CAPTAR
ciência e ambiente para todos

volume 16 • 2025 • art. 2

Biodiversidade subterrânea de Portugal: de deserto biológico a hotspot de classe mundial

A biodiversidade subterrânea é tipicamente dominada por invertebrados, entre os quais os artrópodes são o mais diverso grupo de animais. Na vasta imensidão inacessível dos ecossistemas subterrâneos, são as grutas que dão acesso a pequeníssimas janelas para a observação da composição e funcionamento destes habitats. Portugal foi considerado um país pobre em diversidade cavernícola durante décadas. Contudo, o avanço da investigação multidisciplinar nas últimas duas décadas permitiu alcançar o estatuto de hotspot de biodiversidade subterrânea de classe mundial. Para isto contribuiu, em grande medida, a incomparável diversidade de artrópodes subterrâneos que habitam as cavernas do Algarve, composta por espécies já consideradas icónicas a nível internacional. Este artigo apresenta uma perspetiva global sobre a biodiversidade subterrânea de Portugal, bem como das características únicas das grutas e outros ecossistemas subterrâneos de Portugal.

Palavras-chave

habitats subterrâneos
ecossistemas subterrâneos
troglóbios
estigóbios
Portugal

Ana Sofia P. Reboleira^{1,2*}

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.

² Museu Nacional de História Natural e da Ciência, Universidade de Lisboa, Rua da Escola Politécnica, Lisboa, Portugal.

* asreboleira@fc.ul.pt

ISSN 1647-323X

Artigo em acesso aberto sob [licença CC-BY](#)

© 2025 Autores

INTRODUÇÃO

A maior extensão de habitats subterrâneos de Portugal estende-se sob a totalidade da superfície do território e corresponde às águas subterrâneas que se infiltram no terreno por gravidade (Figura 1A,B) (Reboleira *et al.*, 2011). Estas águas estão armazenadas principalmente em aquíferos, grandes reservatórios subterrâneos de água com alguma circulação, chegando após infiltração e transição da zona vadosa – uma zona de circulação vertical desde a superfície ao aquífero (Figura 1C); e em aquíferos, onde as águas têm reduzida circulação e um tempo de residência muito maior.

Foi em grutas que se recolheram a maior parte dos animais estritamente cavernícolas, conhecidos em Portugal (Reboleira *et al.*, 2011, 2013). As espécies adaptadas à vida nas cavernas, são denominadas de troglóbios, para organismos terrestres e estigóbios, para aquáticos (Vandel, 1946). Etimologicamente, o prefixo *troglo-* é de origem grega e exprime a ideia de buraco ou caverna, e o prefixo *estigo-* remete para o rio subterrâneo Estige, que conduzia ao inferno na mitologia grega. Embora frequentemente associadas a cavernas, as espécies troglóbias e estigóbias têm uma distribuição espaço-temporal mais ampla do que a caverna à qual os investigadores têm acesso. Gruta é um conceito antropométrico, uma cavidade subterrânea escura de origem natural onde cabe um ser humano, ora os animais cavernícolas têm dimensões muito reduzidas comparadas com as de um humano, e como tal, encontrar-se-ão potencialmente distribuídos em vastas áreas subterrâneas inacessíveis ao ser humano dentro de um mesmo sistema cársico, incluindo no meio subterrâneo superficial (Figura 1D) (Reboleira *et al.*, 2010).

FIGURA 1: Ecossistemas subterrâneos de Portugal continental. A) e B) água subterrânea na Gruta do Almonda, a maior gruta de Portugal; C) Algar do Pena, maior sala subterrânea do país; D) meio subterrâneo superficial do tipo coluvião, no canhão fluviocársico de Alenquer; e E) Gruta de Loulé, hotspot de biodiversidade subterrânea de classe mundial em Portugal.

De entre todas as grutas de Portugal, uma recebeu o estatuto de hotspot de biodiversidade subterrânea de classe mundial – a Gruta de Loulé (Figura 1E), também conhecida por Gruta do Vale Telheiro ou Gruta do Labirinto (Pennisi, 2016; Reboleira et al., 2017). É a gruta mais rica em troglóbios de Portugal e alberga mais de 25 espécies adaptadas à vida cavernícola. Uma jóia da biodiversidade subterrânea mundial que serve de bandeira a uma candidatura à UNESCO do aspirante Geoparque Algarvensis e cujo município de Loulé pretende conservar sob a figura de Monumento Natural Local.

Este artigo apresenta uma visão geral sobre a biodiversidade estritamente subterrânea de Portugal continental, os seus habitats, ecologia e biogeografia.

HISTÓRIA DA BIOLOGIA SUBTERRÂNEA NO PAÍS

O escaravelho terrestre *Trechus fulvus* foi a primeira espécie registada em grutas de Portugal em 1870, faltando informação sobre a sua localidade específica - foi apenas indicado que foi recolhido em serras calcárias da Estremadura (Reboleira et al., 2013). As primeiras coleções de fauna cavernícola em Portugal surgem em 1918, pelas mãos do arqueólogo francês Abbé Breuil, acompanhado pelo geólogo suíço Ernest Fleury, em meia dúzia de grutas de Alcobaça, Porto de Mós e península de Lisboa. Estas recolhas possibilitaram a descrição da primeira espécie cavernícola do país – a aranha *Domitius lusitanicus* (Fage, 1931) (Figura 2A), amplamente distribuída no maciço calcário Estremenho (Alves & Reboleira, 2024). Fleury explorou cerca de 120 grutas e mapeou sete grutas neste maciço, informação sintetizada no livro “Portugal Subterrâneo” – considerada a primeira obra abrangente sobre grutas em Portugal até então (Fleury, 1925).

