, Wielenski, Zrajewsky.
- * — 1899: Hydrologische und geobiologische Beobachtungen in Weliki-Anadoli, Počvovedenie 1 [russ.], zit. bei Kossowitsch.
- * — 1901/02: Das Steppenilluvium und die Struktur der Steppenböden, Počvovedenie 3. u. 4. [russ.], zit. bei Kossowitsch.
- Zrajewsky, A. L., 1957: Die Regenwürmer als Fruchtbarkeitsfaktor des Waldbodens, Wiss. Akad. UKr. S. S. R., Waldbau-Inst., Kiew, 269 S. [russ.].

Die mit * versehenen Arbeiten waren mir leider im Original nicht zugänglich; ihr Inhalt wurden den Arbeiten der zitierten Autoren entnommen.

Ausdrift des Verfassers: Dr. Dietrich E. Wilcke, Bonn am Rhein, Rheinweg 107.

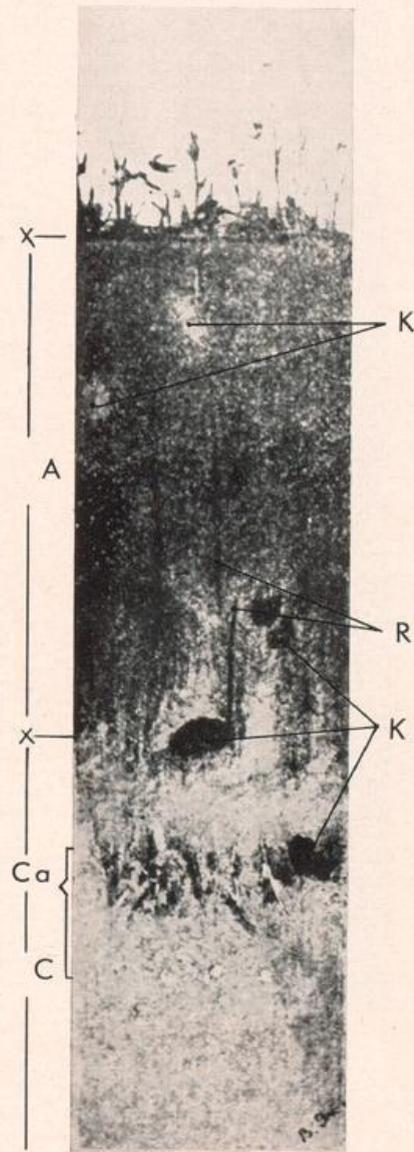


Abb. 2. Profil eines Tschernosems (aus KOSSOWITSCH, 1911; Beschriftung verändert)

- A = A-Horizont
- C = C-Horizont, Lössboden
- Ca = Schicht mit Ausscheidungen von CaCO_3
- R = Regenwurmrohren
- K = Krotowinen

Krotowina (russ.) = Maulwurfsgang, allgemein angewandte Bezeichnung für die Erdbauten aller in Steppenböden lebender Säugetiere

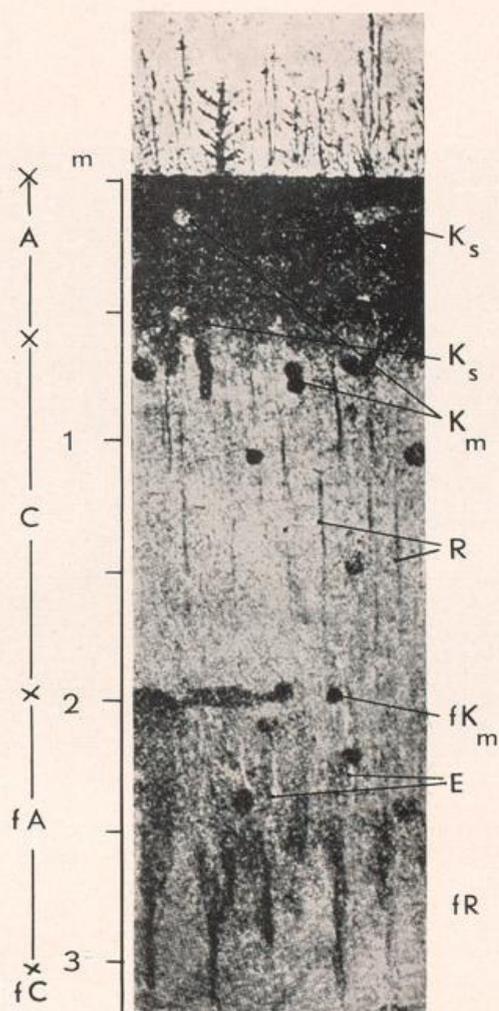


Abb. 3. Profil zweier übereinander liegender Steppenböden
(Krs. Mariupol, Gouv. Jekaterinoslaw, heute Shdanow, Gouv. Stalino)

