



CAPTAR
ciência e ambiente para todos

volume 12 • 2023 • art. 5

Meio subterrâneo superficial – a sua importância para a biodiversidade

O Meio Subterrâneo Superficial (MSS) é um tipo de habitat subterrâneo próximo da superfície e rico em fauna invertebrada. É composto por uma rede de fissuras e pequenos espaços preenchidos por ar entre fragmentos rochosos. As comunidades faunísticas encontradas no MSS variam geográfica e temporalmente, e incluem sobretudo invertebrados de superfície e subterrâneos. Do ponto de vista ecológico, o MSS é um refúgio climático, mas também um habitat permanente para grande variedade de espécies de invertebrados, e pode atuar como um corredor biogeográfico para espécies subterrâneas. É por esse motivo, um habitat relevante no contexto das alterações climáticas. Existe uma grande lacuna de conhecimento sobre a distribuição geográfica deste habitat e sobre a diversidade e ecologia das comunidades faunísticas. Este artigo apresenta uma perspetiva sobre o MSS, as suas características ecológicas, tipologias, fauna e sobre os desafios da sua conservação.

Palavras-chave

habitats subterrâneos
ecossistemas subterrâneos
Portugal

Rita P. Eusébio¹

Ana Sofia P. S. Reboleira^{1*}

¹ Centro de Ecologia, Evolução e Alterações Ambientais (cE3c) & CHANGE – Instituto das Alterações Globais e Sustentabilidade, e Departamento de Biologia Animal, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, Portugal.

* asreboleira@fc.ul.pt

ISSN 1647-323X

Artigo em acesso aberto sob licença CC-BY

© 2023 Autores



INTRODUÇÃO

Os habitats subterrâneos estão localizados abaixo da superfície e a sua característica principal é estarem em absoluta escuridão. Estes habitats podem estar localizados perto da superfície (habitats subterrâneos superficiais), ou em zonas mais profundas (habitats subterrâneos profundos) (Culver & Pipan, 2009; Pipan & Culver, 2019). Existem vários tipos de habitats subterrâneos superficiais, que podem ser aquáticos ou terrestres. O epicarso, que é a camada mais superficial da matriz do modelado cárstico¹ e se encontra permanentemente saturada de água, ou os habitats hiporréicos, ecótono entre água superficial e subterrânea que circula nos aquíferos, são exemplos de habitats subterrâneos superficiais aquáticos (Culver & Pipan, 2014). O meio subterrâneo superficial (MSS) em diferentes litologias é um exemplo de habitat subterrâneo superficial terrestre (Culver & Pipan, 2014).

O MSS, descrito em 1980, por biólogos franceses, é uma rede de fissuras e pequenos espaços entre fragmentos rochosos preenchidos por ar (Juberthie et al., 1980; Mammola et al., 2016), que são habitáveis por fauna de pequenas dimensões (Ortuño et al., 2013). O MSS é um habitat rico em fauna invertebrada, com a biodiversidade dominada por invertebrados artrópodes (Mammola et al., 2016), que está em contacto tanto com a superfície como com os habitats subterrâneos profundos (Gers, 1998). Por isso, é considerado um ecótono (Prous et al., 2004), ou seja, uma zona de transição entre habitats, neste caso, o superficial e o subterrâneo (Culver & Pipan, 2014).

Do ponto de vista ecológico, o MSS desempenha três importantes funções: refúgio, habitat permanente e corredor biogeográfico. Pode atuar como um refúgio para espécies de superfície, que no inverno evitam as temperaturas extremamente baixas, e no verão evitam o calor extremo e baixa humidade relativa da superfície. Atua também como um refúgio para espécies subterrâneas em caso de inundações nos níveis mais profundos. Pode ainda atuar como refúgio para certas espécies realizarem partes chave do seu ciclo reprodutor (Eusébio et al., 2021; Ledesma et al., 2020; Nitzu et al., 2011, 2014). É um habitat permanente para algumas espécies, consideradas raras à superfície e em grutas, e que completam a totalidade do seu ciclo de vida neste habitat (Eusébio et al., 2021; Nitzu et al., 2010; Ortuño et al., 2013). Pode atuar como corredor biogeográfico para a dispersão de espécies entre habitats subterrâneos profundos (Culver & Pipan, 2014; Mammola et al., 2016; Ortuño et al., 2013).

Este artigo tem como objetivo apresentar uma visão geral sobre o meio subterrâneo superficial, a sua tipologia, condições ecológicas, fauna, e proporciona novas perspetivas sobre a investigação nesta área.

Características abióticas do Meio Subterrâneo Superficial

O MSS partilha algumas características ambientais com os ditos meios subterrâneos profundos, como as grutas. Nomeadamente, a ausência de luz, que resulta na inexistência de produção primária através da fotossíntese, e consequentemente, na escassez de recursos (Mammola et al., 2019). É nesta limitação fótica que os organismos desempenham as suas funções vitais como busca de alimento, busca de parceiro sexual e fuga a predadores (Lunghi et al., 2023; Saclier et al., 2023). Este é um meio com um elevado teor

¹ O modelado cárstico é um tipo de paisagem que se forma em rochas carbonatadas, intimamente associado à dissolução e drenagem de água em rochas calcárias, composto por formas superficiais e subterrâneas, como grutas e algares (Reboleira & Mateus, 2022).

de humidade relativa, e com uma baixa amplitude térmica, sendo que a temperatura varia menos do que à superfície (os extremos de temperatura à superfície são atenuados no MSS) e mais do que em grutas (Figura 1) (Mammola et al., 2016; Pipan et al., 2011; Medina et al., 2023).