A primeira espécie estigóbia descrita no país foi o isópode aselídeo *Proasellus lusitanicus* (Frade, 1938) (Figura 2D). Os exemplares foram amostrados no aqueduto que transporta as águas do maciço do Estremenho para Lisboa e que forneceu os recursos hídricos para uso doméstico em Lisboa até finais da década de 1990 (Reboleira et al., 2013). Anos mais tarde, José Maria Braga, do antigo Instituto de Zoologia da Universidade do Porto, prosseguiu o estudo dos crustáceos de águas subterrâneas, incluindo sincarídeos, aselídeos e stenaselídeos, descrevendo 25 espécies de estigóbios (Reboleira et al., 2013). No mesmo instituto, depois de 1978, Odette Afonso descreveu 21 espécies de aselídeos de águas subterrâneas, sobretudo de zonas não cársicas do Norte de Portugal, e apresentou o primeiro contributo para o estudo da relação entre a qualidade das águas subterrâneas e as comunidades de aselídeos (Afonso, 1992). Em 1957, Amílcar e Emília Mateus iniciaram uma série de estudos sobre anfípodes de águas subterrâneas, com a descrição de várias espécies (Mateus & Mateus, 1978). Além deles, Noodt e Galhano estudaram vários crustáceos intersticiais de águas subterrâneas (Noodt & Galhano, 1969). Este instituto foi extinto na década de 1990 e só recentemente foi descoberto o primeiro inseto estigóbio do país, *Iberoporus pluto* Ribera & Reboleira, 2019, endémico da zona cársica de Sicó (Ribera & Reboleira, 2019).

O considerado o pai da bioespeleologia em Portugal foi António de Barros Machado (1912-2002), que iniciou um estudo sistemático das grutas e da sua fauna invertebrada em 1938 (Reboleira et al., 2013). Acompanhado pelo seu irmão Bernardino, visitou várias grutas espalhadas pelo país, numa altura em que não existiam estradas para o cimo dos maciços, descendo às grutas com cordas artesanais e iluminando as cavernas com velas (Machado, 1945). Este labor foi finalmente publicado no “Inventário das grutas calcárias

de Portugal” em 1948 (Machado & Machado, 1941). Ambos apresentam um mapa de distribuição e dados de 343 grutas, que continua a ser o mais completo inventário de grutas de “acesso aberto” do país. Machado estagiou em França e esteve em contacto com vários taxonomistas. Consequentemente, surgiram as primeiras espécies troglóbias de vários grupos zoológicos, pseudoscorpões: *Occidenchthonius minutus* (Vachon, 1940); opiliões: *Iberosiro distilus* Bivort & Giribet, 2004; bichos-de-conta: *Trichoniscoides subterraneus* Vandel, 1946 e escaravelhos: *Trechus machadoi* Jeannel, 1942. Uma parte considerável do material por si recolhido, está atualmente depositado na coleção do Museu Nacional de História Natural e da Ciência da Universidade de Lisboa. Foi-lhe conferido o grau de Doutor *Honoris Causa* em 1990 pela Universidade do Porto, para onde voltou em 1996 e onde seu pai tinha sido Professor Catedrático. Era neto de Bernardino Machado, antigo Presidente da República de Portugal e por ser “elemento desafeto ao Estado Novo”, foi trabalhar para o Laboratório de Investigações Biológicas do Museu do Dundo e da Companhia de Diamantes de Angola no final da década de 40 do século passado (UP, 2025).

FIGURA 2. Espécies adaptadas às grutas de Portugal. A, aranha das cavernas *Domitius lusitanicus* (Fage, 1931) do maciço estremenho, fêmea portadora de bolsa de ovos; B, pseudoescorpião gigante das cavernas *Titanobochica magna* Zaragoza & Reboleira, 2010; C, milípede-das-cavernas *Cyldroiulus villumi* Reboleira & Enghoff, 2018; D, crustáceo subterrâneo *Proasellus lusitanicus* (Frade, 1938); E, tisanuro gigante das cavernas *Squamatinia algharbica* Mendes & Reboleira, 2012, fêmea com ovipositor.

Outra figura pontual foi Knut Lindberg, que visitou grutas de diversas zonas do país em 1961, cujos principais resultados estão resumidos nas publicações “Voyage au Portugal du Dr. K. Lindberg. Resultados zoológicos. 1962-1964”. Entre as pessoas que acompanharam Lindberg nas prospeções cavernícolas esteve outra figura de relevo na história da biologia subterrânea em Portugal – Manuela da Gama. Foi Professora Catedrática da Universidade de Coimbra e dedicou a sua investigação ao estudo dos colêmbolos, um grupo de hexápodes basais aos insetos, incluindo os de cavernas (Gama, 1965).

Relativamente à presença de mamíferos em grutas, foram publicados muitos estudos sobre morcegos cavernícolas portugueses, após o levantamento dos Chiroptera portugueses por Palmeirim (1985), incluindo informação sobre os seus parasitas e hiperparasitas (Lourenço e Palmeirim, 2008, Jensen *et al.*, 2019; Reboleira *et al.*, 2021). O país dispõe de um plano de monitorização de morcegos cavernícolas em funcionamento desde 1987, coordenado pelo Instituto da Conservação da Natureza e das Florestas (ICNF, IP), com visitas anuais aos abrigos (Rainho, 2013).

O primeiro estudo micológico de grutas em Portugal data de 1994, no maciço da Arrábida (Almeida *et al.*, 1994). Seguido do estudo de micoparasitas de espécies cavernícolas (Santamaria *et al.*, 2014, Reboleira & Enghoff, 2015). No entanto, a microbiologia das grutas permanece amplamente desconhecida (Reboleira *et al.*, 2011; Caldeira *et al.*, 2021).

Depois de 2006, a bioespeleologia em Portugal voltou a florescer, com novas prospeções em grutas por todo o país que triplicaram o número de espécies troglóbias conhecidas. Desde então foram descritas as primeiras espécies adaptadas à vida subterrânea para vários grupos zoológicos então inexistentes: Diplopoda, *Boreviulisoma barrocalense* Reboleira & Enghoff, 2013; Diplura, *Litocampa mendesi* Sendra & Reboleira, 2010 e Zygentoma, *Squamatinia algharbica* Mendes & Reboleira, 2012. Estes avanços revelaram também novos padrões biogeográficos e colocaram Portugal na lista dos hotspots mundiais de biodiversidade subterrânea (Reboleira, 2012; Pennisi, 2016).

