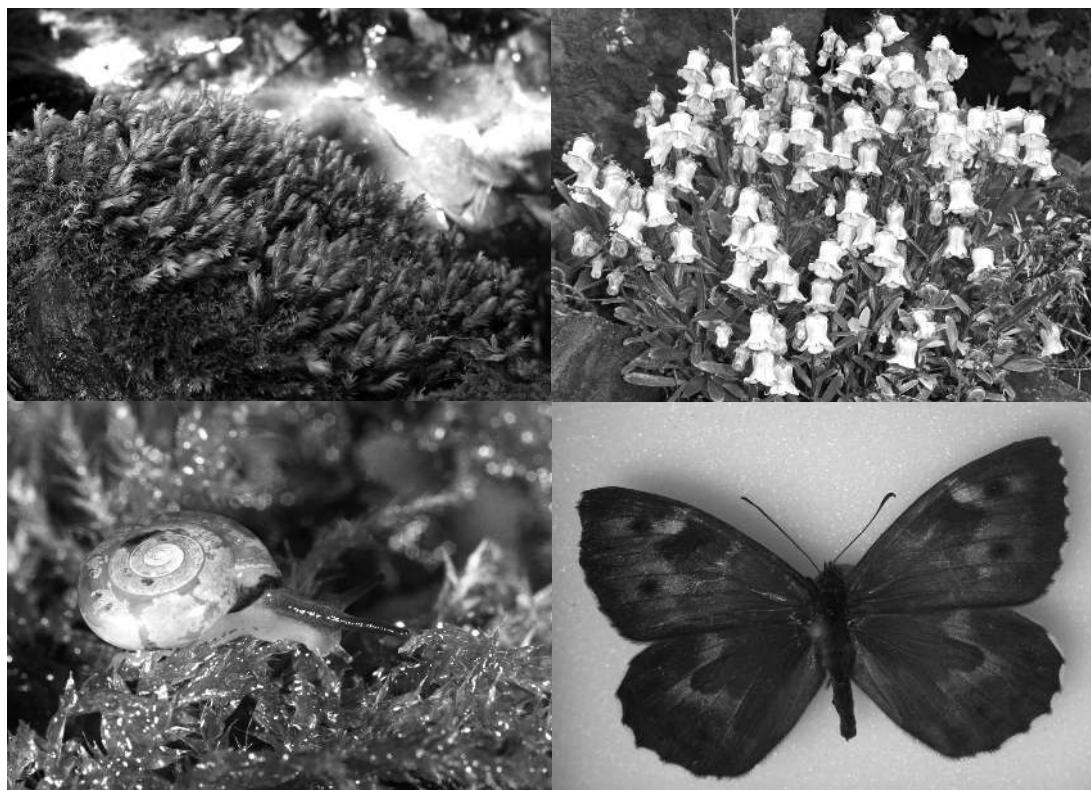


2. DESCRIÇÃO DA BIODIVERSIDADE TERRESTRE DOS AÇORES

DESCRIPTION OF THE TERRESTRIAL AZOREAN BIODIVERSITY



CAPÍTULO 2

CHAPTER 2

DESCRIÇÃO DA BIODIVERSIDADE TERRESTRE DOS AÇORES

DESCRIPTION OF THE TERRESTRIAL AZOREAN BIODIVERSITY

**Paulo A. V. Borges¹, Regina Cunha², Rosalina Gabriel¹, António Frias Martins², Luís Silva²,
Virgílio Vieira², Francisco Dinis¹, Paula Lourenço² & Nuno Pinto²**

¹Universidade dos Açores, Dep. de Ciências Agrárias – CITA-A, Terra-Chã, 9700-851 Angra do Heroísmo, Terceira, Açores, Portugal;
e-mail: pborges@mail.angra.uac.pt; rgabriel@mail.angra.uac.pt; fdinis71@portugalmail.pt.

²Universidade dos Açores, Dep. de Biologia, Rua da Mãe de Deus, PT 9501-801 Ponta Delgada, S. Miguel, Açores, Portugal; e-mail:
rcunha@notes.uac.pt; frias@notes.uac.pt; lsilva@notes.uac.pt; vvieira@notes.uac.pt; plourency@notes.uac.pt; npinto@notes.uac.pt.