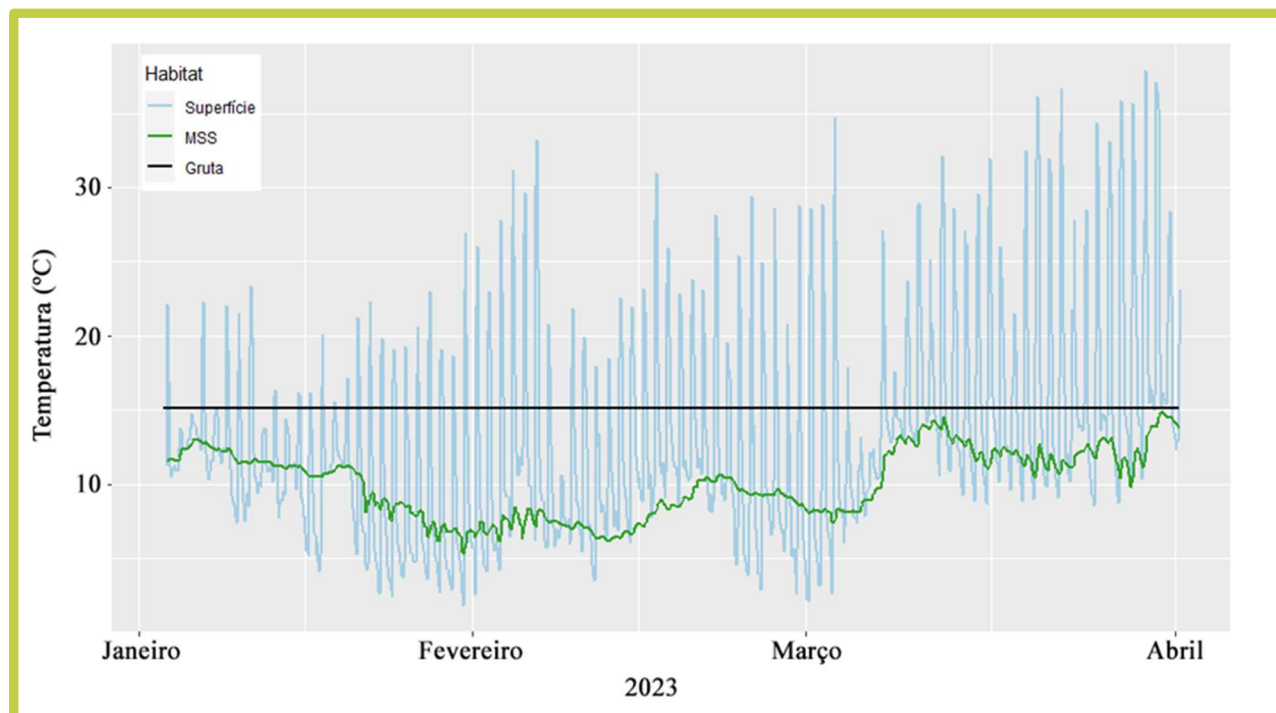


FIGURA 1: Variação da temperatura à superfície, dentro do MSS e dentro de uma gruta durante o inverno de 2023, na localidade das Alcobertas, Maciço calcário Estremenho, Portugal.

Tipologia de Meio Subterrâneo Superficial

O MSS pode ser classificado de acordo com a sua génese, tipo de rocha e de coberto à superfície. Estão descritos quatro tipos principais de meio subterrâneo superficial (MSS): de rocha-mãe, aluvial, coluvial e vulcânico.

De rocha-mãe: formado através da erosão da rocha-mãe em terrenos pouco inclinados, e coberto ao longo do tempo por solo (Mammola et al., 2016; Sendra et al., 2021) (Figura 2A).

Aluvial: formado nos leitos de cursos de água temporários, através da acumulação de fragmentos rochosos depositados por inundações periódicas (Ortuño et al., 2013) (Figura 2B).

Coluvial: formado quando a rocha-mãe exposta sofre processos tectónicos e de erosão. No processo tectónico existe uma compressão das camadas geológicas, formando falhas e dobras que resultam em matrizes de rocha-mãe expostas. Estas matrizes sofrem processos de erosão pelos elementos (chuva, vento, sol, entre outros) e os fragmentos rochosos resultantes acumulam-se nas encostas inclinadas abaixo do ponto com maior elevação do relevo, formando coluviões (Eusébio et al., 2023; Juberthie et al., 1980; Pipan & Culver, 2019). Com o passar do tempo, estes coluviões podem ser cobertos por solo e vegetação (Jiménez-Valverde et al., 2015) (Figura 2C).

Vulcânico: é formado aquando da erupção vulcânica, por deposição de lavas escoriáceas (tipo aa) e pode ser posteriormente coberto por uma camada de solo (Culver & Pipan, 2009; Medina & Oromí, 1990; Oromí et al., 1986) (Figura 2D).