- A = A-Horizont
- fA = fossiler A-Horizont
- fC = fossiler C-Horizont
- C = C-Horizont
- E = Eiskeile (Frostspalten)
- K_s = rezente Krotowinen von Steppennagern
- K_m = rezente Krotowinen von Maulwürfen
- fK_m = fossile Krotowinen von Maulwürfen
- R = rezente Regenwurmröhren
- fR = fossile Regenwurmröhren

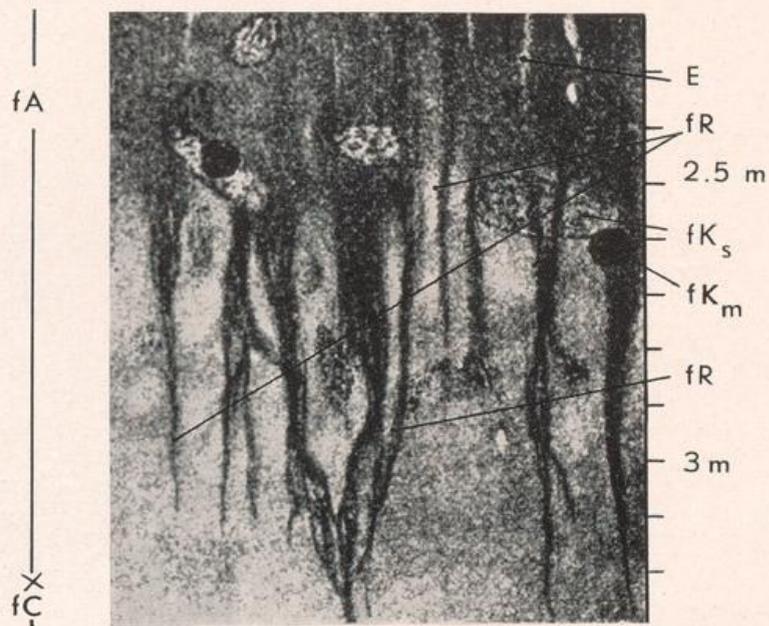


Abb. 4: Ausschnitt aus dem Profil eines begrabenen Steppenbodens
(Krs. Mariupol, Gouv. Jekaterinoslaw, heute Krs. Shdanow, Gouv. Stalino)

(nach G. N. WYSSOTZKY, aus KOSSOWITSCH, 1911)

- fA = fossiler A-Horizont; begrabener Humushorizont
- fC = fossiler C-Horizont; unterer Löß-Horizont
- fK_s = fossile Krotowinen von Steppennagern
- fK_m = fossile Krotowinen von Maulwürfen
- fR = fossile Regenwurmrohren
- E = Eiskeile (Frostspalten)

