

Wie tief ist der Boden?

Von belebten Strukturen und Kreaturen des Untergrunds

Jürgen Trautner

Einleitung

Als Junge war ich außerordentlich enttäuscht darüber, den isländische Snæfells und andere Vulkane so weit von meinem Wohnort entfernt zu wissen, dass ich keine Chance hatte, in die Fußstapfen von Jules Vernes' Helden auf einer Expedition zum Mittelpunkt der Erde zu treten.¹ Um Missverständnisse zu vermeiden: Es ging nicht etwa darum, dass mich der Erdmittelpunkt fasziniert hätte. Was ich wollte war die Gelegenheit, ausgestorben geglaubte Tiere in Lebensräumen unter der Erdoberfläche² wiederzuentdecken und gigantische Pilze zu sehen, die größer sein sollten als ein Mensch (so in jenem Roman).

Das Interesse für „verstecktes“ Leben in der Tiefe – weniger im Wasser als an Land – hat sich bis heute bei mir gehalten. Und obwohl ich nicht etwa zu einem Höhlenforscher (Speläologen) oder „wenigstens“ zu einem Pedologen³ geworden bin, habe ich immer wieder Möglichkeiten genutzt, mich in den Untergrund zu begeben, vor dem weder die biologische Vielfalt Halt macht, noch deren Gefährdung. Boden ist durch Leben im Untergrund geprägt, das häufig nicht ausreichend wahrgenommen wird. Der vorliegende Beitrag ist ein kleiner Exkurs dorthin.

Vom „tiefen“ Boden

Viele Jahre nach den eingangs beschriebenen Empfindungen meiner Kindheit bewegte ich mich, teils kriechend, als junger Erwachsener Ende der 1980er Jahre zusammen mit Kollegen durch Lavaröhren auf Teneriffa. Und musste plötzlich erneut an Jules Vernes' Erzählung denken. Ich fühlte mich sehr nahe an der Möglichkeit, unglaubliche Entdeckungen zu machen, auch wenn wir uns nur wenige Meter unter der Erdoberfläche befanden. Natürlich fanden wir dort keine Tiere, die größer als ein oder zwei Zentimeter waren und keine deutlich erkennbaren, subterranean Pilze. Dafür aber blinde Laufkäfer (Carabidae) ebenso wie höhlenbewohnende Zikaden (Auchenorrhyncha, s. a. Abb. 2), die an

¹ Verne (1971). Anmerkung: Die Originalpublikation, *Voyage au Centre de la Terre*, erschien 1864. Auch andere haben diese Publikation schon in Arbeiten über subterranean Vielfalt zitiert, sie ist aber zu schön, um es hier nicht nochmals zu tun.

² subterranean

³ Die Bodenkundler mögen mir verzeihen, zur Einordnung aber noch an späterer Stelle.

Artenschutz und Biodiversität (AsuB)



Dies ist ein Open Access-Beitrag, lizenziert unter der "Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License".

Das bedeutet, er darf kostenlos heruntergeladen, verbreitet und vervielfältigt werden, soweit die Original-Quelle angegeben, kein kommerzielles Interesse damit verfolgt und der Beitrag nicht verändert wird. Details unter:



Wir publizieren Beiträge aus der eigenen Arbeit der herausgebenden Gesellschaft sowie kooperierender Institutionen oder Personen. Bitte senden Sie keine Manuskripte unverlangt ein.

Herausgeber: Artenschutzmanagement gGmbH, Sitz Filderstadt (Deutschland), Geschäftsführender Gesellschafter Jürgen Trautner, Amtsgericht Stuttgart HRB 771465

Schriftleitung: Florian Straub
<https://www.artenschutz-biodiversitaet.de>
<https://www.asub-online.de>

Zitiervorschlag: Trautner J (2024): Wie tief ist der Boden? Von belebten Strukturen und Kreaturen des Untergrunds. Artenschutz und Biodiversität 5 (3): 1-29.
<https://doi.org/10.55957/QJMU4793>
 Veröffentlicht: 4. April 2024

ISSN 2702-9840



Abb. 1: Im Untergrund warten Entdeckungen. Die biologische Vielfalt macht vor ihm nicht Halt (Alle Fotos, soweit nicht anders angegeben: J. Trautner).

Baumwurzeln saugten, welche vom Boden einige Meter über unseren Köpfen die Wände der Röhre durchdrungen hatten. Bis dahin war ich gar nicht auf den Gedanken gekommen, dass solche Wurzeln innerhalb der Lavaröhren eine spezifische Bedeutung haben könnten; erst zwei uns begleitende Experten für Zikaden wiesen uns darauf hin.⁴ Zikaden sind dafür bekannt, meist an Bäumen und krautigen Pflanzen einschließlich Nutzpflanzen zu saugen und die erwachsenen Tiere vieler Arten, die an der Oberfläche leben, sind sehr bunt gefärbt. Einige Arten durchlaufen ihre Larvalentwicklung im Boden, wobei sie Wurzelsäfte saugen. Üblicherweise verlassen aber auch diese Arten vor der letzten Häutung zur Imago⁵ den Boden. Das ist allerdings bei bestimmten Zikaden, wie solchen der kanarischen Lavaröhren oder der höhlenbewohnenden *Iuiuia caeca* aus Brasilien⁶ anders: Sie sind zu einem vollständigen Lebenszyklus in den Untergrund gewechselt.

⁴ Vielen Dank an Hannelore Hoch und Manfred Asche.

⁵ Erwachsenes, geschlechtsreifes Insekt.

⁶ S. Hoch und Ferreira (2016).



Abb. 2: Die höhlenbewohnende Zikade *Tachycixius lavatubus* wurde durch Remane und Hoch (1988) von den Kanarischen Inseln beschrieben. Sie ist wenig pigmentiert, völlig augenlos – die im Foto erkennbaren „Knubbel“ an beiden Kopfseiten sind basale Glieder der ansonsten sehr dünnen, fadenförmigen Fühler – und saugt Pflanzensäfte aus Baumwurzeln, die in die Höhlen hineinreichen (Foto: E. Wachmann).

Dass ich mich auch als Mensch gänzlich und dabei nicht nur virtuell in den Boden begeben kann und hatte, wurde mir erstmals in den Lavaröhren auf Teneriffa wirklich bewusst. Denn gehören diese nicht zum belebten Teil der oberen Erdkruste und lassen sich insoweit nach fachlichen Definitionen⁷ als Teil des Bodens auffassen? Bei den Lavaröhren ist dies um so einfacher zu akzeptieren, als sie selbst weiteren Kriterien aus stärker einschränkenden Bodendefinitionen genügen dürften, wie etwa der Anforderung, (Teil des) Standorts von wurzelnden Pflanzen zu sein⁸, was nicht zuletzt auch durch ihre Lebensraumfunktion für an Wurzeln saugende Zikaden belegt ist.

Die Trennung des Bodens vom „Nicht-Boden“ ist – vor allem nach unten – definitorisch schwierig⁹, wenn man nicht z. B. auf pauschale maximale Tiefenwerte abstellen möchte, die für bestimmte Zwecke praktisch, insgesamt aber fachlich unbefriedigend wären. Der belebte Teil der oberen Erdkruste ist nicht auf eine – aus dem menschlichen Blickwinkel – mehr oder weniger dünne bzw. nur wenige Meter mächtige Schicht der Erdoberfläche beschränkt (dazu Abb. 3, Abb. 4) , sondern erstreckt sich sehr viel heterogener in seiner vertikalen Dimension. Er reicht lokal in der Erdkruste bis in eine Tiefe von 2 km oder mehr in Höhlen hinab und jedenfalls mehrere Dekameter durch Lücken, Klüfte und Spalten. Dass Speläologen insoweit - mit Ausnahme der Arbeit in Wasser- oder Unterwasserhöhlen des limnischen oder marinen Bereichs - im Grunde vielfach in einem weiteren Sinne Bodenkunde betreiben, dürfte nicht allen unter ihnen bewusst sein.

Ich habe für mich persönlich den Begriff des „tiefen Bodens“¹⁰ für all das eingeführt, was als belebte und nicht durch Wasser dominierte Zone unterhalb der Grenze liegt, wo für andere meist der Boden im engeren Sinne, also der „klassische“ Boden endet. Gut geeignet als Klammer für die Subterran-



Abb. 3 und 4: Studium der obersten, häufig von höheren Pflanzen durchwurzelten Bodenzone mit geschichtetem Aufbau. Im rechten Bild ein Profil, in dem die Durchwurzelung durch Gräser und Kräuter gut erkennbar ist.

⁷ Blume et al. (2015): "Soils are the biologically active part of the outermost layer of the Earth's crust, ranging in thickness from a few centimeters to several decameters."

⁸ USDA (1999): "Soil [...] is a natural body comprised of solids (minerals and organic matter), liquid, and gases that occurs on the land surface, occupies space, and is characterized by one or both of the following: horizons, or layers, that are distinguishable from the initial material as a result of additions, losses, transfers, and transformations of energy and matter or the ability to support rooted plants in a natural environment."

⁹ So auch bereits z. B. in USDA (1999) angeführt.

¹⁰ Angelehnt an die "deep hypogean domain", verwendet für Höhlen und tief gelegene Spaltensysteme im Gestein (z. B. in Mammola et al. 2016, 2017), aber im Sinne des erweiterten Bodenbegriffs.

lebensräume, sowohl oberste wie auch tiefere Schichten einschließend, wäre meines Erachtens der Rückgriff auf denjenigen Teil der so genannten „Critical Zone“¹¹, der von unten bis direkt an die Erdoberfläche reicht. Voraussetzung dafür ist aber, dass die Critical Zone tatsächlich so betrachtet wird, dass sie mindestens die biotische Komponente abzüglich alleiniger bakterieller Präsenz¹² vollumfänglich einschließt.

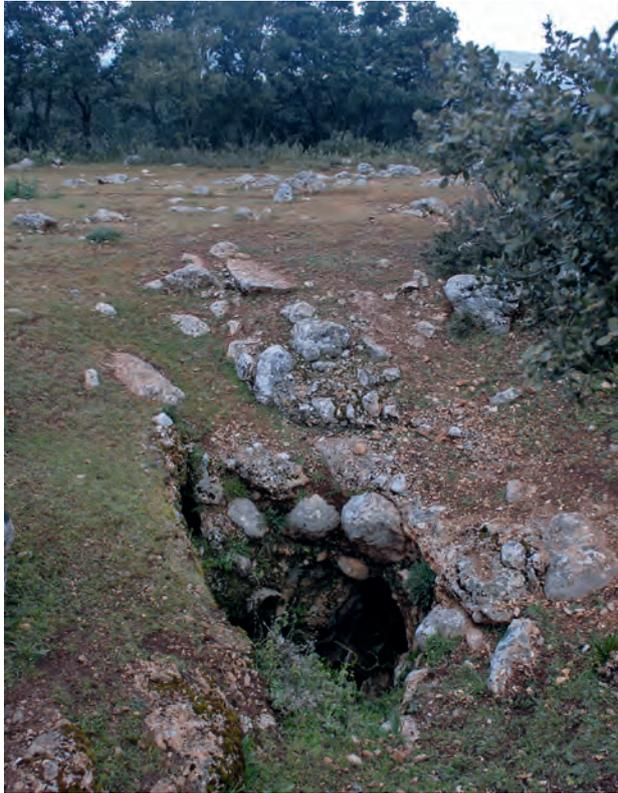


Abb. 5 und 6: Zugänge in den „tiefen Boden“?