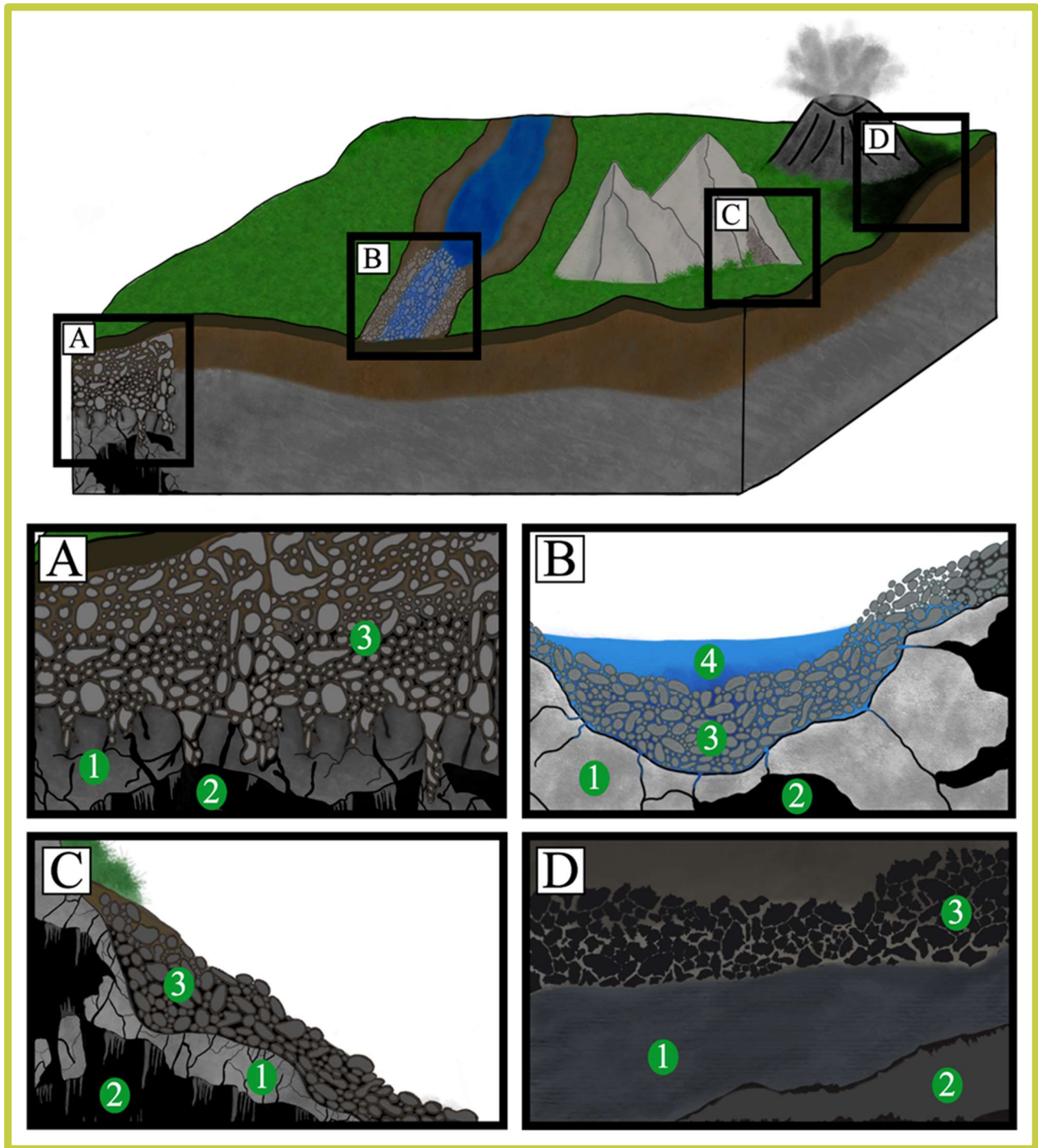


FIGURA 2: Tipos de Meio Subterrâneo Superficial (MSS). A) De rocha-mãe; B) Aluvial (Aluvião); C) Coluvial (Coluvião); e D) Vulcânico. (1) Rocha-mãe; (2) Gruta; (3) MSS; e (4) Leito do curso de água.

Comunidades do Meio Subterrâneo Superficial

O habitat subterrâneo alberga uma variedade de organismos, a sua grande maioria invertebrados, incluindo organismos epígeos (de superfície) e hipógeos (estritamente subterrâneos).

As comunidades bacterianas e fúngicas permanecem praticamente desconhecidas neste habitat, com apenas o registo de fungos ectoparasíticos da ordem Laboulbeniales sobre hospedeiros diplópodes em MSS de Espanha (Santamaria et al., 2014).

Os animais subterrâneos podem ser classificados do ponto de vista ecológico baseado na sua dependência do meio, nomeadamente: troglógenos, habitantes ocasionais; troglófilos, que não habitam grutas exclusivamente, mas podem completar o seu ciclo de vida no interior das cavidades; e troglóbios, que habitam o meio subterrâneo exclusivamente e têm adaptações especializadas à vida neste tipo de habitat (Nitzu et al., 2014; Ortuño et al., 2013). Para animais subterrâneos aquáticos o prefixo estigo- é utilizado para a classificação, como estigófilo ou estigóbio (Ortuño et al., 2013).

Os organismos troglóbios são altamente especializados, exibindo adaptações designadas de troglomorfismos que incluem despigmentação, anoftalmia², apterismo³, alongamento dos apêndices, metabolismo reduzido e, consequentemente, maior longevidade, entre outros (Pipan & Culver, 2019).

A amostragem de invertebrados em MSS é realizada através de armadilhas de queda (pitfall) iscadas, que são colocadas dentro de tubos perfurados e que são instalados dentro do meio (López & Oromí, 2010; Eusébio et al., 2021) (Figura 3).

