

Geologia, Grutas e Fauna Subterrânea do Planalto das Cesaredas, Portugal

Ana Sofia PS Reboleira^{1,2*}

Octávio Mateus³

O Planalto das Cesaredas é predominantemente formado por calcários marinhos do Jurássico Inferior a Superior (Toarciano ao Titoniano, ~180 a 144 milhões de anos) e alberga várias cavidades naturais com condições propícias à vida subterrânea. Localizado a baixa altitude na transição entre o maciço de Montejunto e vale Tifónico das Caldas da Rainha, este afloramento cársico inclui-se no distrito bioespeleológico Lusitânico, unidade biogeográfica que inclui os maciços da Arrábida, Estremenho, Sicó-Condeixa-Alvaiázere, Outil-Cantanhede e os afloramentos calcários da Península de Lisboa. O interesse científico sobre a biologia das grutas das Cesaredas teve o seu despertar há sete décadas e investigações recentes revelaram que a sua fauna estritamente subterrânea é composta sobretudo por invertebrados: moluscos, aracnídeos, miriápodas, crustáceos e insetos. A descoberta de espécies endémicas, i.e., cuja única área de distribuição mundial se encontra confinada ao Planalto das Cesaredas, lança grandes desafios em termos de conservação e urge estabelecer medidas de proteção para salvaguardar a sua biodiversidade subterrânea. Este artigo oferece uma perspetiva sobre a geologia, a composição faunística e a ecologia das grutas das Cesaredas.

The Cesaredas Plateau is formed by marine limestones from the Lower to Upper Jurassic (Toartian to Titonian, ~180 to 144 million years) and is the result of the later uplifted by a rich tectonic history mostly related to salt diapirism that raised the limestone and led to the typhonic valleys that border it. The result is a low altitude plateau that harbors several caves that may support modern subterranean biodiversity. Located in the transition between the Montejunto massif and the Typhonic valley of Caldas da Rainha, this karst outcrop is included in the Lusitanian bioespeleological district, together with the Arrábida, Estremenho, Sicó-Condeixa-Alvaiázere, and Outil-Cantanhede massifs, and the limestone outcrops of the Lisbon Peninsula. The scientific interest on the biology of the caves of Cesaredas awakened seven decades ago and recent investigations revealed that its subterranean fauna consists mainly of invertebrates: molluscs, arachnids, myriapods, crustaceans and insects. The discovery of endemic species, i.e., whose only world's distribution area is confined to the Cesarean Plateau, poses major challenges in terms of conservation and it is urgent to establish protective measures to protect its subterranean heritage. This paper provides a perspective on the geology, the faunistic composition and ecology of the caves of Cesaredas.

Palavras-chave

bioespeleologia

troglobios

carso

cavernas

¹ Centro de Ecologia, Evolução e Alterações Ambientais (cE3c), e Departamento de Biologia Animal, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, Portugal.

² Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark.

³ GeoBioTec, Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa, Campus da Caparica, Portugal & Museu da Lourinhã, Portugal.

* asreboleira@fc.ul.pt

ISSN 1647-323X

Artigo em acesso aberto sob [licença CC-BY](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

© 2022 Autores

INTRODUÇÃO

O Planalto das Cesaredas, também conhecido por Cezaredas, Cesareda e Cezareda, é um maciço calcário jurássico da Região Oeste de Portugal. A sua geomorfologia e a sua topografia formam um planalto, de cume aplanado, em que a nivelção varia sobretudo entre os 130 e os 170 metros de altitude. A povoação de Cesaredas encontra-se a 150 m de altitude sendo o ponto mais alto o talefe das Castelhanas, aos 201 metros acima do nível do mar. O Planalto tem uma área aproximada de 49 km² (valor que varia conforme os critérios usados), dividido por quatro concelhos (Lourinhã, Bombarral, Óbidos e Peniche), em que cerca de 80 %, com 40 km², pertence ao concelho da Lourinhã.

O Planalto das Cesaredas alberga várias cavidades naturais com condições propícias à vida estritamente subterrânea. Com uma localização biogeográfica que o posiciona a baixa altitude numa zona de transição entre o maciço de Montejunto e vale Tifónico das Caldas da Rainha, este afloramento cársico inclui-se no distrito bioespeleológico Lusitânico, no qual se englobam também os maciços da Arrábida, Estremenho, Outil-Cantanhede, as serras calcárias de Sicó, Condeixa e Alvaiázere, bem como os afloramentos calcários da Península de Lisboa (Figura 1) (Reboleira et al., 2011).

O interesse científico das grutas das Cesaredas iniciou-se com os pré-historiadores, entre os quais se destacam as abordagens pioneiras de Nery Delgado, na segunda metade do século XIX (Cardoso e Carreira, 1992). O estudo da fauna subterrânea invertebrada do Planalto das Cesaredas apenas viria a ter lugar na década de 40 do século passado pela mão do pioneiro da Bioespeleologia portuguesa António de Barros Machado, que inventariou e explorou quatro grutas neste planalto: Casa da Moura (ou Lapa dos Rodeiros), Lapa do António-Neto, Lapa Furada e Lapa dos 3 Moinhos (Machado e Machado, 1948).

Nos últimos anos o conhecimento da fauna subterrânea em Portugal aumentou exponencialmente, levando a que o país fosse recentemente considerado um ponto quente (“hotspot”) de biodiversidade subterrânea (Pennisi, 2016). Mais de três dezenas de novas espécies foram descritas e novos padrões biogeográficos foram estabelecidos (Reboleira, 2012). O Planalto das Cesaredas não foi exceção no contexto nacional e várias espécies novas para ciência foram encontradas nas suas grutas na última década (Reboleira et al., 2013b, 2013c, 2015; Zaragoza & Reboleira, 2018).

A fauna subterrânea das Cesaredas é composta por invertebrados de onde se destacam espécies de aracnídeos, crustáceos e insetos, únicos no mundo (Reboleira, 2012; Reboleira et al., 2013, 2015; Zaragoza & Reboleira, 2018). A recente descoberta de espécies endémicas, i.e., cuja única área de distribuição mundial se encontra confinada ao Planalto das Cesaredas, lança grandes desafios em termos de



FIGURA 1. Mapa das principais zonas cársicas de Portugal. 1 – Dine; 2 – Vimioso; 3 – Outil-Cantanhede; 4 – Mealhada; 5 – Boa Viagem; 6 – Sicó-Condeixa e Alvaiázere; 7 – Estremenho; 8 – Cesaredas; 9 – Montejunto; 10 – Península de Lisboa; 11 – Arrábida; 12 – Estremoz-Cano; 13 – Adiça-Ficalho e 14 – Algarve. Distrito bioespeleológico Lusitânico de 1 a 11 e distrito Bético de 12 a 14.

conservação e urge estabelecer medidas de proteção para salvaguardar o património subterrâneo deste planalto (Reboleira et al., 2011; Reboleira & Eusébio, 2021).

Este artigo oferece uma perspetiva sobre a geologia, as grutas e os recentes avanços no conhecimento da biodiversidade cavernícola das grutas das Cesaredas, apresentando dados inéditos sobre a sua ecologia e composição faunística.



GEOLOGIA DO PLANALTO DAS CESAREDDAS

O planalto das Cesaredas é formado por calcários marinhos do Jurássico Inferior a Superior (Toarciano ao Titoniano, ~180 a 144 milhões de anos). Desta sequência, conhecem-se pelo menos 170 espécies fósseis do Planalto das Cesaredas, que incluem corais, bivalves, amonites, braquiópodes, equinodermes e raros vertebrados (dinossauros e crocodilomorfos). Os grupos com maior número de espécies no registro fóssil deste planalto são os braquiópodes e os moluscos, com cerca de 48 espécies cada um. Ainda, há pelo menos 15 espécies com 'cesaredensis' como epíteto específico no seu nome científico, dedicado à localidade de Cesaredas, como a *Cyathophora cesaredensis*, *Stomechinus cesaredensis*, *Acrosmilium cesaredensis* e *Terebratulina cesaredensis*.