HABITATS SUBTERRÂNEOS EM PORTUGAL CONTINENTAL

A grande maioria de habitats subterrâneos diretamente acessíveis aos investigadores em Portugal, ocorrem em zonas cársicas e zonas vulcânicas (Reboleira *et al.*, 2011). As zonas cársicas são aquelas cuja litologia é rocha calcária (carbonatada) e que por dissolução dá origem às maiores grutas do país, que atinge a maior extensão (~12 km) e profundidade (-285 m) na Gruta do Almonda (Figura 1A,B), situada no maciço calcário Estremenho. Nas zonas vulcânicas, estão representadas por tubos de lava e algares vulcânicos, sobretudo nos arquipélagos atlânticos dos Açores, Madeira e Selvagens (Reboleira *et al.*, 2011). Ao longo da costa existem também pequenos enclaves de habitats subterrâneos anquialinos, que são aqueles onde há inclusão de águas marinhas e mistura com água doce subterrânea continental (Reboleira *et al.*, 2011; Reboleira & Correia, 2016). Havendo ainda uma vasta extensão de habitats subterrâneos superficiais, que funcionam ecologicamente como ecótonos – zonas de transição entre habitats superficiais e habitats subterrâneos profundos. Estes correspondem aos leitos dos rios (as zonas hiporreicas) e a uma matriz de rocha desagregada com espaços vazios entre ela, comumente designada de meio subterrâneo superficial (MSS), que tende a acumular-se em depósitos de ladeira, os chamados coluviões ou cascalheiras (Figura 1D) (Eusébio & Reboleira, 2023).

O carso representa cerca de 5% da superfície de Portugal (Cunha *et al.*, 2020). As principais áreas cársicas do país estão localizadas na Bacia Lusitânica, nas orlas mesoceno-zóica ocidental e meridional, cuja definição se iniciou no Triássico, em associação com a abertura do Atlântico Norte (Cunha *et al.*, 2020). A orla ocidental trata-se de uma unidade morfoestrutural alongada na direção NNE-SSW, com cerca de 275 km de extensão, 150 km de largura, no centro-Oeste de Portugal e a Meridional está localizada no Algarve.

Algumas cavernas aparecem ainda fora destas orlas, em pequenos afloramentos cársicos paleozóicos, principalmente nas províncias do Alentejo e Trás-os-Montes (Reboleira *et al.*, 2011).

De Norte para Sul, as zonas cársicas mais importantes são Outil-Cantanhede, Boa Viagem, Sicó-Alvaiázere (estendendo para Sul até Ourém e Tomar), Estremenho (*sensu lato*, incluindo a plataforma de Aljubarrota), Cesaredas, Montejunto, Alenquer, península de Lisboa, Arrábida, Escusa, Estremoz-Cano, Monfurado, Adiça-Ficalho e o Algarve, zona denominada Barrocal (Reboleira *et al.*, 2011). O maior e mais alto maciço cársico de Portugal é o Estremenho, com altitude máxima de 679 m acima do nível do mar na subunidade da Serra de Aire. Está localizado a 90 km a Norte de Lisboa e a 20 km da costa. Esta área cársica era anteriormente conhecida como maciço de Porto de Mós, de Albardos ou como as serras calcárias da Estremadura (Martins, 1949; Rodrigues, 2020). Administrativamente, está incluído nos concelhos de Alcobaça, Porto de Mós, Alcanena, Santarém, Torres Novas e Ourém. A sua parte central é abrangida pelo Parque Natural da Serra de Aire e Candeeiros (PNSAC), criado em 1979, para proteger as formas cársicas e o ambiente (Reboleira *et al.*, 2011). Segundo o PNSAC, neste maciço estão registadas aproximadamente 2000 cavernas, nas quais se incluem as grutas mais profundas e mais longas de Portugal (Reboleira & Correia, 2016).

As Grutas de Portugal (Figura 3) são do domínio público, nos termos do artigo 84.º da Constituição da República [1. pertencem ao domínio público: c) cavidades subterrâneas naturais existentes no subsolo] (Reboleira *et al.*, 2010). A recolha de fauna selvagem no território nacional é proibida, e obedece ao uso legal de licença específica, cedida apenas para fins científicos por parte do Instituto de Conservação da Natureza e das Florestas. O acesso a cavidades em zonas protegidas também obedece a um regime específico, definido em regulamento, que varia consoante o regime e tipologia da área protegida.

Os nomes das cavernas variam em todo o país, principalmente “gruta” é usado para caverna horizontal e “algar” para caverna vertical, mas também podem ser conhecidos como: fojo, fosso, casa, buraco, cova, gruta, caverna, pia, sumidouro, poço, olhos de água, algarve, algarão ou alqueirão (Machado & Machado, 1941, Reboleira *et al.*, 2010).

FIGURA 3. Distribuição das principais grutas (pontos verdes) em Portugal continental, por distritos.

Tipologias de meio subterrâneo em Portugal continental

O meio subterrâneo mais diverso em fauna em Portugal é constituído pelas águas subterrâneas, que foram estudadas através de poços ou grutas (Figura 1A,B) que dão acesso ao regime livre dos aquíferos (Reboleira *et al.*, 2013). Enquanto, as grutas cársticas (Figura 1C) são a maior fonte de conhecimento de fauna cavernícola terrestre, é o meio subterrâneo profundo que é dominado por troglóbios e estigóbios (Reboleira *et al.*, 2011), embora também se conheça a sua distribuição pelo meio subterrâneo superficial (MSS) do tipo coluvial, algumas espécies troglóbias em zonas do centro do país (Reboleira *et al.*, 2015; Eusébio *et al.*, 2021, 2023; Reboleira & Eusébio, 2021).