Der unterirdische Teil der Critical Zone ist stark vom Gestein bzw. anderweitigem Substrat geprägt, welches die jeweilige Matrix für besiedlungsfähige Strukturen bildet. Letztere wiederum sind das Ergebnis verschiedenster Prozesse, unter anderem der Verwitterung des Gesteins. Zudem ist der unterirdische Teil der Critical Zone mit Ausnahme vollständig abgeschlossener Kompartimente immer einerseits Einflüssen von der Oberfläche, andererseits ggf. auch vom Basisgestein darunter ausgesetzt.¹³ Insoweit sind auch klassischer und tiefer Boden keine vollständig getrennten Zonen. Unterirdische terrestrische wie auch aquatische¹⁴ Lebensräume und ihre Arten können neben der Beeinflussung etwa durch Stoffströme von größerer Tiefe bis direkt an die Oberfläche reichen und mit dieser strukturell sowie biologisch in Kontakt stehen. Jahreszeitlich und witterungsabhängig kommt es zudem zu einer

¹¹ *“The Critical Zone [...] comprises the outermost layers of the continental crust that are strongly affected by processes in the atmosphere, hydrosphere, and biosphere. [...] The lower limit of the Critical Zone generally corresponds to the base of the groundwater zone, a diffuse boundary of variable depth extending a kilometer or more below the surface.” (National Research Council 2001, p. 38). “It is a living, breathing, constantly evolving boundary layer where rock, soil, water, air, and living organisms interact. These complex interactions regulate the natural habitat and determine the availability of life-sustaining resources, including our food production and water quality.” <https://czo-archive.criticalzone.org/national/research/the-critical-zone-1national/>*

¹² *Nicht eingegangen wird hier auf autotrophe Bakterien in Gesteinsschichten oder Grundwasser wie *Desulforudis audaxviator*, s. Chivian et al. (2008).*

¹³ *S. dazu u. a. das Bedrock Critical Zone Network, <https://criticalzone.org/bedrock>*

¹⁴ *Terrestrisch: primär landgebunden/-geprägt, aquatisch: primär wassergebunden/-geprägt.*

gewissen Dynamik. So können etwa Individuen überwiegend tiefer im Untergrund lebender, blinder Käferarten nach starken Regenfällen oberflächennah unter Steinen gefunden werden und die Verteilung subterranean Organismen jedenfalls im temperatur- und feuchtigkeitsbeeinflussten Tiefengradienten unterliegt jahreszeitlichen Schwankungen.¹⁵ Dies bedeutet nicht, dass jedwede Höhlentiere auch oberflächennah gefunden werden können. Zu beachten ist unter anderem die jeweils von den Individuen der Art präferierte und tolerierbare Breite der Umweltbedingungen sowie die tatsächlich bei z. B. jeweiliger Körpergröße und Mobilität „durchlässige“ Verbindung zwischen verschiedenen Lebensräumen und Strukturen des Untergrunds. Insoweit setzt sich der Untergrund aus unterschiedlich ausgedehnten und strukturierten Kontinua zusammen.

Pendler zwischen den Welten

Zahlreiche Arten, die ansonsten auf oder über dem Boden beheimatet sind, verbringen bestimmte Aktivitäts- oder Ruhephasen im Untergrund bzw. nutzen diesen z. B. zur Eiablage. Bei vielen Arten sind unterirdische Strukturen ständiger Teil ihres Lebensraums und ihrer Lebensweise oder werden in Entwicklungsphasen bewohnt. Dabei kann es sich um vorhandene, oder aber um selbst erweiterte oder gegrabene Hohlräume unterschiedlicher Typen handeln.

Beispiele für „Pendler“ sind Fledermäuse, von denen große Bestände in möglichst ungestörten Höhlen und Hohlräumen der gemäßigten Breiten überwintern (Abb. 7) und damit die Zeit geringen Nahrungsangebotes (Insekten) energiesparend überdauern. Dabei sind nicht alle dieser Fledermausarten „Großraumbewohner“, vielmehr verkriechen sich viele Fledermäuse in kleineren Hohlräumen und Spaltensystemen ausgehend von Höhlen oder suchen direkt Spalten- und Kleinraumquartiere auf, wie sie sich etwa in Felswänden und Steinschutt- bzw. Blockhalden bieten.¹⁶ Höhlen, Stollen oder Keller sucht auch die zu den Eulenfaltern (Noctuidae) gehörende Zackeneule als Winterquartiere auf (Abb. 8). In den Tropen etwa können Fledermäuse Höhlen als regelmäßiges Tagesversteck nutzen, aus denen sie in den Abendstunden in teils großer Anzahl ausschwärmen. Unter den Vögeln stellt der in Südamerika vertretene Guácharo (*Steatornis caripensis*), auf Deutsch Fettschwalm genannt, eine Besonderheit dar: Die in Kolonien in Höhlen nistenden Tiere nutzen hier Echoortung zur Orientierung. Ihre Nahrung (Früchte) suchen sie nachts, wobei sie lange Strecken zurücklegen und teils auch mehrtägig unterwegs sein können, bevor sie in ihre Höhle zurückkehren; in einem solchen Fall ruhen sie tagsüber v. a. in Bäumen.¹⁷

Eine ganze Reihe an Säugetierarten und eine Vielzahl an Insekten gräbt selbst Baue und Tunnel in den Boden, wobei vielfach vegetationsarme Bereiche bevorzugt werden, darunter etwa der Feldhamster (*Cricetus cricetus*, Abb. 9), zahlreiche Wildbienen- (Apoidea), Weg- (Pompilidae) und Grabwespenarten (Spheciformes) sowie viele Sandlaufkäfer (zu den Carabidae zählend), letztere insbesondere im Larvenstadium, welches längere Tunnel gräbt (Abb. 10, Abb. 11). Die Larve wartet hier regelmäßig mit dem Kopf im Tunneleingang auf Beute. Auch die Verpuppung, auf die später das fortpflanzungsfähige Stadium folgt, vollzieht sich im Boden. Bei der Maulwurfgrille (*Gryllotalpa gryllotalpa*, Abb. 12) findet ein Großteil des Lebens im Boden statt, wo die Tiere der Art ein oberflächennahes Tunnelsystem anlegen. Hierfür sind sie durch ihre schaufelförmigen, als Grabwerkzeuge ausgebildeten Vorderbeine und die mehr oder minder zylinderförmige Körpergestalt gut ausgerüstet. Vorzugsweise nachts kommen Individuen phasenweise aber auch an die Oberfläche, sind dort teils flugaktiv.

¹⁵ S. Mammola et al. (2017).

¹⁶ Exemplarisch Blejwas et al. (2021).

¹⁷ Holland et al. (2009)



Abb. 7: Großes Mausohr (*Myotis myotis*) an einer Höhlendecke (Foto: M. Bräunicke).



Abb. 8: Überwinternde Zackeneule (*Scoliopteryx libatrix*), von Tautropfen benetzt, in einer Höhle (Foto: M. Bräunicke).



Abb. 9: Eingang zum selbstgegrabenem Bau eines Feldhamsters (*Cricetus cricetus*) (Foto: R. Allgöwer).



Abb. 10 und 11 (unten): Eingang der Larvenröhre des Sandlaufkäfers *Grammognatha euphratica* und aufgegrabene Röhre – an der Hinterwand der Grube – bis in eine Tiefe von rund 50 cm.





Abb. 12: Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa gryllotalpa*).



Abb. 13 und 14: Maulwurfshügel und Maulwurf (*Talpa europaea*) frontal, wobei im rechten Bild gut die als Grabwerkzeuge ausgebildeten Vorderfüße zu sehen sind (Foto rechts: Luc hoogenstein, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons).

Auch der für die vorstehend genannte Art (mit) namengebende Europäische Maulwurf (*Talpa europaea*) ist zeitweise noch auf der Bodenoberfläche aktiv. Am häufigsten jedoch sieht man die Substratdeponien seiner Grabetätigkeit: Maulwurfshügel markieren Ein- und Ausstiege zu seinen Tunnelsystemen (Abb. 13, Abb. 14). Funktional müssen all diese Arten zur Fauna des Bodens gerechnet werden, gerade wenn man dessen Bedeutung als Teil der Biosphäre quantifizieren möchte.¹⁸

¹⁸ Anthony et al (2023) beziehen in ihre Bilanz zur Biodiversität von Böden alle Arten ein, die im oder auf dem Boden leben bzw. die einen Teil ihres Lebenszyklus im Boden abschließen, einschließlich im Boden keimender Pflanzensamen: „We keep a broad definition because these organisms rely on soil to grow, compete, and complete their life cycle.“

Zwischen Wurzeln und Krümeln

In den oberen Bodenschichten¹⁹ sind diejenigen Organismen, die sie in Individuenzahl und Gesamtgewicht der Biomasse dominieren, weder mit bloßem Auge noch mit der Lupe erkennbar: Rund 90 % von ihnen sind Pilze und Bakterien, dazu kommen noch weitere einzellige Organismen.²⁰ Sie spielen eine sehr große Rolle für die Bodenfunktionen; letztere sind jedoch nicht Gegenstand dieses Beitrags.²¹ Auch möchte ich hier im Wesentlichen auf Tierarten der Makro- (> 2mm) und Megafauna (> 2cm) des Bodens eingehen. Ansonsten soll an dieser Stelle nur erwähnt werden, dass all diese Organismen zusammen mit höheren Pflanzen auch wesentlich die chemischen und physikalischen Eigenschaften sowie die räumliche Struktur der oberen Bodenschichten beeinflussen: Etwa durch Wurzeln und Wurzelkanäle, durch Bodenaggregate (durch Mikroorganismen gebildet), durch Tunnel und Kammern diverser Artengruppen ("Bioturbation" mit horizontaler und vertikaler Substratverlagerung) sowie die aktive Verfrachtung von Dung und Tierleichen in den Boden hinein, wie dies etwa durch dungbewohnende Blatthornkäfer (Scarabaeidae) oder aasfressende Käfer (etwa Silphidae) passiert. Auch der Fraß und die Wühltätigkeit an und in Wurzeln unterschiedlicher Dimensionierung lebender Tiere ist hieran beteiligt, einschließlich holzbewohnender (xylobionter) Arten im Bereich größerer Baumwurzeln.

Während die im vorstehenden Kapitel angesprochenen Arten Lebensräume des Untergrundes nutzen, teils ganz überwiegend, aber immerhin noch relevante Phasen ihres Lebens auf oder über der Erdoberfläche verbringen, finden sich bereits in den obersten Bodenzonen zahlreiche Arten, die vollständig oder so größtenteils Bodenbewohner sind, dass andere Aufenthaltsorte – häufig unglückliche – Zufälle darstellen bzw. auf Fluchtreaktionen zurückzuführen sind.