A história geológica da região pode ser resumida da seguinte forma:

1. Triásico Superior: ambiente continental árido com início do processo de estiramento crustal (rifting), que inicia a formação da Bacia Lusitaniana (ou Lusitânica) com subsidência e deposição de pelitos (argilas e siltes) (Grés de Silves).
2. Jurássico Inferior: transgressões marinhas efémeras que levam à deposição de argilas e evaporitos (gesso e salgema) precursores de ambientes marinhos mais abertos e de estruturas halocinéticas, ou seja, de tectónica salina (Formação de Dagorda).
3. Sinemuriano: deposição calco-dolomítica da Formação de Coimbra (Mouterde et al., Soares et al., 1993; Azerêdo et al., 2003) e à invasão gradual da bacia pelo mar, instalando-se ambientes marinhos progressivamente mais profundos que perdura até ao Jurássico Superior (embora com intervalo regressivo no Toarciano – Aaleniano).
4. Pliensbachiano superior/Toarciano superior: Ambiente marinho muito pouco profundo, com alguma influência continental, patente pela presença de margas (calcário contendo 35 a 60% de argila) e calcários margosos (Unidade de Figueirinha).
5. Bajociano-Batoniano inferior: ambiente marinho pouco profundo (Calcários de Sobral da Lagoa e Calcários de Cabreira).
6. Caloviano inferior e médio: continuação da transgressão marinha com plataforma carbonatada e formação de calcários mais ou menos de profundidade (pelágios). Passa a fácies de plataforma aberta que, para o topo, já temos um ambiente de talude. Nesta altura depositam-se calcários de ambientes mais oceânicos com amonites (Calcários da Cesareda).
7. Caloviano superior a Oxfordiano inferior: Regressão marinha, com hiato deposicional e erosão da parte superior da unidade anterior (equivalente à Formação de Cabaços).

8. Oxfordiano médio a superior: ambiente marinho pouco profundo e lagunar formando calcários oolíticos, margas e calcários margosos, com formação de recifes com corais, esponjas, e ainda com amonites, bivalves, gastrópodes, braquiópodes e equinodermes (Calcários de Montejunto; Zbyszewski e Almeida, 1960; Ruget-Perrot, 1961).
9. Kimmeridgiano e Titoniano: ambiente marinho pouco profundo e formação de calcários com numerosas espécies de invertebrados (Camadas de Abadia).
10. Titoniano: Colmatação sedimentar da bacia e deposição continental (regressão) (incluindo argilitos e arenitos das Formação de Alcobaça e Lourinhã com dinossauros) que se prolonga pelo Cretácico (Grupo de Torres Vedras).
11. Cretácico Superior: termina a subsidência na Bacia Lusitaniana e a costa passa a margem passiva. Inicia-se magmatismo que leva a início da tectónica salina por diapirismo (Diapiro dos Bolhos, Diapiro de Caldas da Rainha e Diapiro de Serra d'El Rei) que leva a um levantamento localizado das camadas mesozóicas e seu basculamento centrífugo ao centro do diapiro. O diapiro pode ser definido como intrusão de material rochoso menos denso (como sal ou gesso) que a rocha encaixante, num processo conhecido por diapirismo. Amiúde, este processo resulta numa depressão geográfica denominada vale tifónico. Este termo foi aplicado pela primeira vez nesta região.
12. Miocénico: Fase de inversão tectónica com levantamento regional da cordilheira central e maciço calcário estremenho, com levantamento das Cesaredas, assim como das serras da Estrela, Gardunha, Lousã, Alvaiázere, Açor, d'Aire, Candeeiros e Montejunto.
13. Pliocénico: transgressão marinha (processo geológico de subida do nível do mar relativa ao solo, resultando em inundações), que leva a erosão e aplanagem com formação de peneplanície correspondente à cota atual entre os 130 e os 170 metros acima do nível do mar (Cabral, 1995). Porventura relacionada com a transgressão marinha de há 6000 anos atrás conhecida como transgressão flandriana.
14. Pliocénico superior (?): segue-se uma fase de regressão e, conseqüente, erosão circundante aprofundando vale tifónico sobre as estruturas diapíricas, deixando o maciço calcário mais saliente, até hoje que leva à topografia atual com a forma moderna de planalto. Ocorre a deposição nas zonas deprimidas de sedimentos fluviais, com fósseis de organismos de água doce (Unidade de Areias e Margas de Bolhos). Início da carsificação (carsogénese) assim que o calcário fica exposto à meteorização (processo natural de decomposição ou desintegração de rochas) e às chuvas.
15. Plistocénico-Holocénico: formação de grutas e aplanamento dos vales tifónicos com deposição de tufos calcários. Acentuação da erosão dos vales do Figueiredo, Cornaga (também grafado como Tornada) e Roto (ou Columbeira) pela erosão e ao longo de falhas. Continuação da carsificação com formação de grutas e aplanamento dos vales tifónicos com deposição de tufos calcários.
16. Holocénico até hoje: do planalto drena a água para quatro bacias hidrográficas, Rio Grande, Rio de Atougua, Rio Real e Ribeira de Benfeito, que fazem parte do sistema de pequenas bacias das ribeiras do Oeste litoral Português. Como maciço calcário, o planalto tem importância enquanto aquífero natural, responsável pela recarga de lençóis freáticos.

Todas estas etapas da história geológica levaram à geomorfologia atual e influenciou a existências de numerosas grutas e, conseqüentemente, a sua diversidade biológica.

O Planalto das Cesaredas fica na exata intersecção de quatro cartas geológicas 1:50.000 e as respetivas grutas distribuem-se da seguinte forma:

1. 26-C Peniche a Noroeste com grutas nas unidades “Camadas de Montejunto” J3b com um aglomerado de grutas que inclui a gruta dos Alfaiates e dos Rallys, e outro cluster ao longo da falha entre o Caloviano J2c e Batoniano e Bajociano J2ab com a Gruta dos Bolhos, Cova da Moura ou Malgasta;
2. 26-D Caldas da Rainha a Nordeste com grutas na unidade “Camadas de Montejunto” J3B;
3. 30-A Lourinhã ao Sudoeste com grutas nas unidades informais “Calcário de Montejunto” J3M, “Calcário de Moledo” J3Mo, “Calcários Calciclásticos com oóides, margas e grés de Reguengo Pequeno” J3RP;
4. 30-B Bombarral a sudeste com grutas nas unidades “Camadas de Abadia” J3C, e “Camadas de Cabaços e Montejunto” J3ab.



AS GRUTAS DO PLANALTO DAS CESAREADAS

Existem dezenas de grutas no Planalto das Cesaredas. Algumas grutas são sítios arqueológicos classificados, do Paleolítico e Neolítico, como é o caso da Cova da Moura, abordada pelo pioneiro geólogo Nery Delgado em 1867 no seu trabalho “*Notícia Acerca das Grutas da Cesareda*” ou a Gruta da Feteira (estudado pelo arqueólogo João Zilhão, 1982, tendo sido uma escavação de instigou a criação do Museu da Lourinhã).

Muitas das grutas são hoje desconhecidas. Estimamos a existência de, pelo menos, 100 grutas neste maciço, mas o número exacto é difícil de obter devido à própria definição de gruta e falta de registos históricos e científicos. Damos, a título de exemplo, a desaparecida Gruta dos Gaspar, sobre a qual Ribeiro (1940: p. 89) escreve: *As grutas da Cezareda são interessantíssimas. Pena é, muita pena, que estejam numa região de difícil acesso. Visitámos algumas, como as da Lapa Furada, Cova da Moura e a Gruta do Gaspar. As duas primeiras vêm minuciosamente estudadas em trabalhos de Nery Delgado e Paul Choffat; da última, sem dúvida a mais formosa, não encontramos nenhum estudo. O seu acesso é muito difícil e, vamos dizer, mesmo perigoso. Entra-se, rastejando, por um estreito buraco aberto no chão onde, a cada passo, os enormes pedregulhos calcáreos, soltos, ameaçam ruir; mas, passadas umas escassas dezenas de metros, já a grande profundidade abaixo do nível do solo, o espectáculo que se nos vai continuamente deparando é grandioso. São grandes largos, comunicando entre si por estreitos corredores, dum efeito surpreendente. Do tecto pendem numerosas estalactites, em caprichoso rendilhado, e do chão erguem se vigorosas estalagmites que, algumas vezes, unindo-se às anteriores formam verdadeiras colunas. Enfim, uma gruta que necessitava de ser estudada e que, em qualquer outro local, seria um ponto turístico obrigatório, depois de devidamente arranjada.*

O Núcleo de Amigos dos Buracos das Cesaredas do Centro de Estudos Históricos da Lourinhã fornece uma lista de cerca de 60 grutas no seu cadastro online (NABUC, 2022), mas a sua localização não é divulgada,

impedindo a validação de informações. Compilando várias fontes de informação, pública e privada, listamos na Tabela 1 e Figura. 2, todas as grutas conhecidas no Planalto das Cesaredas.