Sumário: Os Açores constituem um arquipélago de nove ilhas oceânicas isoladas, onde os organismos terrestres chegaram através do vento, do mar, outros animais e, nos tempos históricos, com a ajuda humana. Este capítulo analisa de forma detalhada aquilo que se conhece sobre a biodiversidade terrestre dos Açores. Para tal analisámos os quatro grandes grupos de organismos listados no capítulo 4: Bryophyta (musgos, antocerotas e hepáticas), Pteridophyta e Spermatophyta (fetos e fanerogâmicas), Mollusca (lesmas e caracóis) e Arthropoda (centopeias, diplópodes, crustáceos, aranhas, ácaros, insectos, etc.). O número total de espécies e/ou subespécies dos Açores pertencentes aos quatro grupos de organismos acima referidos é de cerca de 3705 (3666 espécies e 224 subespécies). No entanto, adicionando outros grupos como os vertebrados (Chordata, Vertebrata), anelídeos (Annelida), nemátodos (Nematoda) e líquenes, aquele número sobe para 4487 espécies e/ou subespécies (4443 espécies e 232 subespécies). O número total de espécies e/ou subespécies endémicas dos Açores pertencentes aos Bryophyta, Pteridophyta, Spermatophyta, Mollusca e Arthropoda totaliza as 393 (384 espécies e 44 subespécies). Os filos animais são os mais diversos em *taxa* endémicos (Mollusca = 49; Arthropoda = 267), com cerca de 80 % dos endemismos dos Açores. Deve ser ainda de assinalar a elevada percentagem de endemismo nos caracóis e lesmas (Mollusca) terrestres dos Açores, com cerca de 44% de endemismo. As plantas vasculares possuem 68 endemismos e os briófitos 9. Usando um estimador não paramétrico, a estimativa conservadora da riqueza de *taxa* endémicos terrestres de briófitos, plantas vasculares, moluscos e artrópodes rondará 530 *taxa*, pelo que apenas 77% dos endemismos dos Açores serão conhecidos. Em apenas alguns géneros se verificou uma taxa de especiação elevada, na sua maior parte pertencentes aos filos Mollusca e Arthropoda. A maior parte das espécies de artrópodes e moluscos endémicos são conhecidas apenas de uma ilha, enquanto que, nas plantas, uma grande fracção das espécies ocorre na maioria das ilhas. A análise das proporções das várias categorias de colonização mostra que uma grande proporção da

Abstract: The Azores is a remote oceanic archipelago of nine islands where the terrestrial organisms arrived by wind, on the sea, on other animals and on historical times by human assistance. This chapter highlights what we know about Azorean terrestrial biodiversity. Four important terrestrial taxonomic groups listed in Chapter 4 are analysed in detail: Bryophyta (mosses, liverworts), Pteridophyta and Spermatophyta (ferns and phanerogamics), Mollusca (slugs and snails) and Arthropoda (millipedes, centipedes, mites, spiders, insects, etc.). Currently the total number of terrestrial species and/or subspecies of the above mentioned orga-nisms in the Azores is estimated of about 3705 (3666 species and 224 subspecies). However, if we add other groups like vertebrates (Chordata, Vertebrata), annelids (Annelida), nematodes (Nematoda) and lichens, this number reaches 4487 species and/or subspecies (4443 species and 232 subspecies). The total number of endemic species and/or subspecies from the Azores belonging to Bryophyta, Pteridophyta, Spermatophyta, Mollusca and Arthropod is about 393 (384 species and 44 subspecies). The animals *Phyla* are the most diverse in endemic *taxa* (Mollusca = 49; Arthropoda = 267), comprising about 80% of the Azorean endemics. The percentage of endemism within Mollusca (44%) is remarkable. Vascular plants have 68 endemic species while bryophytes have 9 endemics. Using a non-parametric estimator we obtained a conservative estimate for endemic Azorean terrestrial vascular plants, bryophytes, molluscs and arthropods around 530 *taxa*, which means that only about 77% have already been described. In only some genera there was a substantial inter and intra-island speciation, most cases occurring in Mollusca and Arthropoda. Most of the endemic arthropods and molluscs are known in only one island, whereas in plants a large proportion of species occur in most islands. An analysis of the proportions of the colonization categories in arthropods and vascular plants shows that a major proportion of the species are introduced. Therefore, invasions of alien organisms are an actual and future environmental threat in the Azores, creating a pattern of biotic homo-

genization that is of great contemporary concern. The Azores is the northernmost and the most recent Macaronesian archipelago. The nine islands, isolated in the middle of the Atlantic, with different geological histories, are wonderful ecological and evolutionary laboratories. An additional effort on taxonomic and community-level research implies the detailed examination of poorly studied groups (fungi, lichens, many arthropod groups), but a revision of the taxonomic status of many bryophyte and vascular plants is also deeply needed.