Insbesondere in humusreicheren Böden können die an der Humusbildung mit beteiligten Regenwürmer (Lumbricidae, Abb. 15) nicht nur hohe Individuenzahlen, sondern auch hohe Anteile am Gesamtgewicht der Bodenfauna erreichen. Insoweit stellen sie auch als Nahrungsbasis für weitere Arten einen wichtigen Faktor dar. Letzteres gilt auch bei anderer, deutlich geringerer Körpergröße für die in der Bodenfauna wichtige und relativ artenreiche Gruppe der zu den Urinsekten zählenden Springschwänze (Collembola, Abb. 16). Neben Regenwürmern gehört u. a. eine Reihe an Reptilienarten zur Megafauna des Bodens, darunter die Familie der Blindschlangen (Typhlopidae) und die Doppelschleichen (Blanidae, Beispiel in Abb. 17), die mit einzelnen Arten auch in Europa vertreten sind. Ihr Körperbau erlaubt ihnen eine günstige, grabende Lebensweise in eher feinerem Substrat, bei der über Druck oder Bewegungen der Kopfpattie sowie Streckung und Kontraktion des zudem nach allen Seiten sehr beweglichen Körpers gearbeitet werden kann. Andere bodenlebende Arten weisen, wie die bereits früher angesprochenen und mit Bildern gezeigten Arten Maulwurf und Maulwurfsgrippe, Extremitäten mit guten Grabeigenschaften auf, teils kurz-zylindrische Körper oder in anderen Fällen einen sehr flachen Körperbau, mit dem sie sich gut in Rissen und Spalten bewegen können.

Die Vielfalt des Lebens in oberen Bodenschichten ist zwischenzeitlich auch zum Erfahrungs- und Forschungsgegenstand der ökologisch orientierten Akustik bzw. der auf akustische Aspekte fokussierten Ökologie geworden.²² „Soundscapes“ des Bodens werden u. a. als Möglichkeit gesehen, als nicht-invasive und eher einfach anzuwendende Methode in Monitoringprogrammen für die Biodiversität eingesetzt zu werden.²³ In ausgewählte Bodenstandorte in der Schweiz kann man anhand von Akustikdateien hineinhören.²⁴

¹⁹ Wo bereits die Subterranlebensräumen beginnen, vgl. u. a. Culver & Pipan (2014).

²⁰ Bar-On et al. (2018) und darauf teilweise basierend Übersicht in <https://www.encyclopedie-environnement.org/en/zoom/soil-biomass/>. In tieferen Schichten der Erdkruste setzt sich die Dominanz von Bakterien fort, nicht aber die von Pilzen.

²¹ Zu diesem Thema etwa Badgett & van der Putten (2014), Crowther et al. (2019), Heděnec et al. (2022).

²² S. Farina et al. (2022), für ein spezifisches Feld exemplarisch auch Šturm et al. (2022).

²³ Maeder et al. (2022), Metcalf et al. (2024).

²⁴ <https://www.soundingsoil.ch/zuhoeren/>



Abb. 15: Regenwürmer (*Lumbricidae*) bei der Paarung (Foto: Beentree, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons).



Abb. 16: Die zu den Springschwänzen gehörende Art *Protaphorura armata* ist eine weit verbreitete, blinde Bodenbewohnerin, deren Individuen eine Größe bis zu rd. 3 mm erreichen (Foto: U. Burkhardt, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons).



Abb. 17: Maurische Netzwühle (*Blanus cinereus*). Manche meinen auf den ersten Blick einen Wurm zu erkennen. Es handelt sich jedoch um eine Reptilienart, die zur eigentümlichen Gruppe der Doppelschleichen (*Squamata*, Familie *Blanidae*) gehört und in Europa auf der Iberischen Halbinsel vorkommt. Dort ist sie weiter verbreitet und in manchen Lebensräumen nicht selten. Die bis zu rd. 20 cm groß werdende, „wühlende“ Art ernährt sich von diversen Kleintieren des Bodens.

Hohlräume in Hülle und Fülle

Die Biodiversität des Bodens hängt in hohem Maße von „gefühlter Leere“ zwischen festen Substratanteilen ab, also von diversen, überwiegend mit Luft gefüllten Hohlräumen und deren Charakteristik. Auf mit Wasser gefüllte Räume als weitere wichtige Bestandteile der Critical Zone wird in einem eigenen Abschnitt an späterer Stelle noch kurz eingegangen.

Von diesen Hohlräumen und ihren Systemen gibt es zahlreiche unterschiedliche, teils ineinander übergehende Ausprägungen und eine Typologie ist aufwändig. Sie kann Bezug auf das Alter in Relation zum umgebenden Gestein, die Entstehung (etwa durch Wasser mit Kohlensäureverwitterung, durch Lavaströme mit im Inneren höherer Temperatur und Fließgeschwindigkeit, durch Frostsprengung oder Ablagerungen von Gletschern und Flüssen), den Grad der Verbindung mit der „Außenwelt“ sowie Größenordnungen der Hohlräume, ihrer vorwiegenden Erstreckung (horizontal, vertikal) und ihrer Komplexität nehmen. Auch die Beeinflussung der Hohlräume durch Wasser (permanent, periodisch, episodisch) und dessen Ausmaß spielen eine Rolle, um weitere wichtige Faktoren als Beispiele zu nennen.

Die Bandbreite relevanter Hohlraumtypen kann hier nur exemplarisch aufgezeigt werden (s. Abb. 18 bis 29, dabei in den letzten Abbildungen des Blocks auch anthropogene), anschließend wird auch textlich noch auf ausgewählte Typen eingegangen.



Abb. 18 und 19: Höhleneingang und größerer, übermannshoher Innenraum einer Höhle. Die Dimension einer Höhle muss nicht mit derjenigen ihres Eingangs oder einer ihrer Zugänge zusammenhängen.





Abb. 20: Etwas mehr als armdicker, innerhalb einer Höhle weiterführender Abzweig mit kleinen Tropfsteinbildungen.



Abb. 21: Umfangreiche horizontale Spalten und Bruchklüfte im anstehenden Gestein.



Abb. 22: Verwittertes Gestein, von dem sich teils tiefe Klüfte in den Untergrund erstrecken.



Abb. 23: Gesteinshalde mit Hohlräumsystem, möglicherweise an weitere Hohlräume im Festgestein angebunden.



Abb. 24: Kaltluftführende Blockhalde.

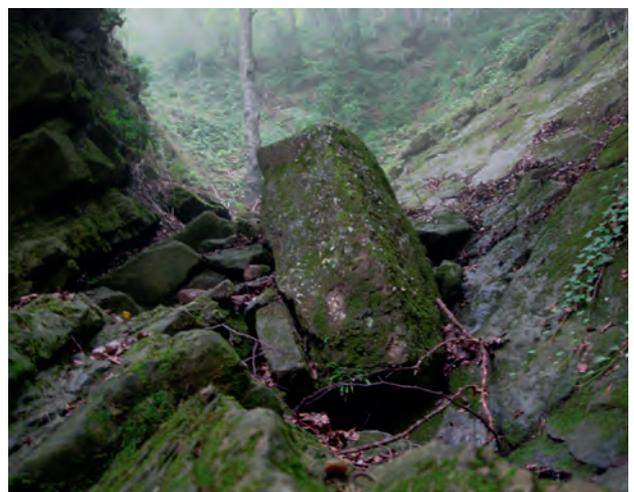


Abb. 25: Schlucht mit unterschiedlichen Hohlräumtypen im Fels, zwischen Blöcken, teilweise steindurchsetzten Feinsedimenten und teils dickeren Laublagen zwischen und über diesen Substraten.



Abb. 26: Durch Seitenerosion des Flusses in einer Steilwand (mehr oder weniger quer) angeschnittenes, ehemaliges Gerinne mit damaligen Geröllablagerungen. In diesen und dem umgebenden Substrat finden sich zahlreiche Hohlräume.



Abb. 27: Die im Zuge eines Straßenbaus entstandene Böschung mit Wurzeln sowie Fein- und Grobsubstraten mit einem Spalten- und Lückensystem erlaubt einen „Blick von der Seite“ in die Struktur des Untergrundes.



Abb. 28: Keller mit unbefestigtem Boden und überwiegend gemauerter Decke und Wänden. Auch in solchen Strukturen können zeitweise oder dauerhaft im Untergrund siedelnde Arten anzutreffen sein, teils abhängig von der Verbindung zu anderen unterirdischen Strukturen, der Historie und der aktuellen Nutzung durch den Menschen.



Abb. 29: Das gleiche gilt für größere unterirdische Bauwerke wie etwa in Speicher- oder Festungsanlagen²⁵. Eine Bedeutung kann hier je nach Strukturangebot und Zugänglichkeit weitgehend etwa auf Quartierfunktionen für Fledermäuse beschränkt sein.

In einer groben Gliederung können drei große Gruppen von ohne menschliches Zutun entstandenen, subterranean Lebensräumen unterschieden werden:

- Höhlen
- Interstitial(räume)
- Sonstige Hohlräume und Hohlraumsysteme (in ihrer Dimensionierung zwischen den beiden o. g. stehend)

Es besteht ein Zusammenhang zwischen der Dimensionierung solcher Hohlräume und der Körpergröße bzw. dem Spektrum der Körpergröße der dort lebenden und sich dort (ohne graben zu müssen, soweit das Substrat hierfür überhaupt geeignet wäre) bewegenden Tiere.²⁶ Sie weisen häufig spezielle mikroklimatische Bedingungen auf. Von entscheidender Bedeutung ist zudem, dass es in diesen Hohlräumen bzw. Hohlraumsystemen Bereiche gibt, in denen Licht fehlt²⁷, wengleich eine Reihe an subterranean lebenden Organismen in ihrer Aktivität zeitweise oder wiederkehrend auch Zonen mit Lichteinfluss zu nutzen vermag.

Als Höhle wird im Allgemeinen eine aufgrund natürlicher Prozesse gebildete, unterirdische Hohlform bezeichnet, die vollständig oder teilweise von anstehendem Gestein umschlossen ist²⁸, wobei teilweise auch die Dimension – insbesondere die Betretbarkeit durch Menschen – als definitorisch bedeutsam gesehen wird. Nur wenige Meter ins Gestein führende „Halbhöhlen“ mit auch im tiefsten Bereich noch schwachem Lichteinfluss zählen nicht zu den Höhlen.

Als Interstitialraum wird das Hohlraumsystem des Bodens bezeichnet, welches sich „zwischen einer Packung kleiner, fester Partikel“²⁹ als ebenfalls i. d. R. sehr gering dimensionierte Lücken³⁰ ausgebildet hat und von Luft oder Wasser gefüllt ist (zum Übergangsbereich Wasser - Land s. an späterer Stelle).

²⁵ S. etwa Christian (1998).

²⁶ Pipan & Culver (2017)

²⁷ So Culver & Pipan (2009) dezidiert für Höhlen.

²⁸ <https://de.wikipedia.org/wiki/Höhle>, wohl mit Bezug auf Trimmel (1968: 6). Bei abweichendem umgebendem Material werden Hohlräume, bei denen es sich dann eben nicht um Höhlen im o. g. Sinn handelt, etwa als Erdhöhlen oder Baumhöhlen bezeichnet. Keller u. a. (s. Abb. 28-29) zählen als anthropogene Strukturen nicht zu den Höhlen, können aber teils in solche hineingebaut sein bzw. mit ihnen oder anderen Subterraneanlebensräumen in Verbindung stehen

²⁹ Schaefer (2012)

³⁰ Howarth (1983) fokussiert mit dem Interstitial auf Hohlräume (microcaverns) < 0,1 cm.