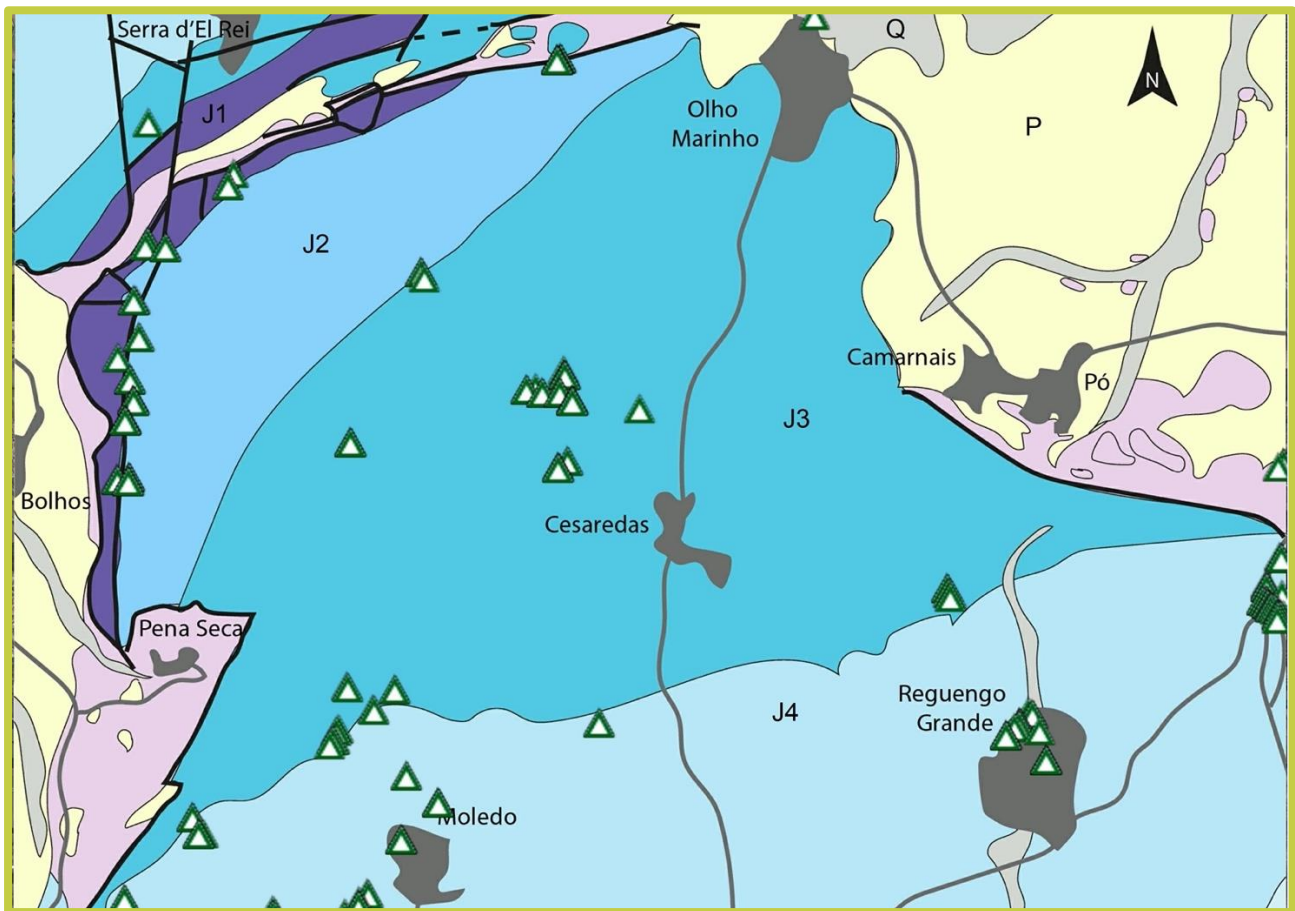


FIGURA 2. Grutas do Planalto das Cesaredas (assinaladas com triângulos). Legenda: J1, Jurássico Inferior; J2 Jurássico Médio; J3, Oxfordiano e Kimmeridgiano; J4, Kimmeridgiano e Tithoniano; P- Plio Plistocénico; Q- Quaternário.

TABELA 1. Lista e localização das Grutas no Planalto das Cesaredas. As coordenadas geográficas apresentadas podem ter um erro de ± 20 metros. ND, não disponível.

Nome da Gruta	Latitude (graus)	Longitude (graus)
Gruta 2 - Gruta secundária	39.27368702	-9.277837939
Gruta Lapa do Suão II	39.29926108	-9.200965955
Gruta dos Bolhos	39.30469033	-9.277968732
Gruta da Lapa Furada	39.30656927	-9.262339263
Cavidade/gruta	39.30832219	-9.242960012
Gruta do Algar das Cesaredas	39.30869339	-9.247465811
Gruta sem nome	39.30938755	-9.249927455
Gruta Velha dos Bolhos	39.30979167	-9.277111111
Gruta da Rally II	39.31004404	-9.247968026
Gruta do Rally	39.3103044	-9.248053747
Gruta Cova da Moura	39.3109369	-9.2779341
Cezareda	39.3150926	-9.257385957
Gruta da Malgasta	39.3204976	-9.2701898

Gruta Casa da Moura	39.3263691	-9.248511655
Gruta Principal	39.274599	-9.274562
Gruta da Feteira I & II	39.278768	-9.266508
Gruta do Ouriço	39.27915	-9.26868
Gruta Lapa do Reguengo Pequeno	39.280037	-9.244309
Gruta da Lapa do Lapão (Lapa da Feteira - Gruta da Caleija - Lapa do Lapão)	39.280504	-9.265162
Gruta do Moledo II - Gruta do Lobisomem	39.282581	-9.261759
Gruta Casal do Sousa 2	39.282886	-9.277428
Gruta Espinheiro Alvar	39.285994	-9.258901
Gruta do Algar Pedreiras Velhas	39.2862685	-9.2724708
Gruta do Algar Pedreiras Velhas III	39.287137	-9.272883
Gruta Quinta dos Morcegos	39.290127	-9.215713
Gruta Quinta dos Morcegos II	39.290127	-9.215714
Gruta do Mato Denso	39.291075	-9.247788
Gruta da Lentisqueira	39.291110	-9.246723
Gruta Algar da Trepadeira II	39.291131	-9.245986
Gruta da Euforbia	39.291273	-9.246253
Gruta Algar da Trepadeira	39.291324	-9.245740
Gruta do Algar do Moinho	39.291400	-9.218400
Gruta dos Bailes	39.291937	-9.217528
Gruta do Pilriteiro	39.292048	-9.245657
Gruta da Adega	39.29207	-9.21748
Gruta do Algar do Quinta	39.2924	-9.2166
Gruta da Água	39.2976	-9.2001
Gruta do Meio	39.2976	-9.2001
Gruta sem nome	39.2976	-9.2001
Gruta Nova da Columbeira	39.2980642	-9.2006389
Gruta do Caixão	39.2982211	-9.2008739
Gruta da Lapa Larga (Abrigo da Lapa Larga /Algar da Lapa Larga)	39.2983839	-9.2012292
Gruta da Lapa Larga	39.298400	-9.200950
Gruta da Marcela	39.29851	-9.23205
Gruta do Algar do Pinheiro I	39.2990	-9.2223
Gruta do Algar do Pinheiro II	39.2990	-9.2223
Gruta do Algar do Pinheiro III	39.2990	-9.2223
Gruta Lapa do Suão	39.2990778	-9.2009497
Gruta das Pulgas	39.3005872	-9.1999544
Gruta do Algar da Barroda 1	39.304531	-9.277219
Gruta dos Bolhos, Algar dos Bolhos - Gruta dos Bolhos I - Gruta Casal da Lebre	39.3045976	-9.2779502
Gruta do Algar da Barroda 2	39.304731	-9.277169
Gruta dos Alfaiates - Gruta dos Sapateiros - Gruta Nova do Vale Formoso	39.305275	-9.248406
Gruta Serra da Roupa	39.305515	-9.199799
Gruta Lapa Furada	39.306551	-9.262331
Gruta dos Bolhos II - Gruta Velha - Algar do Pinheiro Manso	39.307669	-9.277439
Gruta Cova da Moura	39.307710	-9.277406
Gruta do Algar das Cesaredas	39.308725	-9.247465
Gruta dos Bolhos I	39.308731	-9.276889
Gruta do Algar da Cesareda I	39.308753	-9.247475