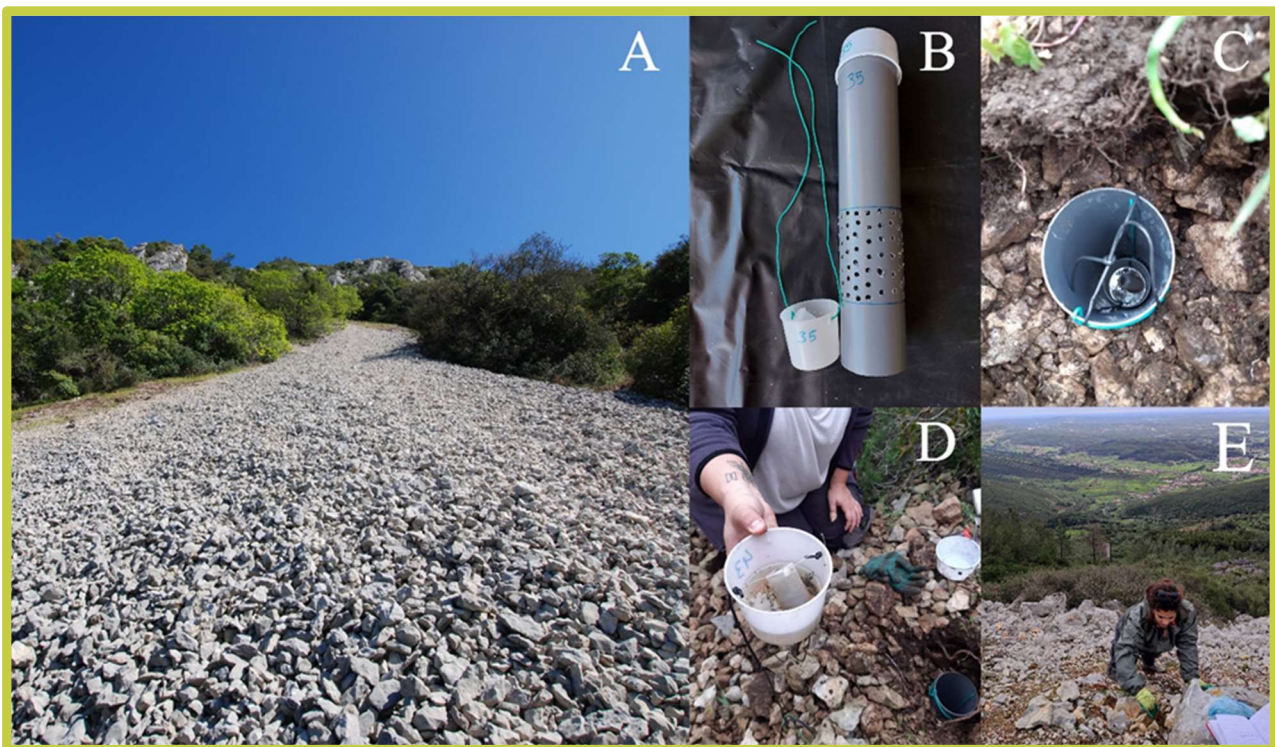


FIGURA 3: Meio Subterrâneo Superficial (MSS) coluvial de zonas cársicas em Portugal. A) MSS coluvial no Parque Natural da Arrábida, Portugal; B) Armadilhas de queda (pitfall) modificadas para amostragem de invertebrados em MSS; C) Armadilha instalada num coluvião; D) Recolha das amostras de fauna invertebrada; e E) Amostragem de invertebrados num coluvião localizado no Parque Natural das Serras D'Aire e Candeeiros, Portugal.

² Perda de olhos

³ Perda de asas

O MSS alberga comunidades faunísticas diversificadas e especializadas, compostas majoritariamente por artrópodes (Jiménez-Valverde et al., 2015; Ortuño et al., 2013; Rendoš et al., 2012), e representados sobretudo por aracnídeos (Figura 4A), centopeias (Figura 4B), milpés (Figura 4C), crustáceos (Figura 4D), colêmbolos (Figura 4E), formigas e outros himenópteros (Figura 4F), escaravelhos (Figura 4G) e moscas (Figura 4H). Destes, os três grupos de artrópodes mais estudados são os Coleoptera, Diplopoda e Collembola.



FIGURA 4: Artrópodes existentes no Meio Subterrâneo Superficial (MSS). A) Araneae – aranhas; B) Chilopoda – centopeias; C) Diplopoda – milpés; D) Isopoda – bichos-da-conta; E) Collembola – colêmbolos; F) Hymenoptera – himenópteros; G) Coleoptera – escaravelhos; e H) Diptera – moscas.

Na ausência de produção primária a maioria da matéria orgânica provém da superfície (Jiménez-Valverde et al., 2015). Predominam detritívoros sobre predadores, sendo detritívoros os colêmbolos, crustáceos, milpés, dípteros e coleópteros, e predadores as aranhas, centopeias e alguns coleópteros (Gibert & Deharveng, 2002).

A composição faunística terrestre do MSS varia geográfica e temporalmente (Eusébio et al., 2021; Nitzu et al., 2011, 2014; Rendoš et al., 2012), e ao longo do gradiente de profundidade, diminuindo a riqueza e abundância de espécies com a profundidade (Mammola et al., 2016; Rendoš et al., 2012). Apesar de a grande maioria dos grupos faunísticos deste habitat serem terrestres existem também animais aquáticos registados, como os crustáceos estigóbios Bathynellacea (Camacho & Ortuño, 2019), alargando assim os horizontes de amostragem deste grupo faunístico e solidificando a importância destes habitats terrestres para fauna aquática (Camacho & Ortuño, 2019).

A fauna invertebrada é a mais estudada e abundante no MSS, mas é também possível encontrar vertebrados neste tipo de habitat (Mammola et al., 2016). Um exemplo deste fenómeno é o rato-das-neves, *Chionomys nivalis* (Martins, 1842), um pequeno mamífero que habita quase exclusivamente coluviões (Wandeler et al., 2008) e que pode ser encontrado por toda a Europa. Outro exemplo de pequenos mamíferos encontrados em MSS coluvial provém da Roménia, onde foram capturados

indivíduos das espécies *Sorex minutus* Linnaeus, 1766, *S. alpinus* Schinz, 1837, *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 e *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 (um indivíduo de cada espécie) em armadilhas desenhadas para a captura de invertebrados (Nae, 2010; Nae & Nae, 2009).