Das Angebot an unterirdischen Lebensräumen wird darüber hinaus jedoch in großem Umfang durch weitere Hohlräume und Hohlraumssysteme geprägt, die nicht als Höhle oder Interstitial anzusprechen sind, jedoch im Zusammenhang mit solchen stehen können (gleichwohl nicht stehen müssen).³¹ Lücken, Klüfte und Spalten können sich, etwa von den ersten tiefer eingebetteten Steinen der Erdoberfläche oder dort anstehendem Fels, wie bereits angesprochen bis in den Tiefenbereich mehrerer Meter, mehrerer Dekameter oder noch tiefer erstrecken. Auch Wurzeln und Wurzelkanäle spielen dabei eine Rolle, die zudem am Verwitterungsprozess anstehenden Felses beteiligt sein können.³² Jedenfalls ein Großteil dieser Lebensräume, soweit sie sich eher oberflächennah befinden, ist dem Anfang der 1980er Jahre formulierten Lebensraum des „Milieu Souterrain Superficiel“³³ (MSS) bzw. der „Upper Hypogean Zone“³⁴ zuzurechnen, der zahlreiche Subtypen umfasst.³⁵ Vielfach stehen sie nicht in Kontakt mit tiefer gelegenen Lebensraumtypen wie etwa solchen der großen Höhlensysteme, können dies aber.

Obwohl die Existenz dieser oberflächennahen subterranean Lebensräume bereits sehr lange bekannt ist, wurden sie erst in jüngerer Zeit systematisiert. Hierzu sind etwa eine vegetationslose Schutthalde oder ein alpines Schneetälchen mit Geröll unter der Vegetationsschicht zu rechnen. In kaltluftführenden Blockhalden konnten Kälte bevorzugende Arten außerhalb der ansonsten heute von ihnen oder ihren nahen Verwandten vorgezogenen Höhenlagen mit ihren klimatischen Bedingungen überdauern. Auch in Deutschland gibt es solche Vorkommen³⁶, unter diesen Arten bzw. Unterarten finden sich endemische oder subendemische.³⁷ Die Abbildungen 21-27 zeigen beispielhaft Lebensräume des Typs MSS, Arten finden sich noch an späterer Stelle abgebildet. Typisiert wurden solche oberflächennahen Hohlraum-Habitate u. a. nach Entstehung und Vorkommen entweder im Basisgestein, durch Erosion in Steil- bzw. Hanglage, Gletscheraktivität oder vulkanisch. Erst 2013 war mit dem „alluvialen MSS“ ein weiterer Typ auf Basis von Untersuchungen im Bereich temporärer Wasserläufe auf der Iberischen Halbinsel ergänzt worden.³⁸ Dieser ist unter anderem deshalb bemerkenswert, weil er (a) in der Regel einer höheren Dynamik als die anderen Typen unterliegt und (b) jedenfalls in der dort untersuchten Ausprägung einer hohen Zahl an Tierarten³⁹ Lebensraum bietet, unter denen sich auch feuchteliebende, uferbewohnende, solche mit Präferenz für den mittleren Temperaturbereich und typische, lichtmeidende Bodenorganismen befinden. Gegenüber den Oberflächentemperaturen wird das alluviale MSS als gepuffert beschrieben⁴⁰ und weist zudem eine hohe Feuchtigkeit auf. Die Autoren verweisen darauf, dass dieser Habitatyp auch in anderen Regionen mit saisonal stark schwankenden Witterungsbedingungen auftreten könne und heben seine potenzielle Bedeutung als biogeographischer Korridor und Refugium für gegenüber Klimaveränderungen sensitive Arten hervor. Das ist vor allem vor dem Hintergrund plausibel, dass temporäre Wasserläufe lineare und verzweigte, teils weit durch die Landschaft verlaufende und dabei auch unterschiedliche Höhenstufen erreichende

³¹ Nach Howarth (1983) wären Hohlräume in der Dimensionierung von 0,1–20 cm (mesocaverns) dieser Gruppe zuzurechnen.

³² Z. B. Hasenmueller et al (2017).

³³ Juberthie et al. (1980)

³⁴ Uéno (1982)

³⁵ S. zur Historie und Klassifikation insbesondere Mammola et al. (2016); zudem Culver & Pipan (2014).

³⁶ Zu einem Beispiel aus der Artengruppe der Laufkäfer s. Huber & Molenda (2004). Inzwischen erfolgte eine Einstufung als Unterart, vgl. Szallies & Huber (2013).

³⁷ Endemisch sind Arten (oder andere Hierarchiestufen der biologischen Systematik) für ein bestimmtes Gebiet (Staat, Gebirge, Insel o. a.), wenn sie dort natürlicherweise ausschließlich vorkommen, oft räumlich eng begrenzt (vgl. Schaefer 2012). Als subendemisch werden Taxa für ein bestimmtes Gebiet bezeichnet, wenn sie lediglich geringe Arealanteile auch außerhalb aufweisen.

³⁸ Ortuño et al. (2013). Alluvial bedeutet, durch ein Fließgewässer über Anschwemmung/Anlandung entstanden.

³⁹ Zumindest fakultativ; für eine Reihe an Arten in der umgebenden Landschaftsmatrix aber sicherlich obligat.

⁴⁰ Temperaturschwankungen folgen dem Tages- (mit zeitlichem Versatz) und Jahresgang, fallen aber deutlich weniger extrem aus als an der Oberfläche.



Abb. 30: Entlang zeitweise in Gänze oder in Teilen trockenfallender Flüsse können unterirdische Lebensräume des Typs des alluvialen „Milieu Souterrain Superficiel“ (alluviales MSS, beschrieben von Ortuño et al. 2013) ausgebildet sein. Diese erstrecken sich im Wesentlichen in vorrangig mit Luft gefüllten Hohraumsystemen der Flussablagerungen, wo sie teils in direktem Kontakt mit dem geringer dimensionierten Interstitial (s. zu diesem die Erläuterung im Text) stehen.



Abbildung 31 und 32: An der Meeresküste findet sich unter Gezeiteneinfluss ein sehr spezieller Lebensraum im Übergang von Interstitial zum „Milieu Souterrain Superficiel“: Hier siedelt der Laufkäfer *Aepopsis robini* (Foto rechts: M. Bräunicke) im Lückensystem unter Steinen sowie in oft von Sand gefüllten Rissen und Spalten im anstehenden Fels der wiederkehrend überfluteten Bereiche und deren Rändern.

oder tangierende Elemente darstellen. Allerdings sind auch die funktionalen Grenzen eines solchen Korridors oder Refugiums aufgrund der in diesem Habitattyp generell nur zu sichernden Bandbreite bestimmter Umweltfaktoren zu sehen: Bodentiere mit hohem Feuchtigkeitsbedürfnis und zugleich geringer Toleranz gegenüber mittleren bis hohen Temperaturen dürften - jedenfalls ohne zusätzliche Rückzugsmöglichkeiten in weitere räumlich-funktional verknüpfte Bodenkompimente - davon nicht profitieren können.⁴¹

Warum wechselt man in den Untergrund?

Schon vor sehr langer Zeit sind Individuen ganz unterschiedlicher Tierarten von Lebensräumen der Oberfläche in den Untergrund gegangen und dort geblieben. Ein solcher Prozess kann in eher abweisenden Charakteristika der Oberfläche oder „anziehenden“ der unterirdischen Lebensräume begründet sein. Nahe liegende Gründe wären etwa ungünstige klimatische Veränderungen in bisherigen Lebensräumen der Oberfläche (z. B. Feuchtebedingungen oder Temperaturverhältnisse betreffend), neue oder besser verfügbare Nahrungsressourcen im subterranean Milieu oder aber das dortige Fehlen bzw. die geringere Dichte natürlicher Feinde. Subterranean Lebensräume können zumindest bei bestimmten Artengruppen eine hohe funktionale Diversität aufweisen, also etwa Arten mit ganz unterschiedlichen Ernährungstypen beherbergen, und müssen keineswegs ein „unfreundliches“ Umfeld darstellen.⁴² Mit ihren spezifischen Strukturen und Kompartimenten boten und bieten sie eine Vielzahl an ökologischen Nischen.⁴³ Daher ist davon auszugehen, dass solche Prozesse „in den Untergrund zu verschwinden“, d. h. obligat oder fakultativ zu einem subterranean Leben zu wechseln, weiterhin und auch in größerem Umfang ablaufen. Zudem besteht zwischen verschiedenen Subterranean-Lebensräumen sowie zwischen ihnen und der obersten Bodenschicht oder der Bodenoberfläche vielfach ein Kontinuum, in dem sich zwar ein deutlicher Gradient der Nutzung durch entsprechend spezialisierte Arten abzeichnet, der aber mit sich ändernden Feuchte- und Temperaturverhältnissen variieren kann (z. B. jahreszeitlich oder bei extremen Witterungsbedingungen).⁴⁴

Auf einzelne für das Bodenleben günstige Merkmale im Körperbau wurde bereits in vorherigen Abschnitten hingewiesen. Viele Organismen des „tiefen Bodens“ haben in völliger Dunkelheit morphologische Merkmale wie Augenreduktion oder Augenlosigkeit, verlängerte Fühler und Beine (bei Insekten und Spinnentieren), Fehlen von Schutzmechanismen gegenüber Sonnenlicht und in der Regel auch Flügellosigkeit im Vergleich zu verwandten Arten aus Lebensräumen der Erdoberfläche ausgebildet. Hierzu gibt es vor allem Untersuchungen zu Arten der Höhlen. Bei blinden Höhlentieren etwa sind auch kaum geflügelte und flugfähige Arten bekannt.⁴⁵ Als Wirkprozesse für die Rückbildung von Augen werden sowohl genetische Drift wie auch direkte und indirekte Selektion angenommen.⁴⁶ Unveränderte „Urzeitrelikte“ eines früheren, terrestrischen Oberflächenlebens würde man als Teil der aktuellen Fauna heutiger Subterraneanlebensräume wohl vergeblich suchen. Taxa mit lange zurückreichenden Entwicklungslinien sind aber durchaus vertreten.

⁴¹ *Stabiler können dagegen Umweltbedingungen in anderen Subterraneanlebensräumen sein; zum Refugialcharakter am Beispiel einer dunkelheitsliebenden Skorpion-Art s. Bryson et al. (2014).*

⁴² *Fernandez et al. (2016)*

⁴³ *„Ökologische Nische: die spezifische Position einer bestimmten Art innerhalb ihres Lebensraums, im Sinne einer räumlichen Besiedlung sowie ihrer Funktion innerhalb der Lebensgemeinschaft oder des Ökosystems“ (Richtlinie 2005/25/EG des Rates vom 14. März 2005 zur Änderung des Anhangs VI der Richtlinie 91/414/EWG, soweit davon Pflanzenschutzmittel betroffen sind, die als Wirkstoffe Mikroorganismen enthalten. Amtsblatt der Europäischen Union L 90/1: 8.4.2005 DE).*

⁴⁴ *Gers (1998), Mammola et al. (2017).*

⁴⁵ *Zu einer seltenen Ausnahme s. Andersen et al. (2016), auch Abb. 41.*

⁴⁶ *Rétaux & Casane (2013)*

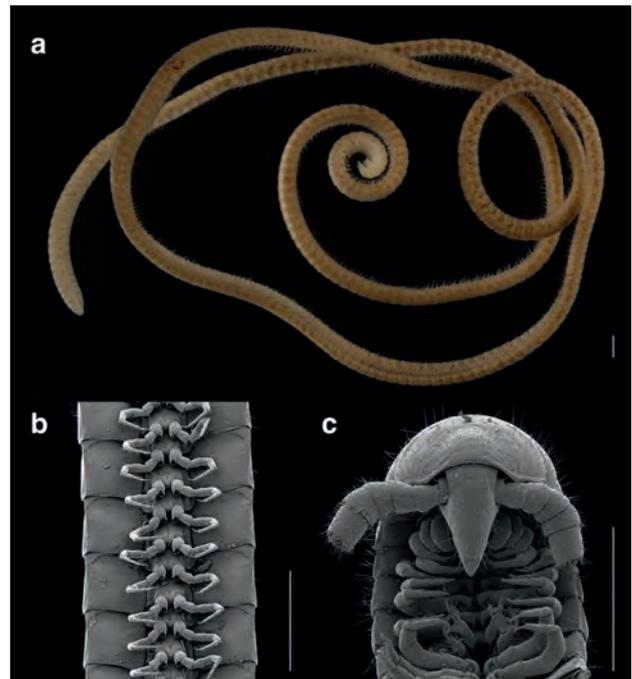


Abbildungen - Lebendaufnahmen verschiedener Laufkäferarten subterranean Lebensräume. – 33 (links oben): *Oreonebria boschi*, eine in Deutschland endemische Art, besiedelt in mehreren Mittelgebirgen Lebensräume mit kühlen Felsspaltensystemen im Untergrund und ist nachts dort auch teils oberflächenaktiv. Die Art hat normal ausgebildete Augen. - 34 (rechts oben): *Molopidius spinicollis* ist auf ein kleines Areal in den spanischen Pyrenäen beschränkt, gehört zu den dort streng geschützten Arten und besiedelt Spaltensysteme mit steinigen und zugleich Feinsubstraten.