1. Global patterns of richness

One of the questions most frequently asked by many naturalists and taxonomists is: "How many species can be found at a particular region or site?". To answer this question we may look at all the literature of a particular region (e.g. the Azores) and produce a list of species that will result in the main information used for many decisions on regional or local conservation management.

During endeavour to record the whole of the terrestrial biodiversity of the Azores, one is soon confronted with the realistic limitation of counting all species in all islands and in its sites. Edward Wilson defined biodiversity as "*...all hereditarily based variation in all levels of organization, from the genes within a single local population or species, to the species composing all or part of a local community, and finally to the communities themselves that compose the living parts of the multifarious ecosystems of the world*" (Wilson 1997). If this definition holds true, we are faced with a very difficult task as we would be able to complete only a small part of our set goal.

In this chapter we intend to present an evaluation, as detailed as possible, of what we know about the species counts in the Azorean islands, which encompasses four important terrestrial taxonomic groups listed in Chapter 4: Bryophyta (mosses, liverworts and hornworts), Pteridophyta and Spermatophyta (ferns and phanero-

fauna de artrópodes e da flora de plantas vasculares do arquipélago é constituída por espécies introduzidas. Deste modo, as invasões por espécies exóticas constituem um problema actual e terão impactos futuros na biodiversidade dos Açores, criando um padrão de uniformização da fauna e flora. Os Açores constituem o arquipélago da Macaronésia geologicamente mais recente, estando situado mais a norte. As suas nove ilhas isoladas no meio do oceano Atlântico possuem uma grande diversidade de histórias geológicas e constituem laboratórios ecológicos e evolutivos extraordinários. Torna-se cada vez mais importante um esforço adicional nos estudos de taxonomia e ecologia de comunidades que envolvam o estudo de grupos taxonómicos mal conhecidos (fungos, líquenes, muitos grupos de artrópodes) mas também a revisão taxonómica de muitas espécies de briófitos e plantas vasculares.

1. Padrões de riqueza de espécies

Uma das perguntas mais frequentes de naturalistas e taxonomistas é a seguinte: "Quantas espécies ocorrem numa determinada região ou local?". Para responder a esta questão poderemos rever toda a literatura disponível para a região (e.g. Açores) ou local em causa e compilar a lista das espécies conhecidas. No fim, esta será a informação base que será utilizada para tomar muitas decisões em termos de gestão da conservação a nível local ou regional.

Listar de forma detalhada toda a biodiversidade dos Açores torna-se uma missão muito difícil se não mesmo impossível. De facto, segundo a definição de "biodiversidade" de Edward Wilson: "*...all hereditarily based variation in all levels of organization, from the genes within a single local population or species, to the species composing all or part of a local community, and finally to the communities themselves that compose the living parts of the multifarious ecosystems of the world*" (Wilson 1997), estamos perante uma tarefa de grande complexidade, da qual só deveremos ser capazes de realizar uma pequena parte.

Neste capítulo pretendemos apresentar uma avaliação detalhada sobre a biodiversidade dos Açores,