O meio subterrâneo anquialino é conhecido em grutas da Arrábida e do Algarve (Reboleira *et al.*, 2011). Este ocorre quando há mistura de água doce com intrusões salinas na linha de costa. Como a água salgada e a água doce têm densidades diferentes, tende a formar-se uma linha entre elas – a haloclina – abaixo da qual se encontra a água salgada marinha e acima a água doce (Illife & Alvarez, 2018). Estas massas de água subterrânea são influenciadas pelas marés, com um atraso em relação ao que ocorre no mar, e cujo impacto vai diminuindo à medida que se afastam da linha de costa para o interior dos maciços cársticos (Reboleira & Correia, 2016).

Temperatura das grutas de Portugal

De forma geral, a temperatura nas grutas varia em função da sua altitude, latitude e longitude (Medina *et al.*, 2023). As grutas de Portugal têm temperaturas amenas, cujos valores medidos variam entre os 11,0°C na Gruta de Campanhó, nos calcários negros de Mondim de Basto e os 21,5°C na Gruta do Frade, no maciço calcário da Arrábida. Tal como noutras zonas do globo, as temperaturas das grutas portuguesas tendem a ser equivalentes à temperatura média registada no exterior e a ter amplitudes térmicas baixas ao longo do ano (Medina *et al.*, 2023). Por exemplo, a Gruta de Loulé, o hotspot português de biodiversidade subterrânea de classe mundial, situado no Barrocal Algarvio, tem uma amplitude térmica anual de 0,4°C e uma média de 17,2°C, enquanto a gruta mais rica em biodiversidade do centro de Portugal, a Gruta da Cerâmica no maciço de Sicó, tem uma amplitude anual de 0,6°C e média de 14,9°C, para temperaturas medidas ao nível do solo (Medina *et al.*, 2023).

A temperatura constitui um fator ecológico muito importante para a biodiversidade subterrânea, visto que condiciona o metabolismo das espécies adaptadas à estabilidade térmica dos espaços subterrâneos. Estas têm uma plasticidade térmica reduzida e inadequada para lidar com um regime térmico de aumento rápido (Di Lorenzo & Reboleira, 2022).

Biogeografia da fauna cavernícola de Portugal

No contexto da biogeografia bioespeleológica ibérica, as unidades cársticas de Portugal incluem a totalidade do distrito bioespeleológico Lusitânico e a parte mais ocidental do Bético, de acordo com a notação de Español, modificada por Bellés (1987) (Sendra *et al.*, 2010). Enquanto, as representadas pelos arquipélagos vulcânicos se encontram na região biogeográfica da Macaronésia (Reboleira *et al.*, 2011).

O habitat subterrâneo alberga uma variedade de organismos, desde as partes subterrâneas das plantas, as raízes, nas suas partes mais superficiais, a organismos especializados que são estritamente subterrâneos e não conseguem sobreviver no exterior (hipógeos, troglóbios/estigóbios), a visitantes facultativos (troglófilos), como os morcegos, ou acidentais (troglóxenos/estigóxenos). A estes organismos junta-se uma grande diversidade de microrganismos, nos quais se incluem arqueobactérias, bactérias, protistas e fungos, em larga medida desconhecidos. Os animais estritamente cavernícolas portugueses são todos invertebrados, na sua maioria pertencentes ao grupo dos artrópodes, animais com exosqueleto quitinoso e apêndices articulados que efetuam mudas para crescer (Reboleira *et al.* 2011).

Debaixo de terra temos uma mistura de organismos que colonizaram o meio há milhões de anos, como os crustáceos de águas subterrâneas do género *Proasellus* (Saclier *et al.*, 2024) e o escaravelho aquático *Iberoporus pluto* (Ribera & Reboleira, 2019) e outros, habitantes mais recentes, que ainda se encontram em processo de evolução convergente de perda ocular e regressão das asas, como os escaravelhos terrestres do género *Trechus* (Reboleira *et al.*, 2010).

Na realidade, cada animal que observamos no interior das grutas alberga uma comunidade em si mesmo. Esta é composta pelo microbioma do tegumento e das partes internas, e por uma grande diversidade de parasitas e ectobiontes, de entre os quais se conhecem outros artrópodes como ácaros, e fungos, como os Laboulbeniales, que são habitantes obrigatórios de algumas espécies cavernícolas portuguesas (Santamaria *et al.* 2014; Reboleira & Enghoff, 2015; Reboleira *et al.*, 2017; Jensen *et al.*, 2019).

A fauna terrestre subterrânea de Portugal é composta por aracnídeos, miriápodes, crustáceos e hexápodes, nos quais se incluem os insetos. Os aracnídeos estão representados por pseudoescorpiões dos géneros: *Occidenchthonius*; *Titanobochica* (Figura 2B); *Roncocreagris* e *Lusoblothrus*; opiliões: *Iberosiro*; aranhas: *Harpactea*; *Teloleptoneta*; *Domitius* (Figura 2A) e *Anapistula*. Os miriápodes estão representados por milpés dos géneros: *Scutogona*; *Sireuma*; *Acipes*; *Cylindroiulus* (Figura 2C) e *Boreviulisoma* (Reboleira & Enghoff, 2013, 2014, 2019). Os crustáceos são representados pelos géneros *Trichoniscoides*; *Metatrachoniscoides*; *Troglonethes*; *Miktoniscus*; *Moserius*; *Cordioniscus*; *Porcellio*; *Trogleluma*; *Paraschizidium* e *Alloschizidium/Paraschizidium* (Reboleira *et al.*, 2016, 2023). Os hexápodes estão representados por colêmbolos, géneros *Onychiurus* e *Troglopedetes*; por dipluros dos géneros *Litocampa* e *Podocampa*; por zygentomas dos géneros *Squamatinia* (Figura 2E) e *Coletinia* (Reboleira *et al.*, 2010, 2012, Reboleira; 2012; Sendra & Reboleira, 2020). Os insetos verdadeiramente ditos incluem os carabídeos *Trechus*, leiodídeos *Speonemadus* e estafilínídeos *Domene* (Reboleira & Eusébio, 2021; Reboleira *et al.*, 2010, 2017).