35 (unten links): *Binaghitites subalpinus* ist ein nur wenige Millimeter großer, blinder Laufkäfer des Bodens, der in Wäldern des norditalienischen Alpenraums auch unter tieferen Laublagen und Steinen gefunden werden kann. - 36 (unten rechts): *Aphaenops cerberus* ist ein blinder Höhlenbewohner in Teilen der französischen Pyrenäen und weist einen sehr schlanken Körperbau mit langen Beinen und Fühlern auf. ⁴⁷

⁴⁷ Zu *O. boschi* s. z. B. Harry & Trautner (2017), zu *M. spinicollis* und verwandten Arten Faillie et al. (2011), Prieta et al. (2015), zu *B. subalpinus* Giachino (1992), zu *A. cerberus* Faillie et al. (2015).



Abbildungen – Subterran lebende Vertreter weiterer Artengruppen. - 37 (oben links): Ein blinder, mehrere Zentimeter großer Doppelschwanz der Gattung *Megajapyx* (Diplura). - 38 (oben rechts): *Eumillipes persephone*, das „vielbeinigste“ Tier des Planeten mit tatsächlich deutlich mehr als 1.000 Beinen wurde in einem über 50 m tiefen Bohrloch in Australien entdeckt; es wird bis zu 10 cm lang. Die Teilabbildungen b und c zeigen Ausschnitte der Unterseite mit Beinen bzw. mit der Kopfpartie (Foto: aus Marek et al. 2021, CC BY 4.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>). - 39 (Mitte links): Der Springschwanz *Plutomurus ortobalaganensis* wurde in der tiefsten bekannten Höhle der Welt⁴⁸ in knapp 2 km Tiefe gefunden (Foto: Enrique Baquero [Link to Wikispecies](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plutomurus_ortobalaganensis.jpg), CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons). - 40 (Mitte rechts): Die Larven der zu den Langhornmücken (Keroplastidae) gehörenden Zweiflügler-Art *Arachnocampa luminosa* leuchten (Biolumineszenz) und lassen mit Tropfen aus klebriger Substanz versehene Fäden von der Höhlendecke herabhängen, um Beute damit zu fangen (Foto: Mnolf, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons). - 41 (unten): *Troglodadius hajdi* ist eine Zuckmückenart (Chironomidae) mit vollständig oder weitestgehend zurückgebildeten Augen, aber dennoch gut ausgebildeten Flügeln, die in einer Höhle in knapp 1.000 m Tiefe gefunden wurde (Foto: aus Andersen et al. 2016, CC BY 4.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>).

⁴⁸ S. Jordana et al. (2012), Sendra & Reboleira (2012).

Die Grenzen der für subterrane Organismen noch akzeptablen Umweltbedingungen sind vielfach sehr eng; dies korrespondiert mit den eher stabileren Verhältnissen vieler subterranner Lebensräume gegenüber solchen der Oberfläche.⁴⁹ Mit den weiter vorne skizzierten Entwicklungen im Körperbau unterirdisch lebender Arten geht eine oftmals nur geringe Fähigkeit zur aktiven Ausbreitung einher. Insgesamt macht dies subterrane Organismen empfindlich gegenüber Veränderungen ihrer Umweltbedingungen. Damit sind auch Veränderungen an der Oberfläche gemeint, denn die unterirdischen Lebensgemeinschaften sind in aller Regel von Stoffflüssen aus der „Oberwelt“ beeinflusst und von einem entsprechenden Input an Nahrung abhängig. Für oberflächennahe Bodenkompimente ist dies ohnehin klar. Dass sich bei Veränderungen dieses Inputs aber auch Veränderungen der Zöno- sen von Höhlen ergeben, wurde durch ein Experiment gezeigt, bei dem zunächst alles organische (Nahrungs-)Material aus 12 Höhlen entfernt und später standardisiert zwei neue, für Höhlen typische Nahrungsquellen eingebracht wurden: Blätter und Nagetier-Kadaver. Die knapp zweijährige Unter- suchung nach dieser Manipulation ergab einen deutlichen Einfluss auf die Artengemeinschaften und deren Sukzession im Untersuchungszeitraum.⁵⁰ Demgegenüber gibt es stärker oder gar vollständig abgeschottete Untergrundlebensräume, mit dem Extrembeispiel der Movile-Höhle in Rumänien. Diese Höhle ist seit mehreren Hunderttausend Jahren vollständig von der Oberfläche isoliert, ihre Atmosphäre unterscheidet sich sehr stark von derjenigen der Oberfläche und die primären Energie- quellen, auf die ihr Ökosystem aufbaut, sind Schwefelwasserstoff und Methan.⁵¹ Sie wird von zahlrei- chen, darunter endemischen Arten besiedelt, von denen einige erst in jüngster Zeit neu beschrieben wurden.⁵²

Die subterrane biologische Vielfalt weist im Übrigen eine sehr starke geographische Differenzierung mit hohem Endemitenanteil auf, wie Analysen auf unterschiedlichen Maßstabebenen Artengrup- pen-übergreifend oder für bestimmte, besonders artenreiche Gruppen zeigen.⁵³ Hotspots stimmen nicht oder nur teilweise mit den Zentren der Artenvielfalt an der Oberfläche überein und sind in vielen Regionen bislang auch noch nicht ausreichend erforscht. Dies zeigen etwa Nachweise einer höheren Zahl rezenter, bislang teils unbeschriebener wirbelloser Tierarten aus Erkundungsbohrungen im Vorfeld von Gasförderungen und Erzabbau in sehr alten geologischen Formationen Australiens. So ist dies etwa in der südlichen Pilbara-Region Australiens der Fall, wo Sedimentgesteine mit minerali- sierten Eisenformationen aufgrund ihrer Struktur ein besonders bedeutendes Milieu für eine spezifi- sche, artenreiche Subterranafauna darstellen, wobei die angenommenen Gesamtverbreitungsgebiete einzelner Arten Flächen von weniger als 1 km² einnehmen können.⁵⁴

Grundwasser – ein kurzer Exkurs

Zahlreiche unterirdische Hohlräume sind überwiegend oder vollständig mit Wasser anstatt mit Luft gefüllt, wobei dies z. B. in der Tiefenerstreckung jahreszeitlichen Schwankungen unterliegen kann. Das Grundwasser steht zwar teilweise in enger Verzahnung zum Boden, zählt allerdings nicht zu diesem, auch nicht in einer erweiterten Definition, wie sie im Anfangsteil dieses Beitrags umrissen wurde. Grundwasser hat jedoch eine enorme Bedeutung sowohl für viele subterrane, als auch für viele von ihm abhängige Ökosysteme der Erdoberfläche. Für über die Hälfte der Landoberfläche der Erde wurde eine mittlere bis hohe Austauschbeziehung mit dem Grundwasser festgestellt⁵⁵ Daher sei

⁴⁹ S. u. a. Culver & Pipan (2009).

⁵⁰ Schneider et al. (2011)

⁵¹ Kumaresan et al. (2014), Aerts et al. (2023).

⁵² Z. B. Vahtera et al. (2020), Brad et al. (2021).

⁵³ Z. B. Culver et al. (2006), Schuldt & Assmann (2011), Niemiller & Zigler (2013).

⁵⁴ S. beispielsweise Bennelongia Pty Ltd (2015), Baehr (2014), Giachino et al. (2021), Huber et al. (2023).

⁵⁵ Saccò et al. (2023)

es mit diesem Kapitel kurz angesprochen, ohne noch vertieft darauf eingehen zu können.

Grundwasserlebensräume sind Hort einer insgesamt hohen subterranean Artenvielfalt⁵⁶, wenngleich sich dies nicht auf alle Regionen und Grundwasserleiter gleichförmig erstreckt. Die Grundwasserfauna ist auch funktional von hoher Bedeutung, da sie z. B. an Reinigungsprozessen in diesem beteiligt ist. Zur Lebewelt kleinporiger Grundwasserleiter zählen neben den mikrobiellen Besiedlern⁵⁷ z. B. viele kleine Arten der Krebstiere (etwa Ruderfußkrebse, Copepoda). Im Grundwasser sind darüber hinaus insgesamt auch die Weichtiere (Mollusca, Beispiel in Abb. 45) stark vertreten. Größere Arten treten in Höhlengewässern auf, so bestimmte Amphibien (Beispiel in Abb. 44) und blinde Fischarten.



Abbildungen – Wasser im und aus dem Untergrund sowie exemplarische Bewohner. - 42 (oben links): Subterrane Gewässer, hier noch im deutlich tageslichtbeeinflussten Bereich (Foto: Alfie (Helmut Schütz), CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons). - 43 (oben rechts): Quellaustritte bilden eine Kontaktzone zwischen Grundwasser und Oberflächengewässern. - 44 (unten links): Der Grottenolm (*Protaeus anguinus*) gehört zu den Amphibien und dürfte einer der bekanntesten Vertreter der Fauna von Höhlengewässern sein; sein natürliches Verbreitungsgebiet liegt im Nordwesten der Balkanhalbinsel (Foto: Arne Hodalič, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons). - 45 (unten rechts): *Antrobia culveri* ist eine hochgradig gefährdete Wasserschnecke, die im Südwesten von Missouri (USA) in einem einzigen Höhlenbach und dazu gehörenden Quellen vertreten ist⁵⁸ (Foto: David Ashley (U.S. Fish and Wildlife Service), Public domain, via Wikimedia Commons).

⁵⁶ Z. B. Marmonier et al. (2023).

⁵⁷ Z. B. Griebler & Lueders (2009).

⁵⁸ S. <https://ecos.fws.gov/ecp/species/6219> und dort verlinkte Informationen/Dokumente.