Na península ibérica foram também encontrados vertebrados em coluviões, a lagartixa-ibérica *Podarcis hispanica* Steindachner, 1870 e o pequeno mamífero insectívoro *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 (Barranco et al., 2013). A literatura indica que a presença de vertebrados no MSS se relaciona com a possibilidade de se alimentarem dos invertebrados que o habitam (Nae & Nae, 2009). Portanto, urge o estudo da fauna de vertebrados nestes habitats.

Sucessão ecológica em coluviões

A cobertura de coluviões por vegetação é um processo moroso, que pode durar várias décadas (Fenton, 1939). Este processo começa com pequenas quantidades de solo que se acumulam entre os fragmentos rochosos, provocando um aumento dos níveis de humidade no habitat (retenção de água no solo). Os fragmentos rochosos presentes no solo criam bolsas de ar, que combinadas com os altos níveis de humidade propiciam o crescimento de raízes longas e de caules subterrâneos (Harshberger, 1929). Coluviões jovens (formados há pouco tempo) tendem a ser muito ingremes, e a ter pouca a nenhuma vegetação, podendo apenas ser encontrados líquenes ou musgos a cobrir alguns dos fragmentos rochosos (Fenton, 1939). Com o aumento da idade dos coluviões, é estabelecido o sistema de raízes e caules, e a vegetação começa a crescer na superfície. Nas fases iniciais de colonização vegetal destes coluviões, existe uma baixa percentagem de cobertura e um baixo número de espécies, espécies estas adaptadas à vida em coluviões instáveis. Nas fases finais da colonização a percentagem de cobertura aumenta e as espécies iniciais são substituídas por espécies comuns em outros habitats da mesma localização geográfica (Giupponi et al., 2023). Os dois tipos principais de vegetação encontrados na superfície do MSS do tipo coluvial são plantas litófitas que crescem sobre os fragmentos rochosos, e plantas que crescem nos espaços entre os fragmentos rochosos (Warming, 1918; Bär, 1918; Roth, 1919; Werner, 1921; Harshberger, 1929; Fenton, 1939). As comunidades vegetais acima mencionadas ocorrem sempre à superfície do habitat e nunca no seu interior, uma vez que não existe fotossíntese dentro do MSS. A colonização vegetal destes habitats aumenta a sua estabilidade, e capacidade retenção de água e nutrientes (Giupponi et al., 2023). Os coluviões são habitats muito variáveis, dependendo do tipo de rocha, clima, altitude, exposição e estabilidade, e todos esses fatores afetam a composição do seu coberto vegetal à superfície (Harshberger, 1929).

Meio Subterrâneo Superficial pelo mundo

A diversidade faunística deste habitat está documentada maioritariamente na Europa, em países como Áustria, Bulgária, Eslováquia, França, Itália, Portugal, República Checa, Roménia, Espanha e Turquia (Figura 5). Fora da Europa o MSS já foi estudado no Japão e na Rússia (Figura 5).

Existe um enorme enviesamento geográfico no que diz respeito a estudos realizados em MSS, uma vez que aproximadamente 94% dos estudos foram conduzidos na Europa (Figura 5). Este enviesamento dificulta

interpretações ecológicas de dados, que por sua vez impede a gestão e conservação de espécies (Ficetola et al., 2019).

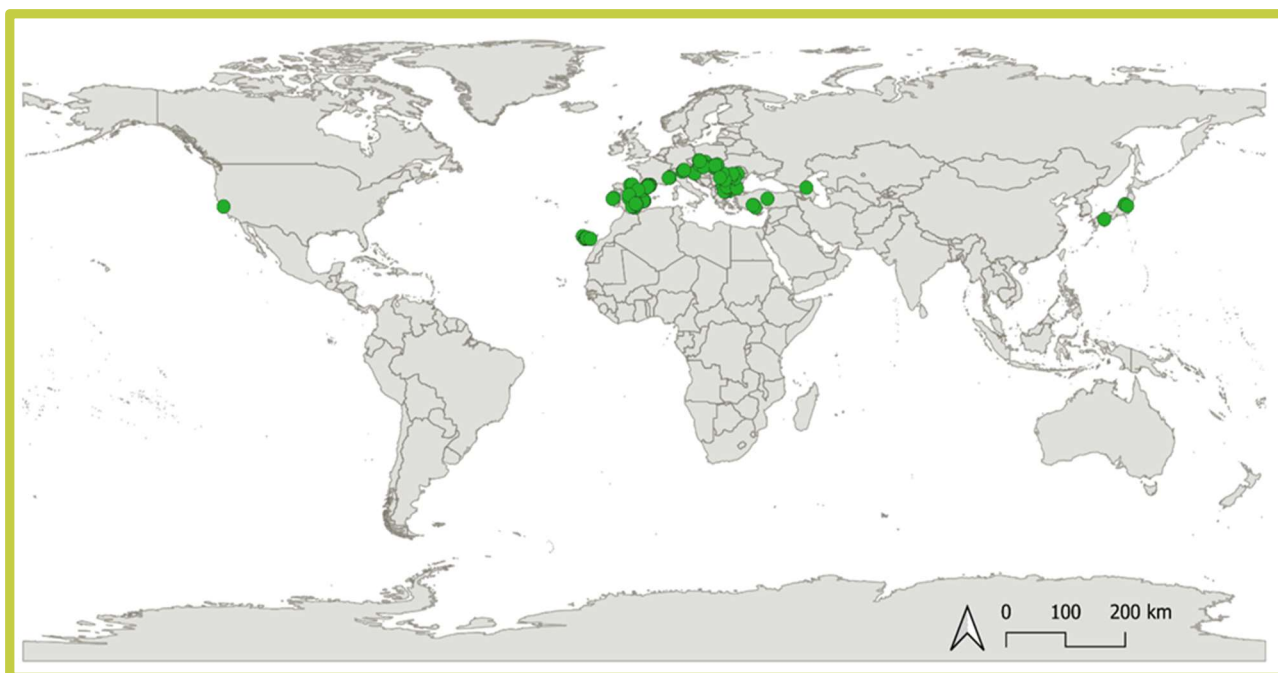


FIGURA 5: Locais onde as comunidades faunísticas do MSS foram estudadas a nível mundial.