Gruta dos Moleiros	39.309130	-9.248308
Gruta do Algar da Cesareda II	39.309139	-9.249481
Gruta da Cabra	39.309154	-9.250470
Gruta do Moleiro - Lapa Furada	39.309444	-9.269444
Gruta Lapa Furada	39.309444	-9.269444
Gruta dos Bolhos II - Gruta Velha - Algar do Pinheiro Manso	39.309792	-9.277111
Gruta dos Rallys	39.310050	-9.247983
Gruta Lapa do Suão	39.31166	-9.20777
Gruta da Cezareda	39.315381	-9.257615
Gruta em pedreiras 2	39.316658	-9.274750
Gruta	39.316724	-9.276099
Gruta em pedreiras	39.316942	-9.275953
Gruta da Malgasta	39.31888	-9.25222
Gruta pré-histórica	39.323119	-9.275924
Gruta da Casa da Moura	39.32637	-9.24850
Gruta da Casa da Moura	39.326400	-9.248483
Gruta da Casa da Moura 2	39.326450	-9.248283
Gruta 46	ND	ND
Gruta do Algar da Cesareda III	ND	ND
Gruta do Algar da Cesareda IV	ND	ND
Gruta do Algar da Columbeira - A Fenda	ND	ND
Gruta do Algar do Picoto	ND	ND
Gruta do Algar do Quintal	ND	ND
Gruta do Candeio	ND	ND
Gruta do Casalinho	ND	ND
Gruta do Moledo I	ND	ND
Gruta do Moledo III	ND	ND
Gruta do Moledo IX	ND	ND
Gruta do Moledo VI	ND	ND
Gruta do Moledo VII	ND	ND
Gruta do Moledo VIII - Gruta dos Linhóis - M8	39.287904	-9.256424
Gruta do Moledo X	ND	ND
Gruta do Moledo XI	ND	ND
Gruta do Olímpio	ND	ND
Gruta do Sumidor	ND	ND
Gruta Lapa da Pena Seca	ND	ND
Gruta Lapa das Pombas	ND	ND
Gruta Lapa do Reguengo Pequeno II	ND	ND
Gruta Lapa Pequena	ND	ND
Gruta do Gaspar	ND	ND
Gruta da Falha	39.293765	-9.259343
Gruta dos Linhóis - M8 - Moledo VIII	39.287904	-9.256424
Gruta 058	39.292694	-9.260726
M9	39.290903	-9.263695
M10	39.291605	-9.263258
Moledo I - M1	39.283159	-9.261095
Moledo III - M3	39.281986	-9.262725

Moledo VI - M6	39.282106	-9.267502
Moledo VII - M7	39.282026	-9.267341
Moledo XI - M11	39.293858	-9.262483
Gruta atrás das Eiras	39.289301	-9.258555



CARACTERÍSTICAS DOS HABITATS SUBTERRÂNEOS

Sob a superfície da Terra existe uma grande variedade de espaços subterrâneos onde a luz solar não penetra. Estes espaços, originados por fenómenos físico-químicos de dissolução ou pela ação das forças tectónicas em diferentes litologias, podem estar repletos de ar ou de água. Aqueles exploráveis à escala humana são designados de grutas (Culver & Pipan, 2019).

O habitat subterrâneo apresenta-se estratificado desde a superfície e em profundidade. Esta estratificação está relacionada com as características geológicas do terreno, com os fenómenos de erosão e com a pedogénese, i.e., a formação do solo. De forma generalista os habitats subterrâneos podem ser separados em endógeos (*endo*= dentro + *geos*= terra) dentro do solo, e hipógeos (*hipo*= por baixo) debaixo do solo, ambas designações em oposição a epígeo, que designa o habitat da superfície (Jimenez-Valverde et al., 2017).

O habitat endógeo é formado pelos interstícios das partículas que compõem os solos e o hipógeo por espaços subterrâneos mais volumosos, que podem chegar a ter volumes superiores a 15 mil m³ na Gruta Hang Son Doong no Vietname ou os impressionantes 10,78 milhões de m³ estimados para a Gruta Miao-Keng, na China (Ardila et al., 2016).

O habitat hipógeo aparece abaixo do horizonte B do solo e é composto por espaços vazios entre rocha desagregada, que conectam com o habitat subterrâneo profundo. A esta parte profunda do habitat subterrâneo, temos acesso através das grutas, que podem ultrapassar os 2000 metros de profundidade nas grutas Krubera-Vorónia e Verovkina, situadas no Cáucaso Ocidental (Sendra e Reboleira, 2012). No entanto, este habitat estende-se por uma vasta rede de fissuras e espaços de pequenas dimensões impenetráveis à dimensão humana. Mais próximo da superfície e em zonas de acumulações de rochas desagregadas, como os coluviões e aluviões, a rede de espaços subterrâneos vazia nessa matriz, denominada de meio subterrâneo superficial, pode ser habitada por espécies tipicamente cavernícolas (Eusébio et al., 2021).

As rochas carbonatadas, que compreendem a litologia cársica, albergam o maior número de cavidades naturais conhecidas e estima-se que ocupem 15% da superfície do nosso planeta (Ford e Williams, 2007). A acção da água na dissolução e deposição dos calcários, através de um processo conhecido por carsificação, vai modelando a paisagem superficial ao mesmo tempo que cria uma vasta rede de galerias subterrâneas. Estas paisagens são caracterizadas pela ausência de cursos de água à superfície, uma vez que a água que se precipita à superfície rapidamente se infiltra, passando a circular ordenadamente em profundidade (White e Culver, 2012).

Os maciços cársicos estão organizados verticalmente, com uma larga superfície de absorção, caracterizada por um modelado de estruturas geológicas peculiares como dolinas, sumidouros e nascentes, seguida do

epicarso que alberga um habitat subterrâneo superficial inundado e do endocarso que tem a zona vadosa, por onde a água circula por ação da gravidade até ao nível freático. Este nível marca o início do aquífero, um grande reservatório de água subterrânea disponível para o consumo humano imediato. Tanto o epicarso, como a zona vadosa e os aquíferos albergam espécies subterrâneas únicas, adaptadas à vida subterrânea (White e Culver, 2012).



ECOLOGIA E ADAPTAÇÕES AO MEIO SUBTERRÂNEO

Os ecossistemas subterrâneos são frequentemente chamados de laboratórios de ecologia e evolução, uma vez que a simplicidade dos parâmetros bióticos e abióticos é menor que nos ecossistemas de superfície (Mammola et al. 2019). Isto faz com o número de interações seja menor, facilitando a sua análise ecológica, mas aumentando também a sua vulnerabilidade e sensibilidade ambiental (Castaño-Sánchez et al. 2020).