Bedrohung und Schutz der „Unterwelt“

Zusammenfassend betrachtet steht eine Vielfalt an subterranean Lebensräumen sowohl bezüglich ihrer Lebewelt wie auch bestimmter Stoffflüssen oft in engem Kontext untereinander sowie mit den weiteren Böden und Bodenstrukturen der Oberfläche. Dem subterranean Bereich kommt eine sehr hohe Bedeutung für die biologische Vielfalt auf genetischer Ebene, auf Ebene der Arten und Zönosen sowie für Funktionen auf Ökosystemebene zu. Er spielt zudem bei der Erhaltung von Reaktionspotenzialen der Landschaften und Böden eine große Rolle, gerade auch vor dem Hintergrund klimatischer Veränderungen, von denen er aber auch selbst betroffen ist⁵⁹. Dies dürfte prospektiv auch für die mittel- und nordeuropäischen Länder gelten, obgleich eine „echte“ Subterraneanfauna hier ganz überwiegend eher schwach vertreten ist.

Der hohen Bedeutung wird bislang offenkundig nicht ausreichend Rechnung getragen. Dies gilt bereits für die Frage, welche Gebiete unter einem adäquaten Schutz stehen und in welchem Ausmaß dabei Subterraneanlebensräume (terrestrisch und aquatisch) abgedeckt sind. Die meisten Grundwassereinzugsgebiete in Schutzgebieten mit grundwasserabhängigen Ökosystemen stehen nach einer globalen Analyse nur teilweise selbst unter Schutz (85 %), bei rund der Hälfte dieser Schutzgebiete liegt sogar der größte Teil des Einzugsgebiets außerhalb der Schutzgebietskulisse.⁶⁰ Auf Basis einer Auswertung der Schutzgebiete des europäischen Schutzgebietssystem Natura 2000 und des Emerald-Netzwerkes, das in Bezug zur Berner Konvention ausgewiesen wurde, wurde für die Alpen und die Pyrenäen ermittelt, dass über 70 % bzw. über 90 % der für bestimmte Artengruppen ermittelten prioritären Gebiete für Subterraneanlebensräume nicht hinreichend repräsentiert sind.⁶¹ Für das Schutzgebietssystem Natura 2000 wird insgesamt geschätzt, dass weniger als ein Viertel (21,84 %) der subterranean Habitate mit der schwerpunktmäßig oberflächenorientierten Gebietskulisse abgedeckt ist.⁶² Zwar kommen hier einzelne Arten und Funktionen über den spezifischen, europarechtlich begründeten Artenschutz oder über nationale Schutzvorschriften und -objekte hinzu, allerdings ist auch zu berücksichtigen, dass im Gebietsschutz und -management nicht immer und ausreichend (auch) auf subterranean Lebensräume und Arten abgestellt wird. Über eine Analyse, bei der der jeweilige Faunenreichtum und weitere Aspekte wie insbesondere der Endemiegrad (Anzahl endemischer Arten) berücksichtigt werden, sind - abhängig vom jeweiligen regionalen Kenntnisstand – Gebiete zu identifizieren, deren Schutz von besonderer Bedeutung ist bzw. wäre.⁶³ Dies korrespondiert mit Ansätzen, wie sie bereits seit längerem für die Bewertung und Priorisierung der Schutzverantwortung von „Oberflächenlebensräumen“, bei hier ggf. noch weiteren verfügbaren Kriterien und oft besserem Kenntnisstand, verfolgt werden.⁶⁴

Neben der direkten Zerstörung des Lebensraums, die bis zur Konsequenz des Auslöschens subterranean Arten etwa im Fall sehr kleiner Verbreitungsgebiete reichen kann, werden insbesondere Verschmutzung (z. B. organische oder anorganische Stoffeinträge) und Änderungen standörtlicher Parameter (etwa Veränderungen des Grundwasserspiegels) als wichtige Gefährdungsfaktoren bewertet, aber auch durch weitere Einflüsse wie die touristische Nutzung von Höhlen können wesentliche Beeinträchtigungen resultieren.⁶⁵ Als Beispiel für Verschmutzungen kann auf Fälle auf den Kanarischen Inseln verwiesen werden, wo die Urbanisierung eine Bedrohung darstellt, wenn eine angemessene Kanalisation fehlt und Abwässer in Höhlen sickern können oder sogar direkt in diese eingeleitet werden.⁶⁶ Für die direkte Zerstörung kann ebenfalls die Siedlungsentwicklung eine Rolle spielen, in be-

⁵⁹ S. Vaccarelli et al. (2023).

⁶⁰ Huggins et al. (2023)

⁶¹ Colado et al. (2023)

⁶² Mammola et al. (2024)

⁶³ Exemplarisch dazu Ianella et al. (2021), auch bei Mammola et al. (2024) thematisiert.

⁶⁴ So etwa bei Jooss et al. (2009) im Rahmen des Zielartenkonzepts für Baden-Württemberg durch die fachliche Basis sowie die Ableitung einer Schutzverantwortung auf Gemeindeebene.

⁶⁵ S. Nanni et al. (2023), Mammola et al. (2023).

⁶⁶ Macías-Hernández et al. (2024)

sonderem Maße auch der oberflächennahe oder der tiefe Abbau von Bodenschätzen, Erschließungsmaßnahmen wie Tunnelbau, aber auch (vor allem im Fall oberflächennaher bzw. mit dieser in enger Verbindung stehender Subterranhabitats) Maßnahmen des Wasserbaus und der Energiewirtschaft (z. B. Flussregulierung, Anlage von Stauseen) und bereits forst- oder landwirtschaftlicher Melioration⁶⁷. Auch klimatische Veränderungen beherbergen ein wesentliches Gefährdungspotenzial, das sich etwa in Form einer Reduktion oder einer Verschiebung besiedelbarer Habitats für subterrane Arten auswirken kann.⁶⁸

Ansonsten muss aber auch verstanden werden, dass nicht jegliche Maßnahmen, die mit Eingriffen in den Untergrund verbunden sind, oder Prozesse bzw. Nutzungen, die Böden „verwunden“, als negativ eingeordnet werden müssen. Denn insbesondere im oberflächennahen Bereich wurden über Jahrzehnte und teils Jahrhunderte oder Jahrtausende hinweg die Topografie der Landschaft auf unterschiedlichen Skalenebenen verändert, Böden und ihre Struktur modifiziert sowie ehemalige natürliche Prozesse verringert oder ausgeschaltet, letzteres gilt etwa für dynamische Auensysteme. Wenn insoweit Maßnahmen heute darauf ausgerichtet werden, Standortbedingungen im Sinne einer früheren, postulierten naturnahen Dynamik mit hoher Bedeutung für die Biodiversität wiederherzustellen, muss dies nicht gleichzeitig als Bodeneingriff gewertet werden. Dies schließt etwa auch die Initiierung von Flutmulden durch Oberflächenmodellierung ein. Ebenso kann z. B. die Freilegung ehemaliger Blockhalden einschließlich des Abräumens des anthropogen aufgebrauchten Oberbodens sowie der Vegetation positiv einzuordnen sein.

Bodenschutz bzw. der Schutz subterranean Lebensräume muss insoweit differenzierter und weiter gedacht werden, als der vielfach auf produktive, biomassereiche und als bevorzugter Standort höherer Pflanzen fokussierte „klassische“ Blick. Für die biologische Vielfalt auf dem Boden, in dessen obersten Schichten und im „tiefen Boden“ spielen vielfach gerade extreme Standortbedingungen eine bedeutende Rolle: Ohne oder mit nur geringer Eignung für höhere Pflanzen und ohne Akkumulation von Biomasse, teils auch mit einer Dynamik durch wiederkehrende Prozesse, die eine Bodensukzession klein- (mosaikartig) oder großflächig unterbrechen.⁶⁹ Diese müssen jedenfalls unter dem Aspekt der biologischen Vielfalt gleichrangig oder sogar fall- und gebietsweise mit Priorität gegenüber anderen möglichen Bodenfunktionen berücksichtigt werden.

Zum Abschluss

Subterranean Lebensräume stehen teilweise unter Schutz, vor allem um sie vor direkten Beeinträchtigungen zu bewahren, wobei sich dies auf Typen, Schutzgebiete oder Einzelobjekte beziehen und in Staaten oder in ihren Regionen mit eigenständigen Verwaltungen unterschiedlich geregelt sein kann. Gleiches gilt für Arten oder Artengruppen. In manchen Fällen gibt es dauerhafte Beschränkungen, in anderen z. B. Betretungsverbote von Höhlen während derjenigen Zeiten, in denen sie stark von Fledermäusen genutzt werden. Bei der Beschäftigung mit solchen Lebensräumen ist es - über die allgemein vorauszusetzende Rücksichtnahme in der freien Landschaft hinaus - wichtig, die entsprechenden Regelungen zu kennen und zu beachten. Im Übrigen muss auf die Gefahren hingewiesen

⁶⁷ Kulturtechnische Maßnahmen zur „Verbesserung“ des Bodens in der Regel unter wirtschaftlichen Gesichtspunkten, wobei es vielfach um dessen Ertragssteigerung für Land- oder Forstwirtschaft geht.

⁶⁸ Vaccarelli (2023)

⁶⁹ Insoweit ist auch die immer wieder geäußerte Auffassung, für das Bodenleben sei es wichtig, dass dieser nährstoffreich und immer - sowie mehr oder minder vollständig - von Pflanzen bewachsen sei, unzutreffend. Sehr viele bodenbewohnende oder -nutzende Arten sind auf nährstoffarme Standorte angewiesen, ein wesentlicher Teil davon auf eine vegetationsfreie oder -arme Oberfläche und Hohlraumstruktur spezialisiert, wobei es sich sowohl um Feinsubstrate als auch um Grobsubstrate handeln kann. Beispiele für solche Arten mit Teilhabitats im Boden sind sandnistende Wildbienen und Grabwespen, Beispiele für rein subterranean lebende Arten diverse Spinnen und Käfer von Interstitiallebensräumen, Blockschutthalden und Felsspaltensystemen.

werden, die etwa mit Aktivitäten auf und zwischen Felsblöcken, an Steilhängen, unter Überhängen und insbesondere beim Begehen oder Klettern in Höhlen verbunden sein können, auch etwa durch unvorhergesehene Wasserstandschwankungen. Hier sind Erfahrung, teils spezifische Ausrüstung und Begleitung erforderlich.

Ich habe diesen Beitrag mit dem Hinweis auf einen Science Fiction-Autor begonnen und möchte ihn mit einem zum Thema passenden Zitat aus der Fantasywelt des J. R. R. Tolkien⁷⁰ schließen, die übrigens schon Patin für die Namen neu beschriebener subterranean lebender Arten stand⁷¹: „Weit, weit unter den tiefsten Grabungen der Zwerge nagen namenlose Wesen an der Welt“. Ich wünsche mir, dass wir in der Lage sein werden, vielen dieser Wesen in den kommenden Jahrzehnten noch Namen zu geben und insbesondere auch weitere Einblicke in ihre Biologie und in die ökologischen Zusammenhänge derjenigen Bodenkompimente zu gewinnen, die sie bewohnen. Und ich hoffe, dass wir ihren Schutz gewährleisten können.

Dank

Mein Dank gilt zunächst Hermann Jungkunst, der mir die Anregung zum Verfassen des vorliegenden Beitrags und weitere Hinweise gab. Für Unterstützung während der Arbeit daran danke ich meinen Kollegen Adrian Attinger, Thorleif Dörfel, Lando Geigenmüller, Florian Straub und Johannes Mayer. Weitere Personen gaben Hinweise oder stellten Materialien bereit, wofür ich mich ebenfalls bedanke: Theo Blick, Fabian Haas, Hannelore Hoch, Stefan Zaenker und viele im Literaturverzeichnis aufgeführte AutorInnen, die mir Ihre Publikationen auf Anfrage übersandt haben. Mit Fotografien zu diesem Beitrag unterstützten mich Michael Bräunicke, Rainer Allgöwer und Ekkehard Wachmann: herzlichen Dank dafür. Zudem profitiert der Beitrag von Fotos, die mit der Möglichkeit der weiteren Verwendung in Zeitschriftenpublikationen und insbesondere über Wikimedia Commons erlangbar waren.