A fauna aquática subterrânea é dominada pelos crustáceos, pelas batinelas dos géneros *Hexaiberobathynella*, *Hexabathynella* e *Iberobathynella*, pelos anfípodes *Pseudoniphargus*, *Haploginglymus*, *Metahadzia* e *Bogidiella*, e pelos aselídeos *Bragasellus*, *Proasellus* (Figura 2D) e *Synasellus* e pelos stenaselídeos *Stenasellus* (Reboleira *et al.*, 2013). Existe ainda um inseto estigóbio, *Iberoporus pluto*, o escaravelho predador mergulhador de águas subterrâneas (Ribera & Reboleira, 2019).

CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPETIVAS FUTURAS

Nos últimos anos registou-se um avanço considerável no conhecimento da biodiversidade dos espaços subterrâneos em Portugal, sendo hoje um hotspot mundial de biodiversidade para a fauna subterrânea, em Loulé (Reboleira *et al.*, 2017). A este respeito destaca-se a Gruta de Vale Telheiro, que é, de momento, alvo de projeto de conservação, monitorização e restauro de biodiversidade, além de classificação como Monumento Natural Local por parte do município de Loulé, proprietário do terreno onde se localiza.

A biodiversidade adaptada às grutas é claramente dominada por crustáceos: aselídeos nas águas subterrâneas e isópodes terrestres nas grutas (Reboleira *et al.*, 2013, 2015). Nas águas subterrâneas, o género *Synasellus* domina a biodiversidade com 30 espécies no norte e centro de Portugal, seguido do género *Proasellus* com 10 espécies (Reboleira *et al.*, 2013). Nos compartimentos terrestres, os géneros *Occidenchthonius* (Pseudoscorpiones) e *Trichoniscoides* (Oniscidea) são os mais diversos, com 7 espécies cada (Zaragoza & Reboleira, 2018; Reboleira *et al.*, 2022). Isto contrasta com o domínio dos insetos sobre outros grupos em grutas da vizinha Espanha (Sendra *et al.*, 2010).

As grutas são os ecossistemas subterrâneos mais bem estudados em termos de espécies terrestres, enquanto os poços em áreas não cársicas representam o habitat da maior parte da diversidade estigóbia conhecida no país (Reboleira *et al.*, 2011). Apesar da existência de várias áreas cársicas em contacto direto com o Oceano Atlântico, a diversidade em grutas anquialinas mantém-se baixa e pouco estudada para o país, representada apenas por *Stenasellus* sp. no Algarve e *Pseudoniphargus mateusorum* no maciço da Arrábida (Reboleira, 2012; Reboleira & Correia, 2016).

O meio subterrâneo superficial tem sido recentemente alvo de extensos estudos faunísticos, nas zonas cársicas de Estremenho, Sicó, Montejunto, Cesaredas e Arrábida (Reboleira & Enghoff, 2014, Reboleira & Eusébio, 2021; Reboleira *et al.*, 2022; Reboleira & Mateus, 2022; Eusébio *et al.*, 2021; 2023). Estes estudos demonstraram a existência de grandes populações de espécies troglófilas, raras à superfície, e que aparecem ocasionalmente em grutas próximas da superfície e que completam todo o seu ciclo de vida neste habitat ecotonal (Eusébio *et al.*, 2021, 2023).

Atualmente, o país é mais rico em espécies estigóbias do que troglóbias (Reboleira *et al.*, 2011, 2013). O Norte do país é mais rico em estigofauna, o que estará relacionado com os níveis mais elevados de evapotranspiração, produção primária à superfície e disponibilidade hídrica (Reboleira, 2012). A fauna estigóbia apresenta uma baixa tolerância fisiológica às alterações ambientais, principalmente relacionadas com os stressores antropogénicos, incluindo poluentes que se infiltram à superfície (Reboleira *et al.*, 2013), como os metais (Reboleira *et al.*, 2013) e os fármacos (Duarte *et al.*, 2023, 2024; Duarte & Reboleira, 2023), a salinidade (Castaño-Sánchez *et al.*, 2021), e o aquecimento global (Di Lorenzo *et al.*, 2023, Di Lorenzo & Reboleira, 2022, Medina *et al.*, 2022).

As espécies adaptadas às grutas de Portugal enfrentam enormes desafios para a conservação, uma vez que estão ameaçadas pelas principais pressões antropogénicas à superfície (Castaño-Sánchez *et al.*, 2020), como a destruição direta do habitat pela indústria extrativa de calcário (Reboleira & Eusébio, 2021, 2022), e os poluentes orgânicos e inorgânicos (Reboleira *et al.*, 2013; Duarte *et al.*, 2023, 2024). O impacto

das atividades antropogénicas à superfície compromete o papel funcional da fauna subterrânea nos serviços dos ecossistemas, com efeitos perniciosos (Hose *et al.*, 2022, 2023). Foram registadas espécies invasoras em grutas de Portugal, como vários exemplares despigmentados do lagostim *Procambarus clarkii* nos maciços cársicos do centro de Portugal (Mazza *et al.*, 2014).

Nenhuma das espécies endémicas cavernícolas de Portugal continental apresentam figuras especiais de proteção (Reboleira *et al.*, 2011). Espécies de isópodes terrestres, de escaravelhos e da aranha troglóbia do maciço Estremenho *Domitius lusitanicus*, foram recentemente perfiladas para conservação, e a sua proteção pode funcionar como “guarda-chuva” para uma proteção mais extensa dos ecossistemas subterrâneos portugueses (Alves & Reboleira, 2024; Reboleira & Eusébio, 2021, Reboleira *et al.*, 2022). O tisanuro gigante *Squamatinia algharbica*, os escaravelhos cavernícolas do género *Trechus*, e as aranhas *Harpactea stalitoides* e *Anapistula ataecina*, encontram-se listados no Livro Vermelho dos Invertebrados de Portugal, como espécies em perigo e criticamente em perigo de extinção (Boeiro *et al.*, 2023).