Meio Subterrâneo Superficial em Portugal

Portugal é considerado um hotspot de biodiversidade de fauna subterrânea (Reboleira et al., 2011), e o MSS português é um habitat protegido pela “Rede Natura 2000”, embora esta proteção apenas englobe as suas propriedades geológicas e comunidades florais (EU, 1992; ICNB, 2000), negligenciando a completamente a fauna.

Os primeiros estudos realizados em MSS português surgiram nas ilhas nos anos 90 (Borges & Oromí, 1991; Borges, 1993). Em Portugal continental surgiram registos de um diplópode e um isópode neste habitat em 2014 e 2015 (Reboleira & Enghoff, 2014, 2016; Reboleira et al., 2015). Mais recentemente, foi estudada a diversidade, abundância e variação espaço-temporal de artrópodes neste habitat (Eusébio et al., 2021). Este trabalho gerou quatro evidências principais: 1) em Portugal a biodiversidade do MSS é composta maioritariamente por artrópodes, à semelhança de outros países da Europa (Culver & Pipan, 2009; Gilgado et al., 2017; Jiménez-Valverde et al., 2015; Eusébio et al., 2021); 2) há uma diminuição da abundância total de artrópodes com um aumento de altitude (Eusébio et al., 2021); 3) espécies anteriormente consideradas raras, tanto à superfície como em grutas, foram encontradas em grande abundância no MSS, utilizando-o como habitat permanente (Eusébio et al., 2021); 4) a maior abundância de artrópodes foi registada durante o inverno, ao contrário do que se verifica à superfície e em grutas, como em MSS de outros países (Moldovan, Kováč, & Halse, 2018; Vikram Reddy & Venkataiah, 1990; Eusébio et al., 2021).

Conservação

As principais ameaças ao MSS e à sua fauna em Portugal são a desestabilização antrópica das encostas rochosas, destruição do habitat e poluição, através de alteração do uso do solo, urbanização, construção de estradas, alteração dos cursos fluviais, entre outros, sendo uma das maiores ameaças a presença de pedreiras em muitas das zonas protegidas onde se encontram estes habitats (ICNB, 2000; Reboleira & Eusébio, 2021).

O MSS é um habitat exclusivo e preferencial para uma grande diversidade de grupos zoológicos. Como tal, assume extrema importância para a conservação biológica, uma vez que nele habitam animais que apenas existem nestes habitats, e também animais em busca de refúgio. Em Portugal, o MSS é considerado um refúgio climático utilizado para proteção das temperaturas extremas que fustigam a superfície (Eusébio et al., 2021), um tópico muito relevante no contexto das alterações climáticas.

Um dos grandes problemas da conservação destes habitats subterrâneos superficiais é o facto de serem desconhecidos para a maioria da população, problema também aplicável à sua fauna, o que resulta numa falta de interesse e cuidado para com a sua proteção e conservação (Mammola et al. 2019; Reboleira & Eusébio, 2021, 2023; Reboleira et al. 2022). Urge sensibilizar as populações e órgãos governamentais para a conservação deste importante ecossistema.



CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS FUTURAS

Existem grandes lacunas de conhecimento relativamente aos habitats subterrâneos superficiais e às suas comunidades biológicas, especialmente em Portugal.

A utilização de um novo método de mapeamento recentemente desenvolvido (Eusébio et al., 2023) permite a deteção remota destes habitats e calcular a distribuição geográfica dos mesmos. Esta informação poderá posteriormente ser utilizada para estimar as áreas de distribuição tanto do habitat como das suas espécies.

O MSS tem múltiplas funções ecológicas, podendo ser um habitat permanente ou refúgio para períodos críticos do ciclo de vida de fauna invertebrada, como a reprodução e a ecdise (Eusébio et al., 2021). Pode também ser um refúgio climático tanto para invertebrados (Eusébio et al., 2021; Mammola et al., 2016) como para pequenos vertebrados (Dorobăț & Dobrescu, 2015). Tendo em conta que o MSS pode atuar como corredor biogeográfico entre habitats subterrâneos profundos (Mammola et al., 2016), o estudo da sua fauna poderá ajudar a compreender processos evolutivos e de colonização dos habitats subterrâneos mais profundos.