As condições ambientais características do meio subterrâneo como a ausência de luz, a estabilidade térmica e a humidade relativa muito elevada, exercem pressões seletivas muito fortes e direcionais aos organismos que estabelecem populações subterrâneas (Juan et al., 2010).

Os animais cavernícolas podem ser classificação em três categorias ecológicas: troglófilos, troglóbios e troglóbios, sendo os primeiros considerados acidentais, os segundos com fortes afinidades ao meio e os terceiros como habitantes obrigatórios. As mesmas designações são utilizadas para os organismos aquáticos com o prefixo estigo- (Culver e Pipan, 2019). Assim, a troglófauna e a estigofauna são respetivamente a fauna subterrânea obrigatória terrestre e aquática, sobre a qual nos debruçaremos neste capítulo.

Os animais troglóbios e estigóbios exibem adaptações morfológicas e fisiológicas que resultam de uma convergência evolutiva por adaptação ao mesmo tipo de pressões ambientais. Estas adaptações são designadas de troglomorfismos e incluem: a anoftalmia, perda de estruturas oculares; a despigmentação, perda de pigmento da superfície corporal; hipertrofia de outras estruturas sensoriais em detrimento da visão, e.g. alongamento dos apêndices, como antenas e patas, e desenvolvimento de químio e mecano-receptores (Christiansen, 2012).

Dada a ausência de produção primária a nível da fotossíntese, os habitats subterrâneos têm, tipicamente, uma baixa disponibilidade de recursos alimentares (Ravn et al. 2020), pelo que os troglóbios e estigóbios tendem a ter um metabolismo mais lento, a não ser controlados pelo ritmo circadiano, correspondente ao ciclo diário de noite e dia. Têm também fertilidade reduzida e a desenvolvem estratégias reprodutivas tipo *k*, que implicam a redução do número dos instares larvares e redução do número de ovos, que por sua vez são mais ricos em nutrientes (Christiansen, 2012). Tudo isto contribui para que estas espécies tenham ciclos de vida mais longos, atingindo a maturidade sexual mais tarde que os seus parentes próximos à superfície (Mammola et al. 2020).



O ESTUDO DA BIOLOGIA DAS GRUTAS EM PORTUGAL CONTINENTAL

A palavra Bioespeleologia provém do grego, bio- de vida, spélaion- caverna e logos- estudo, e é definida como a ciência que estuda a vida nas grutas. Embora a palavra Bioespeleologia tenha sido introduzida na literatura científica em 1904 pelo francês Armand Viré, é a publicação do livro “Ensaio sobre os problemas bioespeleológicos”, do biólogo Romeno Emil Racovitza que em 1907 marca o início do estudo da fauna cavernícola, de forma sistemática e específica (Vandel, 1965).

Em Portugal, a primeira espécie recolhida em grutas, de que há registo escrito, data de 1870 e trata-se do escaravelho *Trechus fulvus*, capturado pelo comerciante entomológico Schaufuss, em 1831, e referido como recolhido em cavidades da zona centro do país sem referir a localização específica (Putzeys, 1870; Reboleira et al., 2013b).

As primeiras recolhas conhecidas de fauna cavernícola em Portugal referem-se às explorações efectuadas pelo arqueólogo francês Abbé Breuil, acompanhado pelo geólogo suíço Ernest Fleury, que em 1918 recolheu amostras de fauna em seis cavidades de Alcobaça, de Porto de Mós e da península de Lisboa. Destas recolhas resultou a descrição por Louis Fage em 1931 da primeira espécie cavernícola, a aranha troglóbia *Domitius lusitanicus*. Esta aranha está distribuída ao longo do Maciço Calcário Estremenho, vulgarmente conhecido como Serras de Aire e Candeeiros (Reboleira, 2007; Ribera, 2018).

O Professor António de Barros Machado, do Instituto de Zoologia “Dr. Augusto Nobre” da Universidade do Porto, foi o grande impulsionador da Bioespeleologia Portuguesa. No ano de 1938, iniciou o estudo sistemático da fauna cavernícola e em conjunto com o seu irmão Bernardino promoveu a exploração e inventariação de mais de três centenas de cavidades por todo o país. Este trabalho está documentado no “Inventário das cavernas calcárias de Portugal” (Machado & Machado, 1948). Uma parte considerável do material resultante destas explorações biológicas foi estudado por diversos especialistas e foram publicadas as primeiras importantes contribuições para o conhecimento dos aracnídeos (aranhas, pseudoescorpiões e opilões), miriápodes, crustáceos (anfípodes e isópodes) e hexápodes (colêmbolos e insetos) (Reboleira et al., 2011, 2013c).

Na mesma altura em que Barros Machado inicia o estudo da fauna cavernícola, Fernando Frade descreve a espécie estigóbia de Portugal, *i.e.* um animal cavernícola aquático com adaptações à vida em águas subterrâneas, como a despigmentação, a redução das estruturas oculares e o alongamento dos apêndices. Tratava-se do bicho de conta aquático *Proasellus lusitanicus*, descoberto no aqueduto que abastecia a cidade de Lisboa, proveniente da nascente do rio Alviela, em Alcanena (Reboleira et al., 2011). O estudo faunístico de águas subterrâneas teve um importante contributo por parte de José Maria Braga, da Universidade do Porto, que descreveu mais de duas centenas de espécies de crustáceos aselídeos e sincarídeos. Por esta altura, Amílcar e Emília de Oliveira Mateus, da mesma instituição, iniciam uma série de estudos sobre outro grupo de crustáceos aquáticos, descrevendo três anfípodes. O estudo dos aselídeos teve continuidade com a professora Odette Afonso, que entre 1978 e 1996, descreve mais de uma dezena de espécies de aselídeos de águas subterrâneas, a sua grande maioria na zona norte do país (Reboleira et al., 2011, 2013b). Outra figura de relevo, foi Knut Lindberg que realizou várias campanhas bioespeleológicas entre Abril e Julho de 1961, em cavidades de diferentes pontos do país. Os principais resultados encontram-se sintetizados nas publicações “Voyage au Portugal du Dr. K. Lindberg. Résultats Zoologiques” 1962-1964. De entre as várias

pessoas que acompanharam Lindberg nas suas campanhas bioespeleológicas encontra-se uma referência incontornável na Bioespeleologia nacional, Maria Manuela da Gama. Professora na Universidade de Coimbra, dedicou a sua investigação ao estudo de colêmbolos cavernícolas, pequenos animais incluídos num grupo basal dos insetos. Das suas publicações sobre colêmbolos de diversas partes do mundo, destacam-se os colêmbolos cavernícolas de Portugal, com a descrição de várias espécies novas para a ciência (Reboleira et al., 2013c).

Durante a segunda metade do século XX, o estudo da fauna cavernícola de Portugal entra num período de estagnação, com várias tentativas com vista à ampliação do seu estudo, mas sem grandes contributos significativos (Reboleira et al., 2013c).

Com a entrada no novo milénio, a Bioespeleologia das regiões cársicas de Portugal conhece uma nova era, o número de espécies cavernícolas conhecidas em grutas cársicas triplica, sendo descritos representantes cavernícolas de grupos ausentes até essa altura, como o caso dos dipluros, peixinhos de prata e milpés (Reboleira et al. 2010; Reboleira et al., 2012, Reboleira e Enghoff, 2013). Estes estudos têm permitido definir novos padrões de biodiversidade e estabelecer medidas de conservação desta peculiar fauna (Reboleira, 2012; Reboleira & Eusébio, 2021). Uma tendência que aponta para a descoberta de novos pontos quentes de biodiversidade cavernícola na região mais ocidental da Europa.



FAUNA CAVERNÍCOLA DO PLANALTO DAS CESAREDDAS

De natureza litológica calcária, o Planalto das Cesaredas apresenta uma paisagem denominada de carso (Figura 3). É caracterizado por diversas formas superficiais como dolinas e nascentes cársicas (Figura 3A), e destaca-se por albergar formas de desenvolvimento endocársico, que denominamos de grutas, algares (Figura 3C) ou lapas, cavidades naturais com condições propícias à vida estritamente subterrânea. Este Planalto alberga ainda extensas zonas de meio subterrâneo superficial (MSS), uma matriz de rocha desagregada, normalmente nos depósitos de ladeiras, por onde se podem encontrar também os animais troglóbios, e que só recentemente se começou a estudar (Figura 3F) (Eusébio et al. 2021).