Zusammenfassung

Der belebte Teil der oberen Erdkruste ist nicht auf eine nur wenige Meter mächtige Schicht der Erdoberfläche beschränkt, sondern erstreckt sich sehr viel heterogener in seiner vertikalen Dimension. Er reicht lokal bis in eine Tiefe von 2 km oder mehr in Höhlen hinab und jedenfalls mehrere Dekameter durch Lücken, Klüfte und Spalten. Der Beitrag gibt mit zahlreichen Beispielen, die aus mehreren Kontinenten stammen, einen Einblick in die Vielfalt subterranean Lebensräume und dort siedelnder Arten. Der Begriff des „Bodens“ wird weit aufgefasst und im Zusammenhang mit dem unterirdischen Teil der „Critical Zone“ der Erde diskutiert. Es wird auch auf die potenzielle Refugial- und Korridorfunktion subterranean Lebensräume im Kontext des Klimawandels hingewiesen. Bodenschutz bzw. der Schutz subterranean Lebensräume muss differenzierter und weiter gedacht werden, als der vielfach auf produktive, biomassereiche und als bevorzugter Standort höherer Pflanzen fokussierte „klassische“ Blick. Für die biologische Vielfalt auf dem Boden, in dessen obersten Schichten und im „tiefen Boden“ spielen vielfach gerade extreme Standortbedingungen eine bedeutende Rolle: Ohne oder mit nur geringer Eignung für höhere Pflanzen und ohne Akkumulation von Biomasse, teils auch mit einer Dynamik durch wiederkehrende Prozesse, die eine Bodensukzession klein- (mosaikartig) oder großflächig unterbrechen. Dies muss jedenfalls unter dem Aspekt der biologischen Vielfalt gleichrangig oder sogar fall- und gebietsweise mit Priorität gegenüber anderen möglichen Bodenfunktionen berücksichtigt werden.

⁷⁰ Im Original: „Far, far below the deepest delving of the Dwarves, the world is gnawed by nameless things“ [=creatures]; Tolkien (1954).

⁷¹ So etwa bei Sendra et al. (2006) auf Gattungsbene für *Gollumjapyx smeagol*, der zu der gleichen Familie (Diplura: Japygidae) wie die in Abb. 37 gezeigte Art zählt.

Literatur

- Aerts JW, Sarbu SM, Brad T, Ehrenfreund P, Westerhoff HV (2023): Microbial Ecosystems in Mobile Cave: An Environment of Extreme Life. *Life* 13: 2120, <https://doi.org/10.3390/life13112120>.
- Andersen T, Baranov V, Hagenlund LK, Ivković M, Kvifte GM, Pavlek M (2016): Blind Flight? A New Troglotrophic Orthoclad (Diptera, Chironomidae) from the Lukina Jama-Trojama Cave in Croatia. *PLoS ONE* 11(4): e0152884, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152884>.
- Anthony MA, Bender SF, van der Heijden MAG (2023): Enumerating soil biodiversity. *Proc. Nat. Acad. Sci. U S A.* 120(33): e2304663120, <https://doi.org/10.1073/pnas.2304663120>.
- Badgett RD, van der Putten WH (2014): Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515 (7528): 505-11. <https://doi.org/10.1038/nature13855>.
- Baehr M (2014): Three new species and a new genus of subterranean Zuphiini from the Pilbara region of north-western Australia (Coleoptera: Carabidae: Harpalinae). *Records of the Western Australian Museum* 29: 95-104, [https://doi.org/10.18195/issn.0312-3162.29\(29.2\).2014.095-104](https://doi.org/10.18195/issn.0312-3162.29(29.2).2014.095-104).
- Bar-On YM, Phillips R, Milo R (2018): The biomass distribution on Earth. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 115: 6506-6511, <https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115>.
- Bennelongia Pty Ltd (2015): BHP Billiton Iron Ore Strategic Environmental Assessment - Description of Regional Subterranean Fauna. Final Report, September 2015. Report 2015/202: 58 pp. https://www.bhp.com/-/media/bhp/regulatory-information-media/iron-ore/western-australia-iron-ore/0000/public-environmental-review-strategic-proposal/160316_ironore_waio_pilbarastrategi-cassessment_state_appendix6.pdf.
- Blejwas KM, Pendleton GW, Kohan ML, Beard LO (2021): The Milieu Souterrain Superficiel as hibernation habitat for bats: implications for white-nose syndrome. *Journal of Mammalogy* 102(4): 1110-1127, <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab050>.
- Blume HP, Brümmer GW, Fleige H, Horn R, Kandeler E, Kögel-Knabner I, Kretzschmar R, Stahr K, Wilke M (2015): Scheffer/Schachtschabel Soil Science. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Brad T, Iepure S, Sarbu SM (2021): The Chemoautotrophically Based Mobile Cave Groundwater Ecosystem, a Hotspot of Subterranean Biodiversity. *Diversity* 13 (128), <https://doi.org/10.3390/d13030128>.
- Bryson RW, Prendini L, Savary WE, Pearman PB (2014): Caves as microrefugia: Pleistocene phylogeography of the troglomorphic North American scorpion *Pseudouroctonus reddelli*. *BMC Evolutionary Biology* 14(9): 1-16, <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-9>.
- Chivian D, Brodie EL, Alm EJ, Culley DE, Dehal PS, DeSantis TZ, Gihring TM, Lapidus A, Lin L, Lowry SR, Moser DP, Richardson PM, Southam G, Wanger G, Pratt LM, Andersen GK, Hazen TC, Brockman FJ, Arkin AP, Onstott TC (2008): Environmental Genomics Reveals a Single-Species Ecosystem Deep Within Earth. *Science* 322 (5899): 275-278, <https://doi.org/10.1126/science.1155495>.
- Christian E (1998): Die Fauna der Katakomben des Wiener Stephansdome. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich* 135: 41-60.
- Colado R, Abellán P, Pallarés S, Mammola S, Milione R, Faille A, Fresneda J, Sánchez-Fernández D (2023): A dark side of conservation biology: Protected areas fail in representing subterranean biodiversity. *Insect Conservation and Diversity* 16: 674-683, <https://doi.org/10.1111/icad.12666>.
- Crowther TW, van den Hoogen J, Wan J, Mayes MA, Keiser AD, Mo L, Averill C, Maynard DS (2019): The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science* 365 (6455): eaav0550, <https://doi.org/10.1126/science.aav0550>.
- Culver DC, Deharveng L., Bedos A, Lewis JJ, Madden, Reddell JR, Sket B, Trontelj P, White D (2006): The mid-latitude biodiversity ridge in terrestrial cave fauna. *Ecography* 29: 120-128, <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04435.x>.
- Culver DC, Pipan T (2009): *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats*. Oxford: Oxford University Press, <https://doi.org/10.1093/oso/9780198820765.001.0001>.

- Culver DC, Pipan T (2014): Shallow Subterranean Habitats. Ecology, Evolution and Conservation. Oxford: Oxford University Press.
- Faille A, Fresneda J, Bourdeau C (2011): Les Molopina hypogés des Pyrénées avec la description d'une nouvelle espèce de *Zariquieya* Jeannel, 1924 d'Espagne (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Pterostichini). *Zoosystema* 33(4): 429-441, <https://doi.org/10.5252/z2011n4a1>.
- Faille A, Tänzler R, Toussaint EF (2015): On the Way to Speciation: Shedding Light on the Karstic Phylogeography of the Microendemic Cave Beetle *Aphaenops cerberus* in the Pyrenees. *J Hered.* 106(6): 692-699. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv078>.
- Farina A, Eldridge A, Fuller S, Pavan G (2022): Editorial: Advances in ecoacoustics. *Front. Ecol. Evol.* 10:978516, <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.978516>.
- Fernandes CS, Batalha MA, Bichuette ME (2016): Does the Cave Environment Reduce Functional Diversity? *PLoS ONE* 11(3): e0151958, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151958>.
- Gers C (1998): Diversity of energy fluxes and interactions between arthropod communities: from soil to cave. *Acta Oecologica* 19: 205-213, [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80025-8](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80025-8).
- Giachino PM (1992): La distribuzione dei generi *Binaghtes* e *Bathysciola* nelle Alpi Occidentali (Coleoptera: Carabidae e Cholevidae). *Biogeographia* 16: 401-424.
- Giachino PM, Eberhard S, Perina G (2021): A rich fauna of subterranean short-range endemic Anillini (Coleoptera, Carabidae, Trechinae) from semi-arid regions of Western Australia. *ZooKeys* 1044: 269-337, <https://doi.org/10.3897/zookeys.1044.58844>.
- Griebler C, Lueders T (2009): Microbial biodiversity in groundwater ecosystems. *Freshwater Biology* 54: 649-677, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02013.x>.
- Harry I, Trautner J (2017): Tribus Nebriini. In: Trautner, J: Die Laufkäfer Baden-Württembergs, Bd. 1: 130-154. Stuttgart: Eugen Ulmer.
- Hasenmueller EA, Gu X, Weitzman JN, Adams TS, Stinchcomb GE, Eissenstat DM, Drohan PJ, Brantley SL, Kaye JP (2017): Weathering of rock to regolith: The activity of deep roots in bedrock fractures. *Geoderma* 300: 11-31, <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.03.020>.
- Heděnc P, Jiménez JJ, Moradi J, Domene X, Hackenberger D, Barot S, Frossard A, Oktaba L, Filser J, Kindlmann P, Frouz J (2022): Global distribution of soil fauna functional groups and their estimated litter consumption across biomes. *Sci Rep.* 12(1): 17362, <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21563-z>.
- Hoch H, Ferreira RL (2016): *Iuiuia caeca* gen. n., sp. n., a new troglobitic planthopper in the family Kinnaridae (Hemiptera, Fulgoromorpha) from Brazil. *Dtsch. Entomol. Z.* 63(2): 171-18, <https://doi.org/10.3897/dez.63.8432>.
- Holland RA, Wikelski M, Kummeth F, Bosque C (2009): The Secret Life of Oilbirds: New Insights into the Movement Ecology of a Unique Avian Frugivore. *PLoS ONE* 4(12): e8264. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008264>.
- Howarth FG (1983): Ecology of cave arthropods. *Annual Review of Entomology* 28(1): 365-389, <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.002053>.
- Huber BA, Meng G, Clark HL, Cazanove G (2023): First blind daddy long-legs spiders from Australia and Réunion (Araneae, Pholcidae). *Subterranean Biology* 46: 1-19, <https://doi.org/10.3897/subtbiol.46.105798>.
- Huber C, Molenda R (2004): *Nebria (Nebriola) praegensis* sp. nov., ein Periglazialrelikt im Süd-Schwarzwald/Deutschland, mit Beschreibung der Larven (Insecta, Coleoptera, Carabidae). *Contrib. Nat. Hist.* 4: 1-28.
- Huggins X, Gleeson T, Serrano D, Zipper S, Jehn F, Rohde MM, Abell R, Vigerstol K, Hartmann A (2023): Overlooked risks and opportunities in groundwatersheds of the world's protected areas. *Nature*