Futuros esforços de investigação devem incidir sobre o mapeamento destes habitats a nível nacional e internacional, e sobre o estudo das suas comunidades biológicas, tanto de fauna invertebrada e vertebrada, como de flora, e comunidades fúngicas e bacterianas.

agradecimentos • Este trabalho foi apoiado pela Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT) no âmbito do financiamento da Unidade cE3c (UIDB/00329/2020) e bolsa de doutoramento (2021.04868.BD).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bär J (1918). Die Vegetation des Val Onsernone (Kanton Tessin). *Journal of Ecology* 6(3): 235-239.
- Barranco P, Gilgado JD & Ortuño VM (2013). A new mute species of the genus *Nemobius* Serville (Orthoptera, Gryllidae, Nemobiinae) discovered in colluvial, stony debris in the Iberian Peninsula: A biological, phenological and biometric study. *Zootaxa* 3691(2): 201. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3691.2.1>
- Borges PAV & Oromí P (1991). The cave-dwelling ground beetles on the Azores (Col.: Carabidae). *Mémoires de Biospéologie* 18: 185–191.
- Borges PAV (1993). First records for the mesocavernous shallow stratum (M.S.S.) from the Azores. *Mémoires de Biospéologie* XX: 49–53.
- Camacho AI & Ortuño VM (2019). Hábitat inusual para Bathynellacea (Crustacea, Malacostraca): Primer registro de este crustáceo de agua subterránea en el sustrato superficial mesovoide (MSS). *Graellsia* 75(2): 100. <https://doi.org/10.3989/graelisia.2019.v75.248>
- Culver DC & Pipan T (2009). The biology of caves and other subterranean habitats. New York: Oxford University Press.
- Culver DC & Pipan T (2014). Shallow subterranean habitats: Ecology, evolution, and conservation (First edition). Oxford; New York: Oxford University Press.
- Dorobăţ ML & Dobrescu CM (2015). Study on the dew point temperature in areas covered by colluvial mesovoid shallow substratum (crystalline schists scree) in the Leaota Mountains. *Current Trends in Natural Sciences* 4(8): 110-116.
- EU (1992). Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Union* (206): 7–50.
- Eusébio RP, Fonseca PE, Rebelo R, Mathias ML & Reboleira ASPS (2023). How to map potential mesovoid shallow substratum (MSS) habitats? A case study in colluvial MSS. *Subterranean Biology* 45: 141–156. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.45.96332>
- Eusébio RP, Enghoff H, Solodovnikov A, Michelsen A, Barranco P, Salgado JM & Reboleira, ASPS (2021). Temporal and spatial dynamics of arthropod groups in terrestrial subsurface habitats in central Portugal. *Zoology* 147: 125931. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125931>
- Fenton EW (1939). The vegetation of "screes" in certain hill grazing districts of Scotland. *The Journal of Ecology* XXVII: 502-512. <https://doi.org/10.2307/2256376>
- Ficetola GF, Canedoli C & Stoch F (2019). The Racovitzan impediment and the hidden biodiversity of unexplored environments. *Conservation Biology* 33(1): 214–216. <https://doi.org/10.1111/cobi.13179>
- Gers C (1998). Diversity of energy fluxes and interactions between arthropod communities: From soil to cave. *Acta Oecologica* 19(3): 205–213. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80025-8](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80025-8)
- Gibert J & Deharveng L (2002). Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity: This article emphasizes the truncated nature of subterranean biodiversity at both the bottom (no primary producers) and the top (very few strict predators) of food webs and discusses the implications of this truncation both from functional and evolutionary perspectives. *BioScience* 52(6): 473–481. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0473:SEATFB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0473:SEATFB]2.0.CO;2)
- Gilgado JD, Ledesma E, Enghoff H, Mauriès JP & Ortuño VM (2017). A new genus and species of Haplobainosomatidae (Diplopoda: Chordeumatida) from the MSS of the Sierra de Guadarrama National Park, central Spain. *Zootaxa* 4347(3): 492. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4347.3.4>
- Giupponi L, Leoni V, Pedrali D, Zuccolo M & Cislighi A (2023). Plant cover is related to vegetation and soil features in limestone screes colonization: A case study in the Italian Alps. *Plant and Soil* 483 (1-2): 495-513.
- Harshberger JW (1929). The vegetation of the screes, or talus slopes of western North America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 68(1): 13-25.
- ICNB (2000). Plano Sectorial da Rede Natura 2000: Habitats Naturais (8130). Retrieved from <https://www.icnf.pt/biodiversidade/natura2000/planosetorial>
- Jiménez-Valverde A, Gilgado JD, Sendra A, Pérez-Suárez G, Herrero-Borgoñón JJ & Ortuño VM (2015). Exceptional invertebrate diversity in a scree slope in Eastern Spain. *Journal of Insect Conservation* 19(4): 713–728. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9794-1>