Do ponto de vista bioespeleológico, ou seja, tendo em conta a diversidade de animais adaptados à vida nas grutas, este afloramento cársico inclui-se no distrito bioespeleológico Lusitânico, no qual se englobam também os carsos do centro de Portugal, por oposição ao distrito Bético que engloba os carsos do Sul de Portugal (Fig. 1). Esta separação baseia-se no tipo de fauna troglóbia que se encontra distribuída nestas zonas e cuja similaridade de grupos zoológicos permite diferenciar estas duas grandes zonas bioespeleológicas (Reboleira et al. 2011).



FIGURA 3. Formas do modelado cársico do Planalto das Cesaredas. A) Nascente cársica do Olho Marinho em altura de seca. B) Entrada de uma Lapa; C) Entrada de um Algar; D) Vale da Columbeira; E) Placa interpretativa das Grutas da Columbeira *in situ*; e F) Investigadores a estudar o habitat subterrâneo superficial no vale da Columbeira.

São conhecidas mais de 82 cavidades naturais no Planalto das Cesaredas (NABUC, 2022). Estas cavidades recebem diferentes designações consoante as suas dimensões e morfologia: grutas, que são cavidades de desenvolvimento predominantemente horizontal; lapas, pequenas cavidades horizontais e algares, cavidades cuja entrada se abre sob a forma de poço e cujo desenvolvimento é predominantemente vertical. A toponímia local utiliza ainda “casa” e “buraca” para se referir às cavidades naturais penetráveis à escala humana.

A cavidade mais bem estudada do ponto de vista bioespeleológico é a Gruta dos Bolhos (Figura 4), localizada em freguesia homónima, também conhecida por Gruta do Casal da Lebre (Zaragoza & Reboleira, 2018). Trata-se de uma das maiores cavidades do planalto, composta por um pequeno poço de acesso (Figura 3C) e duas galerias horizontais que se cruzam debaixo do poço, onde é possível observar concreções calcárias de grande valor estético (Figura 4A,B). Do tecto das suas galerias subterrâneas pendem verdadeiras cortinas de raízes de plantas (Figura 4C) que fornecem abundante fonte de alimento para as comunidades subterrâneas que aí habitam. Outra gruta de grande interesse bioespeleológico é a gruta dos Alfiates, uma cavidade horizontal, onde se descobriram várias novas espécies para a ciência.

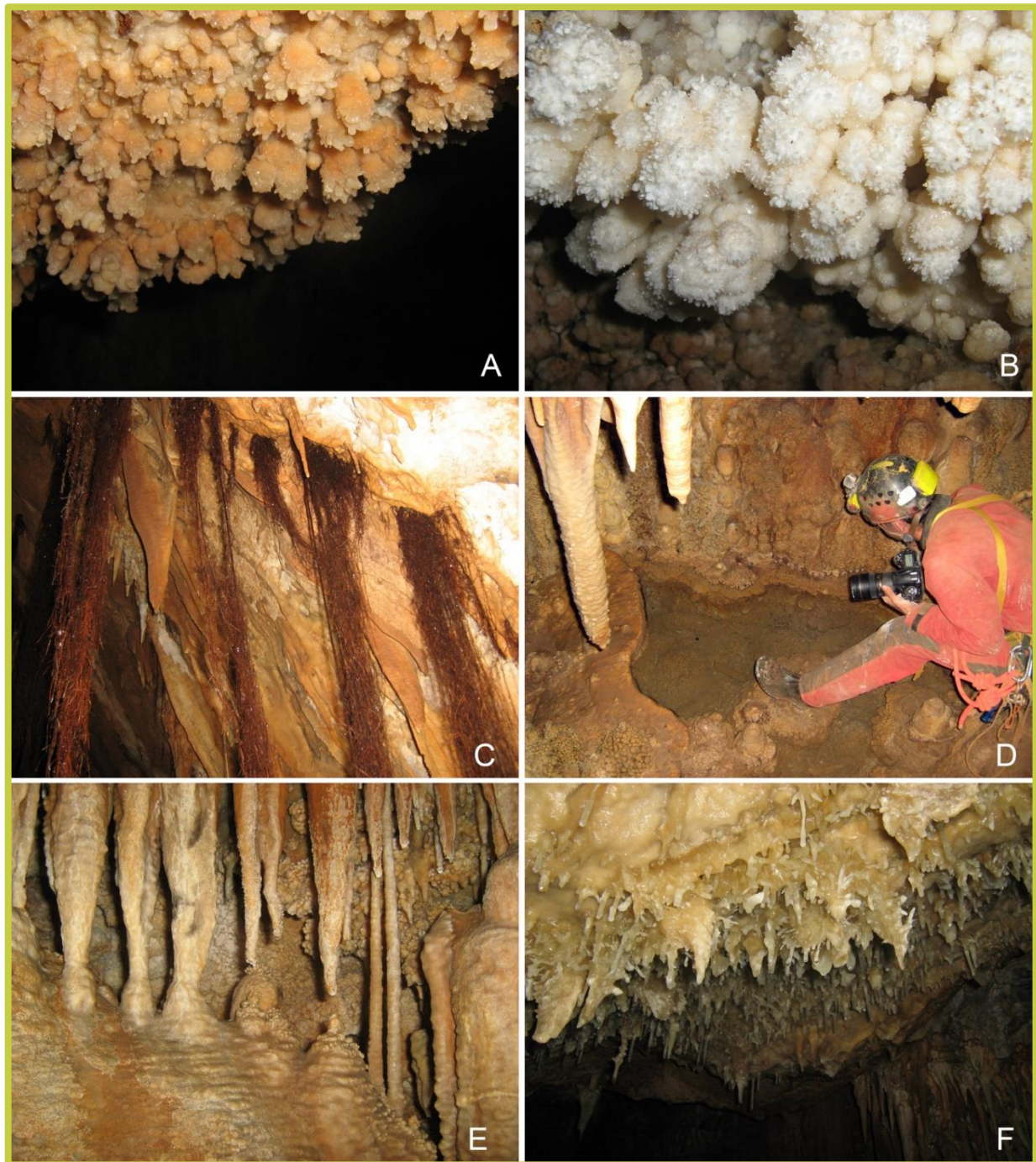


FIGURA 4. Gruta dos Bolhos no Planalto das Cesaredas. A, B) Espeleotemas, concreções tipo couve-flor. B) C) Raízes pendentes do teto da galeria; D) Espeleólogo sobre um pequeno charco (*gour*); E) Espeleotemas, estalactites, estalagmites, colunas e mantos calcíticos; e F) Espeleotemas, do tipo excêntricas.

A fauna subterrânea das Cesaredas é composta por invertebrados, onde se destacam espécies de aracnídeos, miriápodes, crustáceos e insetos, únicas no mundo (Tabela 1).

TABELA 1. Espécies de invertebrados cavernícolas do Planalto das Cesaredas. Ecologia: Troglóbios (T) e troglófilos (Tf). Nível trófica: predador (P), detritívoro (D). * Endêmica das Cesaredas.