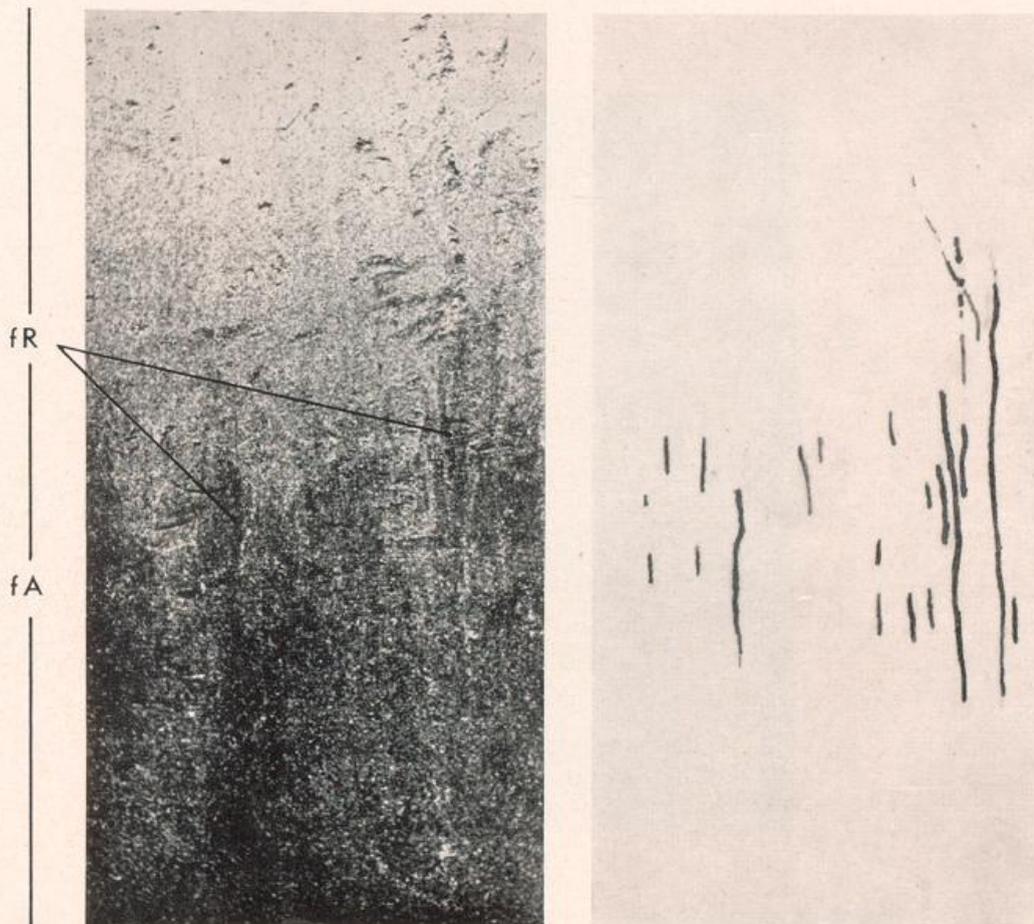


Abb. 5. Oberer Teil eines begrabenen Humushorizontes (links),
(Gouvernement Woronesch); Orientierungsschema (rechts)
(nach einem Foto von G. N. BOTSCH, aus KOSSOWITSCH, 1911)

fA = fossiler A-Horizont, dessen oberer Teil degradiert ist (vgl. Tab. 2)
fR = fossile Regenwurmrohren; sie lassen sich auf der rechten Seite
bis in die degradierte Schicht hinein verfolgen

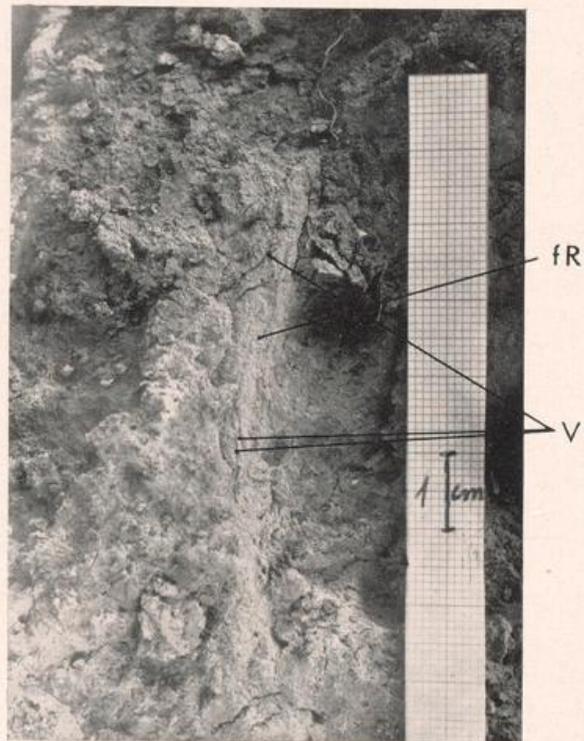


Abb. 7. Mit Tonmaterial zugeschlammtes Teilstück einer fossilen Wurmöhre aus dem G₂-Horizont eines Pseudogleys (1 m Tiefe); Röttgen bei Bonn. Foto Dr. BRAND, Bonn

fR = fossile Regenwurmöhre

V = Vertiefungen auf dem Tonzylinder rühren von ehemaligen Kapillarwurzeln her, die den Gang umspinnen haben

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1959-1960

Band/Volume: [112](#)

Autor(en)/Author(s): Wilcke Dietrich

Artikel/Article: [Fossile Lebensspuren von Regenwürmern 255-269](#)