Muitas espécies troglóbias e estigóbias aguardam para ser descritas, e novas prospeções revelam continuamente novas taxa para a ciência. Os próximos anos trarão inúmeras novidades para a fauna subterrânea de Portugal e conseqüentemente, novas perspetivas sobre os seus padrões de biodiversidade e ecologia.

agradecimentos • Este trabalho foi apoiado pelo Prémio Belmiro de Azevedo-FCT (ref. 2023.10009.PRIZE), pela Fundação para a Ciência e a Tecnologia no âmbito do financiamento da Unidade CE3C (UID/00329/2025) e LA/P/0121/2020 (<https://doi.org/10.54499/LA/P/0121/2020>), e pela Cátedra em Sustentabilidade de Ecossistemas Subterrâneos - Loulé, na Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Afonso, O. 1992. Aselídeos (Crustacea, Isopoda) nas águas subterrâneas portuguesas. Aspectos taxonómicos, biogeográficos e ecológicos. *Algar* 3: 49-56.
- Alves T.R.L. & Reboleira A.S.P.S. (2024). *Domitius lusitanicus* (Araneae, Nesticidae) - an umbrella species for the conservation of troglobionts in the Estremenho Karst Massif, Portugal. *Biodiversity Data Journal*, 12: e124103. <https://doi.org/10.3897/BDJ.12.e124103>
- Bellés, X. 1987. Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibérica i les Illes Balears. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Ed. Moll, Mallorca, 207 pp.
- Boeiro, M., Ceia, H., Caramujo, M.J., Cardoso, P., Garcia Pereira, P., Pires, D., Reis, J. & C. Rego (eds.). Livro Vermelho dos Invertebrados de Portugal Continental. FCIências.ID e ICNF I.P., Lisboa. ISBN 978-989-53724-4-7. <https://lvinvertebrados.uac.pt/docs/Livro-Vermelho-dos-Invertebrados-de-Portugal-Continental.pdf>
- Caldeira, A.T., Schiavon, N., Mauran, G., Salvador, C., Rosado, T., Mirão, J., Candeias, A. 2021. On the Biodiversity and Biodeteriogenic Activity of Microbial Communities Present in the Hypogenic Environment of the Escoural Cave, Alentejo, Portugal. *Coatings*, 11, 209. <https://doi.org/10.3390/coatings11020209>
- Castaño-Sánchez A., Hose G., & Reboleira A.S.P.S. 2020. Ecotoxicological effects of anthropogenic stressors in subterranean organisms: a review. *Chemosphere* 244. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.125422>
- Castaño-Sánchez, A., Malard, F., Kalčíkova, G. & Reboleira, A.S.P.S. 2021. Novel Protocol for Acute In Situ Ecotoxicity Test Using Native Crustaceans Applied to Groundwater Ecosystems. *Water*, 13(8): 1132. <https://doi.org/10.3390/w13081132>

- Cunha, L., Dimuccio, L.A., & Paiva, I. 2020. The Sicó Massif: Morphostructural Aspects, Hydrology and Karstification. In: Vieira, G., Zêzere, J., Mora, C. (eds) Landscapes and Landforms of Portugal. World Geomorphological Landscapes. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-03641-0_17
- Enghoff, H. & Reboleira, A.S.P.S. 2013. Subterranean species of *Acipes* Attems, 1937 (Diplopoda, Julida, Blaniulidae). *Zootaxa* 3652(4): 485-491. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3652.4.6>
- Enghoff, H., & Reboleira, A.S.P.S. 2013. A new cave-dwelling millipede of the genus *Scutogona* from central Portugal (Diplopoda, Chordeumatida, Chamaesomatidae). *Zootaxa* 3736(2): 175-186. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3736.2.5>
- Eusébio R., Enghoff H., Solodovnikov A., Michelsen A., Barranco P., Salgado J.M., Sendra A., & Reboleira A.S.P.S. 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>
- Eusébio R., Fonseca P.E., Rebelo, R., Mathias M.L. & Reboleira A.S.P.S. 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 R.P. & Reboleira A.S.P.S. (2023). Meio subterrâneo superficial – a sua importância para a biodiversidade. *Revista Captar: Ciência e Ambiente para Todos*, 12(5): 1-12. <https://doi.org/10.34624/captar.v12i0.33454>
- Fleury, E. 1925. Portugal Subterrâneo: ensaio de espeleologia portuguesa. Gráfica Oficinas da Biblioteca Nacional.
- Di Lorenzo T., & Reboleira A.S.P.S. 2022. Thermal acclimation and metabolic scaling of a groundwater asellid in the climate change scenario. *Scientific Reports*, 12: 17938. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20891-4>
- Di Lorenzo T., Avramov M., Galassi D.M.P., Iepure S., Mammola S., Reboleira A.S.P.S. & Hervant F. 2023. Physiological tolerance and ecotoxicological constraints of groundwater fauna. pp. 457-479. In: Malard F., Griebler C. & Rétaux S. (Eds.), *Groundwater Ecology and Evolution*. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819119-4.15004-8>
- Duarte C. & Reboleira A.S.P.S. 2023. Impactos da contaminação por fármacos em ecossistemas de águas subterrâneas. *Revista Captar: Ciência e Ambiente para Todos*, 12(6): 1-12. <https://doi.org/10.34624/captar.v12i0.34072>
- Duarte C., Gravato C., Di Lorenzo T. & Reboleira A.S.P.S. 2023. Acetaminophen induced antioxidant and detoxification responses in a stygobitic crustacean. *Environmental Pollution*, 330: 121749. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.121749>
- Hose G.C., Di Lorenzo T., Fillingner L., Galassi D.M.P., Griebler C., Hahn H.J., Handley K.M., Korbel K., Reboleira A.S.P.S., Siemensmeyer T., Spengler C., Weaver L., & Weigand A. 2023. Assessing groundwater ecosystem health, status and services. pp. 501-524. In: Malard F., Griebler C. & Rétaux S. (Eds.), *Groundwater Ecology and Evolution*. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819119-4.00022-6>
- Hose G., Chariton A., Daam M., Di Lorenzo T., Galassi D., Halse S., Reboleira A.S.P.S., Robertson A., Schmidt S., & Korbel K. 2022. Invertebrate traits, diversity and the vulnerability of groundwater ecosystems. *Functional Ecology* 36(9): 2200-2214. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14125>
- Iliffe, T.M., & Alvarez, F. 2018. Research in Anchialine Caves. In: Moldovan, O., Kováč, L., Halse, S. (eds) *Cave Ecology*. Ecological Studies, vol 235. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_18
- Jensen K.M., Rodrigues, L., Pape T., Garm, A., Santamaria S., & Reboleira A.S.P.S. 2019. Hyperparasitism in caves: bats, bat flies and ectoparasitic fungus interaction. *Journal of Invertebrate Pathology* 166: 107206. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2019.107206>
- Jurado-Rivera, J. A., Álvarez, G., Caro, J. A., Juan, C., Pons, J. & Jaume, D. 2017. Molecular systematics of *Haploginglymus*, a genus of subterranean amphipods endemic to the Iberian Peninsula (Amphipoda: Niphargidae). *Contributions to Zoology* 86(3): 239-260.
- Lourenço, S. & Palmeirim, J.M. 2008. Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? *Parasitology research* 104: 127-134.
- Machado, A.B. 1945. Instruções para a Exploração Biológica das Cavernas. *Publicações do Instituto de Zoologia do Porto "Dr. Augusto Nobre"*, 21: 1-15.
- Machado, A.B., & Machado B.B. 1941. Inventário das cavernas calcárias de Portugal. *Actas do 1º Congresso Nacional de Ciências Naturais* 444-473.
- Magniez, G. 1999. Isopodes aselloïdes stygobies d'Espagne, IV–Stenasellidae: taxonomie, histoire évolutive et biogéographie. *Beaufortia* 49(11): 115-139.
- Martins A.F. 1949. Maciço Calcário Estremenho. Contribuição para um estudo de Geografia Física, Coimbra.
- Mateus, A., & Mateus, E.O. 1978. Amphipoda hypogés du Portugal. *Publicações do Instituto de Zoologia "Dr. Augusto Nobre"* 142: 11-26.