Grupo Zoológico	Família	Espécie	Nível trófico	Ecologia
Gastrópode	Oxychilidae	<i>Oxychilus draparnaudi</i> (Beck, 1837)	D	Tf
Aranha	Agelenidae	<i>Tegenaria rambrae</i> Barrientos, 1978	P	Tf
Aranha	Tetragnathidae	<i>Meta bourneti</i> Simon, 1922	P	Tf
Aranha	Dictynidae	<i>Mastigusa macrophthalma</i> (Kulczynski, 1897)	P	Tf
Pseudoescorpião	Chthoniidae	<i>Chthonius (Ephippiochthonius) cardosoi</i> Zaragoza, 2012	P	T
Pseudoescorpião	Neobisiidae	<i>Roncocreagris occidentalis</i> Zaragoza & Reboleira, 2013	P	T
Quilópode	Lithobiidae	<i>Lithobius pilicornis</i> Newport, 1844	P	Tf*
Milpés	Julidae	<i>Acipes</i> n. sp.	D	T*
Isópode terrestre	Trichoniscidae	<i>Miktoniscus longispina</i> Reboleira & Taiti, 2015	D	T*
Isopoda	Porcellionidae	<i>Porcellio dilatatus</i> Brandt, 1833		Tf*
Dipluros	Campodeidae	<i>Podocampa</i> cf. <i>fragiloides</i> Silvestri, 1932	D	T
Zygentoma	Nicoletiidae	<i>Coletinia</i> n. sp.	D	T*
Coleóptero	Carabidae	<i>Laemostenus terricola</i> (Herbst, 1784)	P	Tf
Coleóptero	Carabidae	<i>Trechus fulvus</i> Dejean, 1831	P	Tf

Seis espécies estritamente cavernícolas são conhecidas no Planalto das Cesaredas: os pseudoescorpiões *Roncocreagris occidentalis* (Figura 5) e *Occidenchthonius cardosoi*, uma nova espécie de milpés do género *Acipes*, o bicho de conta *Miktoniscus longispina*, o dipluro *Podocampa* cf. *fragiloides* e uma espécie nova de peixinho de prata do género *Coletinia* (Reboleira, 2012; Reboleira et al., 2010, 2013, 2018, 2022).

A maioria destas espécies troglóbias encontram-se também em grutas do Maciço de Montejuízo, e apenas a espécie nova de *Acipes* e *Coletinia* é exclusiva do Planalto das Cesaredas.

Várias espécies troglófilas são encontradas nas grutas das Cesaredas, sendo comum observar o caracol *Oxychilus draparnaudi* a alimentar-se de detritos, a centopeia *Lithobius pilicornis*, um superpredador que se encontra em várias grutas do distrito bioespeleológico Lusitânico e o bicho de conta *Porcellio dilatatus*, um troglófilo frequente em grutas de Portugal continental.

As cavidades mais icónicas do Planalto – as Grutas da Columbeira (Figura 3E) – são de pequenas dimensões e estão muito expostas às condições exteriores, pelo que a baixa humidade no seu interior não favorece a colonização por fauna troglóbia, o que deverá aparecer apenas em períodos de grande pluviosidade quando a humidade é mais elevada.

O meio subterrâneo superficial (MSS) das Cesaredas foi estudado no vale da Columbeira sazonalmente durante um ano (Eusébio et al. 2021). Os resultados deste estudo demonstram que a riqueza específica é maior no Outono, o conteúdo em carbono orgânico é baixo, e que este meio atua simultaneamente, como um refúgio climático para invertebrados de superfície e como habitat permanente para várias espécies (Eusébio et al. 2021).



FIGURA 5. O pseudoescorpião cavernícola *Roncocreagris occidentalis* Zaragoza & Reboleira, 2013 na Gruta dos Bolhos. *In vivo* na parte superior, onde se pode observar o substrato saturado de água e exemplar preservado visto à lupa binocular com escala.

A distribuição da fauna adaptada ao meio subterrâneo encontra-se muitas vezes limitada do ponto de vista: ecológico, climatológico, temporal e geológico (Sendra e Reboleira, 2014). A baixa altitude do Planalto das Cesaredas, combinada com a variação do nível médio das águas do mar e as regressões e transgressões marinhas ocorridas durante o quaternário, podem ter submergido o planalto e como consequência ter extinto

as faunas subterrâneas mais antigas que aí habitavam. Por outro lado, a natureza geológica do substrato define a conectividade e a existência de um continuum de fissuras na rocha mãe e de espaços subterrâneos compostos por uma matriz de rocha desagregada - o meio subterrâneo superficial (MSS) - permitindo que as populações subterrâneas se distribuam espacialmente e se dispersem entre os diferentes ecossistemas subterrâneos. Assim, a proximidade geográfica com o maciço de Montejunto pode explicar que a maioria das espécies troglóbias do Planalto das Cesaredas apareçam também em grutas de Montejunto.

Por fim, as limitações ecológicas ditam que a fauna subterrânea requer condições de humidade relativa elevada e existência de matéria orgânica. Em várias cavidades do Planalto, como a Cova da Moura, existem grandes colónias de morcegos que produzem elevadas acumulações de matéria orgânica no interior das cavidades. Nestas condições, a fauna troglóbia é substituída por elementos oportunistas que dispõem de alimento em abundância e excluem competitivamente os troglóbios, que têm metabolismos mais lentos. Muitas das cavidades que se conhecem no Planalto são de pequenas dimensões, têm baixa humidade relativa e encontram-se muito expostas às variações climáticas do exterior. Estas características diminuem consideravelmente as condições ecológicas para se encontrarem elementos verdadeiramente troglóbios, que possivelmente estarão distribuídos em zonas mais profundas e climatologicamente mais estáveis.



PROTEÇÃO DA FAUNA CAVERNÍCOLA DO PLANALTO DAS CESAREDES

As grutas estão sempre conectadas com a superfície, através das suas entradas e de uma rede de fissuras por onde a água se infiltra por ação da gravidade, transportando com ela matéria orgânica e poluentes (Castaño-Sánchez et al. 2020). Desta forma, as grutas e os aquíferos, os grandes reservatórios de água doce subterrâneos, são facilmente afetados pelas problemáticas ambientais que decorrem à superfície, como derramamentos, aplicação de pesticidas e fertilizantes, ou a canalização de esgotos urbanos e industriais, com resultados perniciosos para todo o ecossistema (Reboleira et al., 2011, 2013a).

O problema central da conservação dos habitats subterrâneos advém da necessidade de proteger toda a sua área de drenagem, cujos limites são difíceis de definir e entram em conflito com as atividades socioeconómicas da região (Reboleira et al., 2011).

A extração de inertes, e.g. laboração das pedreiras, é um dos fatores de destruição direta de cavidades naturais suscetíveis de albergar vida, causando muitas vezes a devastação completa de extensas áreas ou mesmo de cavidades inteiras. Mesmo que a destruição seja parcial, a abertura de novas entradas altera os padrões de circulação de ar no interior das cavidades, o que pode reduzir drasticamente a sua humidade relativa e conseqüentemente ter efeitos devastadores para o ecossistema subterrâneo, incluindo a colmatação das fissuras pelo pó produzido na extração e processamento da rocha (Piccini et al. 2019).

O turismo espeleológico, em todas as suas formas, é também um fator de desequilíbrio ecológico nas cavidades, que é tanto maior quanto maior a for a pressão de visitação. O pisoteio e a introdução de substâncias estranhas transportadas pelos visitantes, nas quais se podem incluir bactérias e fungos patogénicos (e.g., transportados no calçado), podem induzir desequilíbrios na ecologia das cavidades, pelo que se devem reduzir ao máximo as incursões desnecessárias às grutas.

CONCLUSÃO

O Planalto das Cesaredas de natureza cársica, alberga um património de biodiversidade único no mundo e mais de 80 cavidades naturais conhecidas.

Atualmente, conhecem-se seis espécies adaptadas à vida nas grutas do Planalto, reconhecidas pelas suas adaptações típicas à vida subterrânea, i.e., ausência de olhos e de tegumento pigmentado e com apêndices alongados, das quais duas são endémicas de grutas deste Planalto.

O estado de conhecimento dos ecossistemas subterrâneos no Planalto das Cesaredas é ainda incipiente, e apenas algumas grutas e uma pequena parte do meio subterrâneo superficial foram estudadas, pelo que a sua investigação pode ainda revelar novidades para a ciência.