- Sustainability 6: 855-864, <https://doi.org/10.1038/s41893-023-01086-9>.
- Iannella M, Fiasca B, Di Lorenzo T, Di Ciccio M, Biondi M, Mammola S, Galassi DMP (2021): Getting the 'most out of the hotspot' for practical conservation of groundwater biodiversity. *Global Ecology and Conservation* 31: e01844, <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01844>.
- Jooss R, Geissler-Strobel S, Trautner J, Hermann G, Kaule G (2009): 'Conservation responsibilities' of municipalities for target species: Prioritizing conservation by assigning responsibilities to municipalities in Baden-Wuerttemberg, Germany. *Landscape and Urban Planning (Issues 3/4)*: 218-228, <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.07.009>.
- Jordana R, Baquero E, Reboleira S, Sendra A (2012): Reviews of the genera *Schaefferia* Absolon, 1900, *Deuteraphorura* Absolon, 1901, *Plutomurus* Yosii, 1956 and the *Anurida* Laboulbène, 1865 species group without eyes, with the description of four new species of cave springtails (Collembola) from Krubera-Voronya cave, Arabika Massif, Abkhazia. *Terrestrial Arthropod Reviews* 5(1): 35-85, <https://doi.org/10.1163/187498312X622430>.
- Kumaresan D, Wischer D, Stephenson J, Hillebrand-Voiculescu A, Murrell JC (2014): Microbiology of Movable Cave - A Chemolithoautotrophic Ecosystem. *Geomicrobiology Journal* 31(3): 186-193, <https://doi.org/10.1080/01490451.2013.839764>.
- Macías-Hernández N, Suárez D, de la Cruz-López S, López H, Oromí P (2024): Diversidad de arañas hipogreas del archipiélago canario. *Ecosistemas* 2516. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2516>.
- Maeder M, Guo X, Neff F, Schneider L, Mathis D, Gossner MM (2022): Temporal and spatial dynamics in soil acoustics and their relation to soil animal diversity. *PLoS ONE* 17(3): e0263618, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263618>.
- Mammola S, Altermatt F, Alther R, Amorim I, Băncilă R, Borges PAV, Brad T, Brankovits D, Cardoso P, Cerasoli F, Chauveau C, Delic T, Di Lorenzo T, Faille A, Fiser C, Flot JF, Gabriel R, Galassi DMP, Garzoli L, Griebler C, Konecny-Dupré L, Martinez A, Mori N, Nanni V, Ogorelec Z, Pallarés S, Salusolia A, Sacco M, Stoch F, Vaccarelli I, Zgmaajster M, Zittra C, Meierhofer M, Sanchez-Fernandez D, Malard F (2024): Perspectives and pitfalls in preserving subterranean biodiversity through protected areas. *npj biodiversity* 3(2), <https://doi.org/10.1038/s44185-023-00035-1>.
- Mammola S, Giachino PM, Piano E, Jones A, Barberis M, Badino G, Isaia M (2016): Ecology and sampling techniques of an understudied subterranean habitat: the Milieu Souterrain Superficiel (MSS). *Sci. Nat.* 103(88), <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1413-9>.
- Mammola S, Piano E, Giachino PM, Isaia M (2017): An ecological survey of the invertebrate community at the epigeal/hypogean interface. *Subterranean Biology* 24: 27-52, <https://doi.org/10.3897/subtbiol.24.21585>.
- Marek PE, Buzatto BA, Shear WA, Means JC, Black DG, Harvey MS, Rodriguez J (2021): The first true millipede - 1306 legs long. *Scientific Reports* 11: 23126, <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02447-0>.
- Marmonier, P, Galassi DMP, Korbek K, Close M, Datry T, Karwautz C (2023): Chapter 5 - Groundwater biodiversity and constraints to biological distribution. In: Malard F, Griebler C, Rétaux S (editors): *Groundwater Ecology and Evolution*. Second Edition. Academic Press: 113-140, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819119-4.00003-2>.
- Metcalfe OC, Baccaro F, Barlow J, Berenguer E, Bradfer-Lawrence T, Chesini Rossi L, Marinho do Vale E, Lees AC (2024): Listening to tropical forest soils. *Ecological Indicators* 158: 111566, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.111566>.
- Nanni V, Piano E, Cardoso P, Isaia M, Mammola S (2023): An expert-based global assessment of threats and conservation measures for subterranean ecosystems. *Biological Conservation* 283: 110136, <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110136>.

- National Research Council (2001): Basic Research Opportunities in Earth Science. Washington, DC: The National Academies Press. <https://doi.org/10.17226/9981>.
- Niemiller ML, Zigler KS (2013): Patterns of Cave Biodiversity and Endemism in the Appalachians and Interior Plateau of Tennessee, USA. PLoS ONE 8(5): e64177, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064177>.
- Ortuño VM, Gilgado JD, Jiménez-Valverde A, Sendra A, Pérez-Suárez G, Herrero-Borgoñón JJ (2013): The “Alluvial Mesovoid Shallow Substratum”, a New Subterranean Habitat. PLoS ONE 8(10): e76311, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076311>.
- Pipan T, Culver DC (2017): The unity and diversity of the subterranean realm with respect to invertebrate body size. Journal of Cave and Karst Studies 79(1): 1-9, <https://doi.org/10.4311/2016LSC0119>.
- Prieto M, Agulló J, Fadrique F, Masó G (2015): Coleópteros hipogeos protegidos o que requieren medidas de conservación en Cataluña. Arxius de Miscel·lània Zoològica 13: 164-188, <https://www.doi.org/10.32800/amz.2015.13.0164>.
- Remane R, Hoch H (1988): Cave-dwelling Fulgoroidea (Homoptera: Auchenorrhyncha) from the Canary Islands. Journal of Natural History 22: 403-412, <https://doi.org/10.1080/00222938800770291>.
- Rétaux S, Casane D (2013): Evolution of eye development in the darkness of caves: adaptation, drift, or both? EvoDevo 4(26). <https://doi.org/10.1186/2041-9139-4-26>.
- Saccò M, Mammola S, Altermatt F, Alther R, Bolpagni R, Brancelj A, Brankovits D, Fišer C, Gerovasi-leiou V, Griebler C, Guareschi S, Hose GC, Korbel K, Lictevout E, Malard F, Martínez A, Niemiller ML, Robertson A, Tanalgo KC, Bichuette ME, Borko S, Brad T, Campbell MA, Cardoso P, Celico F, Cooper SJB, Culver D, Di Lorenzo T, Galassi DMP, Guzik MT, Hartland A, Humphreys WF, Ferreira RL, Lunghi E, Nizzoli D, Perine G, Raghavan R, Richards Z, Repoleira ASPS, Rohde MM, Sánchez Fernández D, Schmidt SI, van der Heyde M, Weaver L, White NE, Zagmajster M, Hogg J, Ruhi A, Gagnon MM, Allentoft ME, Reinecke R. (2023): Groundwater is a hidden global keystone ecosystem. Global Change Biology 30: e17066, <https://doi.org/10.1111/gcb.17066>.
- Schaefer M (2012): Wörterbuch der Ökologie. 5. Aufl. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Schneider K, Christman MC, Fagan WF (2011): The influence of resource subsidies on cave invertebrates: results from an ecosystem-level manipulation experiment. Ecology 92(3): 765-776, <https://doi.org/10.1890/10-0157.1>.
- Schuldt A, Assmann T (2011): Belowground carabid beetle diversity in the western Palaearctic – effects of history and climate on range-restricted taxa (Coleoptera, Carabidae). In: Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H, Vermeulen R (Eds): Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies. ZooKeys 100: 461-474, <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1540>.
- Sendra A, Ortuño VM, Moreno A, Montagud S, Teruel S (2006). *Gollumjapyx smeagol* gen. n., sp. n., an enigmatic hypogean japygid (Diplura: Japygidae) from the eastern Iberian Peninsula. Zootaxa 1372: 35-52, <https://doi.org/10.5281/zenodo.174944>.
- Sendra A, Reboleira ASPS (2012): The world deepest subterranean community – Krubera-Voronja Cave (Western Caucasus). International Journal of Speleology 41(2): 221-230, <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.9>.
- Šturm R, López Díez JJ, Polajnar J, Sueur J, Virant-Doberlet M (2022): Is It Time for Ecotremology? Front. Ecol. Evol. 10: 828503, <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.828503>.
- Szallies A, Huber C (2013): Neubewertung von *Nebria (Nebriola) heeri* K. Daniel, 1903 stat. nov. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 86: 35-42.
- Tolkien JRR (1954): The Lord of the Rings. Volume I: The Fellowship of the Ring. London: George Allen & Unwin.
- Trimmel H (1968); Geospeläologie. In: Höhlenkunde. Die Wissenschaft 126. Wiesbaden: Vieweg +

Teubner, https://doi.org/10.1007/978-3-663-07259-1_2.

Uéno SI (1982): Occurrence of *Trechiana fujiwaraorum* (Coleoptera, Trechinae) in the Upper Hypogean Zone. *J. Speleol. Soc. Japan* 7: 100.

USDA – United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service (1999): Soil Taxonomy. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. Second Edition. Agriculture Handbook 436. Washington.

Vaccarelli I, Colado R, Pallarés S, Galassi DMP, Sánchez-Fernández D, Di Cicco M, Meierhofer MB, Piano E, Di Lorenzo T, Mammola S (2023): A global meta-analysis reveals multilevel and context-dependent effects of climate change on subterranean ecosystems. *One Earth* 6(11): 1510-1522, <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2023.09.001>.

Vahtera V, Stoev P, Akkari N (2020): Five million years in the darkness: A new troglomorphic species of *Cryptops* Leach, 1814 (Chilopoda, Scolopendromorpha) from Movile Cave, Romania. *ZooKeys* 1004: 1-26. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1004.58537>.

Verne J (1971): *Reise zum Mittelpunkt der Erde*. Zürich: Diogenes.

Anschrift des Verfassers

Jürgen Trautner

Arbeitsgruppe für Tierökologie und Planung GmbH, Johann-Strauß-Str. 22, 70794 Filderstadt, info@tieroekologie.de, www.tieroekologie.de

Abstract

How deep is the soil? Lived-in structures and creatures of the subsurface.

The biologically active part of the earth's upper crust is not limited to a layer of the earth's surface only a few meters thick but extends much more heterogeneously in its vertical dimension. It extends locally down to a depth of 2 kilometres or more in caves and, in any case, several decametres through gaps, fissures, and crevices. With numerous examples from several continents, this article provides an insight into the diversity of subterranean habitats and the species that colonize them. The term „soil“ is interpreted broadly and discussed in the context of the subterranean part of the Earth's „critical zone“. Reference is also made to the potential refugial and corridor function of subterranean habitats in the context of climate change. Soil protection and the protection of subterranean habitats must be considered in a more differentiated and broader way than the „classic“ view, which often focuses on productive, biomass-rich, habitats that are preferred by higher plants. Extreme site conditions often play an important role for biodiversity on the soil, in its uppermost layers and in the „deep soil“; without or with only low suitability for higher plants and without accumulation of biomass, partly also with a dynamic through recurring processes that interrupt soil succession in small (mosaic-like) or large areas. In any case, in terms of biodiversity, this must be given equal consideration or case-by-case, and area-by-area, even priority over other possible soil functions.