- Mazza G., Reboleira A.S.P.S., Gonçalves F., Aquiloni L., Inghilesi A.F., Spigoli D., Stoch F., Taiti S., Gherardi F., & Tricarico E. 2014. A new threat for the groundwater ecosystems: first occurrences of the invasive crayfish *Procambarus clarkii* in the caves of Europe. *Journal of Cave and Karst Studies* 76(1): 62-65. <http://dx.doi.org/10.4311/2013LSC0115>
- Medina M.J., Antic D., Borges P.A.V., Borko S., Fišer C., Lauritzen S.E., Martin J.L., Oromí P., Pavlek M., Premate E., Puliafco K., Sendra A. & Reboleira A.S.P.S. 2023. Temperature variation in caves and its significance for subterranean ecosystems. *Scientific Reports*, 13: 20735. <http://doi.org/10.1038/s41598-023-48014-7>
- Noodt W., & Galhano M.H. 1969. Studien an Crustacea Subterranea (Isopoda, Syncarida, Copepoda) aus dem Norden Portugal. *Publicações Instituto Zoologia "Dr. Augusto Nobre"* 107: 9-75.
- Palmeirim, J.M. 1990. Bats of Portugal: zoogeography and systematics. University of Kansas. Museum of Natural History.
- Pennisi, E. 2016. Portugal joins world's hot spots for cave biodiversity. <https://www.science.org/content/article/portugal-joins-world-s-hot-spots-cave-biodiversity>
- Rainho, A. (Coordinator) 2013. Atlas dos morcegos de Portugal Continental. Instituto da Conservação da Natureza e das Florestas. ISBN 978-972-775-226-3
- Reboleira, A.S.P.S. & Eusébio, R. 2023. Cave-adapted millipedes from Portugal: species conservation profiles. *Biodiversity Data Journal*, 11: e110382. <https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e110382>
- Reboleira, A.S.P.S., Eusébio, R.P., & 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.S.P.S., & Mateus O. 2022. Geologia, Grutas e Fauna Subterrânea do Planalto das Cesaredas, Portugal. *Captar: Ciência e Ambiente para Todos* 11. <https://doi.org/10.34624/captar.v11i0.27451>
- Reboleira A.S.P.S., & Eusébio R. 2021. Cave-adapted beetles from continental Portugal. *Biodiversity Data Journal* 9: e67426. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e67426>
- Reboleira A.S.P.S., Moritz L., Santamaria S., & Enghoff H. 2021. Penetrative and non-penetrative interaction between Laboulbeniales fungi and their arthropod hosts. *Scientific Reports* 11: 22170. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01729-x>
- Reboleira A.S.P.S., Fresneda J., & Salgado J.M. 2017. A new species of *Speonemadus* from Portugal with the revision of the *escalerai*-group (Coleoptera: Leiodidae). *European Journal of Taxonomy* 261: 1-23. <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2017.261>
- Reboleira A.S.P.S., & Correia F. 2016. Sesimbra, por fora e por dentro, as grutas, a fauna cavernícola e a sua ecologia. Edições Afrontamento. 172 pp. ISBN: 978-972-36-1465-7
- Reboleira A.S.P.S., & Enghoff H. 2016. Mud and silk in the dark: a new type of millipede moulting chamber and first observations on the maturation moult in the order Callipodida. *Arthropod Structure & Development* 45(3): 301-306. <http://dx.doi.org/10.1016/j.asd.2016.04.001>
- Reboleira A.S.P.S., Gonçalves F., Oromí P., & Taiti S. 2015. The cavernicolous Oniscidea (Crustacea: Isopoda) of Portugal. *European Journal of Taxonomy* 161: 1-61. <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2015.161>
- Reboleira A.S.P.S., & Enghoff H. 2014. *Sireuma*, a new genus of subterranean millipedes from the Iberian Peninsula (Diplopoda, Chordeumatida, Opisthocheiridae). *Zootaxa* 3785(1): 79-86. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3785.1.6>
- Reboleira A.S.P.S., & Enghoff H. 2014. Millipedes (Diplopoda) from caves of Portugal. *Journal of Cave and Karst Studies* 76(1): 20-25. <http://dx.doi.org/10.4311/2013LSC0113>
- Reboleira A.S.P.S., Zaragoza J.A., Gonçalves F., & Oromí P. 2013. On hypogean *Roncocreagris* (Arachnida: Pseudoscorpiones: Neobisiidae) from Portugal, with descriptions of three new species. *Zootaxa* 3670(2): 283-299. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3670.2.11>
- Reboleira A.S.P.S., Abrantes N.A., Oromí P., & Gonçalves F. 2013. 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. <http://dx.doi.org/10.1007/s11270-013-1550-0>
- Reboleira A.S.P.S., & Enghoff H. 2013. The genus *Boreviulisoma* Brolemann, 1928—an Iberian-N African outlier of a mainly tropical tribe of millipedes (Diplopoda: Polydesmida: Paradoxosomatidae). *Zootaxa* 3646(5): 516-528. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3646.5.2>
- Reboleira A.S.P.S., Gonçalves F., & Oromí P. 2013. Literature survey, bibliographic analysis and a taxonomic catalogue of subterranean fauna from Portugal. *Subterranean Biology* 10: 51-60. <http://dx.doi.org/10.3897/subtbiol.10.4025>
- Reboleira A.S.P.S., Zaragoza J.A., Gonçalves F., & Oromí P. 2012. *Lusoblothrus*, a new syarinid pseudoscorpion genus (Arachnida) from Portugal, occupying an isolated position within the Holarctic fauna. *Zootaxa* 3544: 52-62. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3544.1.4>
- Reboleira A.S.P.S. 2012. Biodiversity and conservation of subterranean fauna of Portuguese karst. Ph.D. thesis, University of Aveiro. 333 pp. <http://hdl.handle.net/10773/1086>