- Juberthie C, Delay D & Bouillon M (1980). Extension du milieu souterrain en zone non calcaire: Description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mémoires de Biospéologie* 8: 77–93.
- Ledesma E, Jiménez-Valverde A, Baquero E, Jordana R, de Castro A & Ortuño VM (2020). Arthropod biodiversity patterns point to the Mesovoid Shallow Substratum (MSS) as a climate refugium. *Zoology* 141: 125771. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2020.125771>
- López H & Oromí P (2010). A pitfall trap for sampling the mesovoid shallow substratum (MSS) fauna. *Speleobiology Notes* 2: 7–11.
- Lunghi E, Mammola S, Martínez A & Hesselberg T (2023). Behavioural adjustments enable the colonization of subterranean environments. *Zoological Journal of the Linnean Society* XX: 1–11. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlad133>
- 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). *The Science of Nature* 103(11–12): 88. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1413-9>
- 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 & Zgamaister M (2019). Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems. *BioScience* 69(8): 641–650. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz064>
- Medina MJ, Antic D, Borges PAV, Borko S, Fišer C, Lauritzen SE, Martin JL, Oromí P, Pavlek M, Premate E, Puliafico K, Sendra A & Reboleira ASPs (2023). Temperature variation in caves and its significance for subterranean ecosystems. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48014-7>
- Medina AL & Oromí P (1990). First data on the superficial underground compartment on La Gomera (Canary Islands). *Mémoires de Biospéologie* 17: 87–91.
- Moldovan OT, Kováč L & Halse S (2018). Cave Ecology. Cham: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8>
- Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier CG, da Fonseca GAB & Kent J (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nae I (2010). New report of *Sorex alpinus* Schinz, 1837 (Mammalia: Insectivora) from Piatra Craiului Mountains (Romania). *Travaux de l'Institut de Speologie Emile Racovitza* 49.
- Nae I & Nae A (2009). Small mammals and MSS. The first case study from Piatra Craiului Mountains, Romania. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2253.5767>
- Nitzu E, Nae A, Băncilă R, Popa I, Giurginca A & Plăiașu R (2014). Scree habitats: Ecological function, species conservation and spatial-temporal variation in the arthropod community. *Systematics and Biodiversity* 12(1): 65–75. <https://doi.org/10.1080/14772000.2013.878766>
- Nitzu E, Nae A, Giurginca A & Popa I (2010). Invertebrate communities from the mesovoid shallow substratum of the carpatho-euxinic area: Eco-faunistic and zoogeographic analysis. *Travaux l'Institut Spéol. Émile Racovitza* 49: 41–79.
- Oromí P, Medina AL & Tejedor ML (1986). On the existence of a superficial underground compartment in the Canary Islands. *Acta IX Congreso Internacional de Espeleología, Barcelona* 2: 147–151.
- 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 (2019). Shallow subterranean habitats. In: *Encyclopedia of Caves*. Elsevier, pp. 896–908. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814124-3.00107-2>
- Pipan T, López H, Oromí P, Polak S & Culver DC (2011). Temperature variation and the presence of troglonites in terrestrial shallow subterranean habitats. *Journal of Natural History* 45(3–4): 253–273. <https://doi.org/10.1080/00222933.2010.523797>
- Prous X, Ferreira RL & Martins RP (2004). Ecotone delimitation: Epigean–hypogean transition in cave ecosystems. *Austral Ecology* 29(4): 374–382. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01373.x>
- Saclier N, Konecny-Dupré L, Grison P, Duchemin L, Eme D, Martin C, Callou C, Lefébure T, François C, Issartel C, Lewis JJ, Stoch F, Sket B, Gottstein S, Delić T, Zgamaister M, Prevorčnik S, Grabowski M, Weber D, Reboleira ASPs, Palatov D, Paragamian K, Knight L, Michel G, Lefebvre F, Hosseini M, Camacho AI, Begoña G, Taleb AK, Galassi D, Moldovan OT, Douady CJ & Malard F (2023). A collaborative backbone resource for comparative studies of subterranean evolution: the World Asellidae database. *Molecular Ecology Resources* 00: 1–19. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13882>
- Santamaria S, Enghoff H & Reboleira ASPs (2014). Laboulbeniales on millipedes: the genera *Diplopodomyces* and *Troglomyces*. *Mycologia* 106(5): 1027–1038. <https://doi.org/10.3852/13-381>

- Reboleira ASPS, Borges P, Gonçalves F, Serrano A & 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. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.40.1.4>
- Reboleira ASPS & Enghoff H (2014). Millipedes (Diplopoda) from Caves of Portugal. *Journal of Cave and Karst Studies the National Speleological Society Bulletin* 76: 20–25. <https://doi.org/10.4311/2013LSC0113>
- Reboleira ASPS, Goncalves F, Oromí P & Taiti S (2015). The cavernicolous Oniscidea (Crustacea: Isopoda) of Portugal. *European Journal of Taxonomy* (161). <https://doi.org/10.5852/ejt.2015.161>
- Reboleira ASPS & Enghoff H (2017). Subterranean millipedes (Diplopoda) of the Iberian Peninsula. *Zootaxa* 4317(2): 355–369. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4317.2.10>
- Reboleira ASPS & Eusébio RP (2021). Cave-adapted beetles from continental Portugal. *Biodiversity Data Journal* 9: e67426. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e67426>
- Reboleira ASPS & Eusébio RP (2023). Cave-adapted millipedes from Portugal: species conservation profiles. *Biodiversity Data Journal*, 11: e110382. <https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e110382>
- Reboleira ASPS, Eusébio RP & Taiti S (2022). Species conservation profiles of cave-adapted terrestrial isopods from Portugal. *Biodiversity Data Journal* 10: e78796. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e78796>
- Reboleira A & Mateus O (2022). Geologia, Grutas e Fauna Subterrânea do Planalto das Cesaredas, Portugal. *Revista Captar: Ciência e Ambiente para Todos* 11: 1-19. <https://doi.org/10.34624/captar.v11i0.27451>
- Rendoš M, Mock A & Jászay T (2012). Spatial and temporal dynamics of invertebrates dwelling karstic mesovoid shallow substratum of Sivec National Nature Reserve (Slovakia), with emphasis on Coleoptera. *Biologia* 67(6): 1143–1151. <https://doi.org/10.2478/s11756-012-0113-y>
- Roth A (1919) Die vegetation des Walenseegebietes. Rascher 7: 60 pp.
- Sendra A, Palero F, Jiménez-Valverde A & Reboleira ASPS (2021). Diplura in caves: Diversity, ecology, evolution and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 192(3): 675–689. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa116>
- Vikram Reddy M & Venkataiah B (1990). Seasonal abundance of soil-surface arthropods in relation to some meteorological and edaphic variables of the grassland and tree-planted areas in a tropical semi-arid savanna. *International Journal of Biometeorology* 34(1): 49–59. <https://doi.org/10.1007/BF01045820>
- Wandeler P, Ravaioli SR & Bucher TB (2008). Microsatellite DNA markers for the snow vole (*Chionomys nivalis*). *Molecular Ecology Resources* 8(3): 637–639. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.02028.x>
- Warming E (1918). Eug. Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Gebrüder Borntraeger, 3rd Edition, 988 pp.
- Werner L (1921). Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. *Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme* 9: 364 pp.