É essencial promover medidas de proteção para os habitats subterrâneos do Planalto, estabelecendo zonas prioritárias para conservação, que tenham em conta o controlo dos sistemas de saneamento básico e industrial, a aplicação de pesticidas e fertilizantes à superfície e a limitação da extração de inertes.

agradecimentos • Financiado por uma bolsa de investigação (15471) da VILLUM Fonden e pela Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT), através do cE3c (UIDB/00329/2020) e GeoBioTec (UIDB/04035/2020). Agradecemos a José Carlos Kullberg e Bruno Pereira pelas discussões sobre a geologia das Cesaredas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ardila PAR, Valsero JJD, Iguzquiza EP (2016). El karst en cifras ¿ cuáles son las mayores cavidades del mundo y por qué?. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra* 24(1): 28-34.
- Cardoso JL, Carreira JR (1992). Escavações de Nery Delgado no planalto da Cesareda nas grutas da Lapa Furada e da Malgasta (Peniche): estudo do espólio arqueológico. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 78(2): 145-153.
- Castaño-Sánchez A, Hose GC, Reboleira ASPS (2020). Ecotoxicological effects of anthropogenic stressors in subterranean organisms: A review. *Chemosphere* 244: 125422.
- Christiansen KA (2012). Morphological adaptations. In: White W.D., Culver D.C., (Eds.) *Encyclopedia of caves*, second edition, pp. 517–528. Elsevier, Academic Press, Amsterdam.
- Culver DC, Pipan, T (2019). *Biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press, Oxford.
- Eusébio R, Enghoff H, Solodovnikov A, Michelsen A, Barranco P, Salgado JM, Sendra A, Reboleira ASPS (2021). Temporal and spatial dynamics of arthropod groups in terrestrial subsurface habitats in central Portugal. *Zoology* 147: 125931.
- Ford D, Williams P (2007). *Karst Hydrogeology and Geomorphology*. Wiley, 576 pp.
- Juan C, Guzik MT, Jaume D, Cooper SJ (2010). Evolution in caves: Darwin's 'wrecks of ancient life' in the molecular era. *Molecular Ecology* 19(18): 3865-3880.
- Machado AB, Machado BB (1948). Inventário das cavernas calcárias de Portugal. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais* 13: 444-473.
- Mammola S, Cardoso P, Culver DC, Deharveng L, Ferreira RL, Fišer C, Galassi DPM, Griebler C, Halse S, Humphreys WF, Isaia M, Malard F, Martinez A, Moldovan OT, Niemiller ML, Pavlek M, Reboleira ASPS, Souza-Silva M, Teeling EC, Wynne JJ, Zagmajster M (2019). Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems. *BioScience* 69(8): 641-650.
- Mammola S, Amorim IR, Bichuette ME, Borges PV, Cheeptham N, Cooper SJB, Culver DC, Deharveng L, Eme D, Ferreira RL, Fišer C, Fišer Ž, Fong DW, Griebler C, Jeffery WR, Kowalko J, Jugovic J, Lilley TM, Malard F, Manenti R, Martínez A,

- Meierhofer MB, Northup DE, Pellegrini TG, Protas M, Niemiller M, Reboleira ASPs, Pipan T, Venarsky MP, Wynne JJ, Zagmajster M, Cardoso P (2020). Fundamental research questions in subterranean biology. *Biological Reviews* 95(6): 1855-1872.
- NABUC (2022). Cadastro. Online: <https://nabuc.webnode.pt/cadastro/> no dia 7 de Fevereiro de 2022.
- Pennisi E (2016). Portugal joins world's hot spots for cave biodiversity. *Science*. DOI: doi:10.1126/science.aaf5806
- Piccini L, Di Lorenzo T, Costagliola P, Galassi DMP (2019). Marble slurry's impact on groundwater: the case study of the Apuan Alps Karst Aquifers. *Water*, 11(12), 2462. DOI: 10.3390/w11122462
- Putzeys J (1870). Trechorum oculatorum Monographia. Stettin. *Entomologische Zeitschrift*, 31, 7-48.
- Ravn N, Michelsen M, Reboleira ASPs (2020). Decomposition of Organic Matter in Caves. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 554651. DOI: 10.3389/fevo.2020.554651
- Reboleira ASPs (2007). Os coleópteros (Insecta, Coleoptera) cavernícolas do maciço calcário Estremenho: uma aproximação à sua biodiversidade. Dissertação de Mestrado. Universidade de Aveiro, 74 pp. <http://hdl.handle.net/10773/721>
- Reboleira ASPs (2012). Biodiversity and conservation of subterranean fauna of Portuguese karst. Tese de Doutoramento Europeu em Biologia. Universidade de Aveiro. 333 pp. <http://hdl.handle.net/10773/10865>
- Reboleira ASPs, Enghoff, H. (2013). The genus *Boreviulisma* Brolemann, 1928—an Iberian-N African outlier of a mainly tropical tribe of millipedes (Diplopoda: Polydesmida: Paradoxosomatidae). *Zootaxa*, 3646(5), 516-528. DOI: 10.11646/zootaxa.3646.5.2
- Reboleira ASPs, Eusébio R (2021). Cave-adapted beetles from continental Portugal. *Biodiversity Data Journal*, 9: e67426. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e67426>
- Reboleira ASPs, Sendra A, Gonçalves F, Oromí P (2010). The first hypogean dipluran from Portugal: description of a new species of the genus *Litocampa* (Diplura: Campodeidae). *Zootaxa*, 2728, 50-56.
- Reboleira ASPs, Borges P, Gonçalves F, Serrano ARM, Oromí P (2011). The subterranean fauna of a biodiversity hotspot region - Portugal: an overview and its conservation. *International Journal of Speleology*, 40(1), 23-37. DOI: 10.5038/1827-806X.40.1.4
- Reboleira ASPs, Gonçalves F, Oromí P (2011). On the Iberian endemic subgenus *Lathromene* Koch (Coleoptera: Staphylinidae: Paederinae): description of the first hypogean *Domene* Fauvel, 1872 from Portugal. *Zootaxa*, 2780, 48-56. DOI: 10.11646/zootaxa.2780.1.5
- Reboleira ASPs, Abrantes N, Oromí P, Gonçalves F (2013a). Acute Toxicity of Copper Sulfate and Potassium Dichromate on Stygobiont *Proasellus*: General Aspects of Groundwater Ecotoxicology and Future Perspectives. *Water, Air, & Soil Pollution*, 224(5), 1550. DOI: 10.1007/s11270-013-1550-0
- Reboleira ASPs, Gonçalves F, Oromí P (2013b). Literature survey, bibliographic analysis and a taxonomic catalogue of subterranean fauna from Portugal. *Subterranean Biology*, 10, 51-60. DOI: 10.3897/subtbiol.10.4025
- Reboleira ASPs, Zaragoza JA, Gonçalves F, Oromí P (2013c). On hypogean *Roncocreagris* (Arachnida: Pseudoscorpiones: Neobisiidae) from Portugal, with descriptions of three new species. *Zootaxa*, 3670(2), 283-299.
- Reboleira ASPs, Gonçalves F, Oromí P, Taiti S (2015). The cavernicolous Oniscidea (Crustacea: Isopoda) of Portugal. *European Journal of Taxonomy* 161, 1-61.
- Reboleira ASPs, Eusébio R (2021). Cave-adapted beetles from continental Portugal. *Biodiversity Data Journal* 9: e67426.
- Reboleira ASPs, Eusébio R, Taiti S (2022). Species conservation profiles of cave-adapted terrestrial isopods from Portugal. *Biodiversity Data Journal* 10.
- Ribera C (2018). A new genus of nesticid spiders from western European Peninsulas (Araneae, Nesticidae). *Zootaxa* 4407(2): 229-240.
- Sendra A, Reboleira ASPs (2012). The world's deepest subterranean community - Krubera-Voronja Cave (Western Caucasus). *International Journal of Speleology* 41(2): 221-230.
- Sendra A, Reboleira ASPs (2014). La extensión y los límites de la fauna en los hábitats subterráneos. *Boletín de la Asociación española de Entomología* 38(3-4): 203-224.
- Vandel A (1965). Biospeleology, The biology of cavernicolous animals. Pergamon Press, London.
- White WB, Culver DC (Eds.). (2011). Encyclopedia of caves. Academic Press.
- Zaragoza JA, Reboleira ASPs (2018). *Occidenchthonius* (Pseudoscorpiones: Chthoniidae) from Portugal. *Journal of Arachnology* 46(1): 81-103.