- Reboleira A.S.P.S., Gonçalves F., Oromí P., & Mendes L.F. 2012. *Squamatinia algharbica* gen. n. sp. n., a remarkable new Coletiniinae silverfish (Zygentoma: Nicoletiidae) from caves in southern Portugal. *Zootaxa* 3260: 33-46. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3260.1>
- Reboleira A.S.P.S., 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. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2780.1.5>
- Reboleira A.S.P.S., Borges P., Gonçalves F., Serrano A.R.M., & 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. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.40.1.4>
- Reboleira A.S.P.S., 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. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2728.1.4>
- Reboleira A.S.P.S., Ortuño V.M., Gonçalves F., & Oromí P. 2010. A hypogean new species of *Trechus* Clairville, 1806 (Coleoptera, Carabidae) from Portugal and considerations about the *T. fulvus* species group. *Zootaxa*, 2689: 15-26. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2689.1>
- Reboleira A.S.P.S., Zaragoza J., Gonçalves F., & Oromí P. 2010. *Titanobochica*, surprising discovery of a new cave-dwelling genus from southern Portugal (Arachnida: Pseudoscorpiones: Bochicidae). *Zootaxa* 2681: 1-19. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2681.1.1>
- Reboleira A.S.P.S., Oromí P., & Gonçalves F. 2010. Biología subterránea em zonas cársicas portuguesas. *Espeleo Divulgação* 7: 22-31. <https://doi.org/10.34624/espeleo.v7i0.13429>
- Reboleira A.S.P.S., Gonçalves F., & Serrano A. 2009. Two new species of cave-dwelling beetles *Trechus* Clairville of *fulvus*-group in Portugal. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 56(1): 101-107. <http://dx.doi.org/10.1002/mmnd.200900009>
- Rodrigues, M.L. 2020. The Limestone Massif of Estremadura. In: Vieira, G., Zêzere, J., Mora, C. (eds) Landscapes and Landforms of Portugal. World Geomorphological Landscapes. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-03641-0_18
- Santamaria S., Enghoff H., & Reboleira A.S.P.S. 2014. Laboulbeniales on millipedes: the genera *Diplopodomycetes* and *Troglomyces*. *Mycologia* 106(5): 1027–1038. doi: <http://dx.doi.org/10.3852/13-381>
- Saclier N., Konecny-Dupré L., Grison P., Duchemin L., Eme D., Martin C., Callou C., Lefébure T., François C., Issartel C., Lewis J.J., Stoch F., Sket B., Gottstein S., Delić T., Zgajmajster M., Prevorčnik S., Grabowski M., Weber D., Reboleira A.S.P.S., Palatov D., Paragamian K., Knight L., Michel G., Lefebvre F., Hosseini M., Camacho A.I., Begoña G., Taleb A., K., Galassi D., Moldovan O.T., Douady C.J. & Malard F. 2024. A collaborative backbone resource for comparative studies of subterranean evolution: the World Asellidae database. *Molecular Ecology Resources*, 24(1): e13882. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13882>
- Sendra A., Achurra A., Barranco P., Beruete P., Borges P.A.V., Herrero-Borgoñón J.J., Camacho A.I., Galán, C., Garcia, Ll., Jaime D., Jordana R., Modesto J., Monsalve M.A., Oromí P., Ortuño V.M., Prieto C., Reboleira A.S., Rodríguez P., Salgado J.M., Teruel S., Tinaut A. & Zaragoza J.A. 2011. Biodiversidad, regiones biogeográficas y conservación de la fauna subterránea Hispano-lusa. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 49: 365-400.
- Sendra A. & Reboleira A.S.P.S. 2020. Euro-Mediterranean Fauna of Campodeinae (Campodeidae, Diplura). *European Journal of Taxonomy* 728: 1-130. <https://doi.org/10.5852/ejt.2020.728.1181>
- Universidade do Porto, 2025. Doutores Honoris Causa pela Universidade do Porto. António Barros Machado. https://sigarra.up.pt/up/pt/web_base.gera_pagina?p_pagina=doutores%20honoris%20causa%20pela%20u.porto%20-%20antónio%20barros%20machado
- Zaragoza, J.A., & Reboleira, A.S.P.S. 2018. Five new hypogean *Occidenchthonius* (Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from Portugal. *Journal of Arachnology* 46(1): 81-103. <https://doi.org/10.1636/JoA-S-17-031.1>