particularmente no que se refere à contagem de espécies. Para tal vamos analisar os quatro grandes grupos de organismos listados no capítulo 4: Bryophyta (musgos, antocerotas e hepáticas), Pteridophyta e Spermatophyta (fetos e fanerogâmicas), Mollusca (lesmas e caracóis) e Arthropoda (centopeias, diplópodes, crustáceos, aranhas, ácaros, insetos, etc.). Embora estejamos cientes que muitos outros grupos taxonómicos deveriam igualmente ter sido considerados (e.g. líquenes, fungos, nemátodos, rotíferos, anelídeos, vertebrados), a lista apresentada (ver Cap. 4) engloba a maior fatia da biodiversidade terrestre dos Açores. Um sumário da diversidade de espécies conhecida dos Açores é apresentada no Quadro 1. O número total de espécies e subespécies dos Açores pertencentes aos quatro grupos principais (briófitos, plantas vasculares, moluscos e artrópodes) é de cerca de 3705. No entanto, se adicionarmos outros grupos como os vertebrados (Chordata, Vertebrata), anelídeos (Annelida), nemátodos (Nematoda) e líquenes o número de espécies e subespécies atinge as 4487 (Quadro 1; ver igualmente a lista de espécies nos Apêndices 2 e 3). Desse modo cerca de 83% da biodiversidade terrestre conhecida dos Açores é aqui analisada em detalhe. Se quantificarmos apenas as verdadeiras espécies, então temos 3666 espécies individuais de Bryophyta,

gamíacos), Mollusca (slugs and snails) and Arthropoda (millipedes, centipedes, mites, spiders, insects, etc.). Although we are fully aware of the fact that for a complete listing other groups should have been considered (e.g. lichens, fungi, annelids, nematodes, rotifers, vertebrates), the current list (see Chapter 4) concentrates on the predominant terrestrial Azorean biodiversity.

A summary of known species diversity in the Azores is in Table 1. Currently the total number of terrestrial species and subspecies in the Azores is estimated of about 3705 (this includes only the listed individual species or subspecies of bryophytes, vascular plants, molluscs and arthropods). However, if we add other groups like vertebrates (Chordata, Vertebrata), annelids (Annelida), nematodes (Nematoda) and lichens, this number reaches 4487 species and subspecies (Table 1; see also lists for the Azores in the Appendices 2 and 3).

Consequently this investigation concentrates on 83% of the known Azorean terrestrial biodiversity. If we count only the true species, than we have 3666 individual species of Bryophyta, Pteridophyta, Spermatophyta, Mollusca and Arthropoda, and a total of 4443 species including the remaining terrestrial groups (Table 1). Therefore, this implies that we have some species with more

Quadro 1. Número de *taxa* da fauna e flora terrestres dos Açores.

Table 1. Number of *taxa* in the terrestrial fauna and flora of the Azores.

| <i>Phyla</i> | Espécies (Species) | Subespécies (Subspecies) | Individual Taxa |
|------------------------|-------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|
| Arthropoda (1) | 2196 | 115 | 2209 |
| Spermatophyta (1) | 851 | 101 | 876 |
| Líquenes (Lichens)* | 629 | 4 | 632 |
| Bryophyta (1) | 437 | 4 | 438 |
| Mollusca (1) | 111 | 0 | 111 |
| Nematoda* | 80 | 0 | 80 |
| Pteridophyta (1) | 71 | 4 | 71 |
| Chordata* | 47 | 4 | 49 |
| Annelida* | 21 | 0 | 21 |
| TOTAL (1) | 3666 | 224 | 3705 |
| TOTAL (incl. *) | 4443 | 232 | 4487 |

* Ver apêndices 2 e 3 (* see appendices 2 and 3).

than one subspecies: Bryophyta (1); Spermatophyta (25); Arthropoda (13). The number that counts is the individual *taxon*, since that is the evolutionary unity. For simplification, from now on we will use “species” when we want to refer to an individual *taxon*, whenever it is a species or a subspecies.

The current figure of 4487 species found in the Azores is about one third of that known for the Canary Islands (Izquierdo *et al.* 2001). Currently no complete data is available for the Madeira archipelago, but when one looks at the estimates of the Fauna Europaea (www.faunaeur.org) for arthropods, about 3000 species are listed for Madeira Island compared with 2209 in the Azores archipelago! Like everywhere in the world, arthropods in the Azores make up about 50% of the total species number with 2209 species (Fig. 1), but vascular plants (Pteridophyta and Spermatophyta) with their 947 species (20%) are also an important component of the currently known Azorean species diversity (Fig. 1).

Pteridophyta, Spermatophyta, Mollusca e Arthropoda, e um total de 4443 espécies se incluirmos os restantes grupos de organismos terrestres (Quadro 1). Deste modo, isto implica que temos algumas espécies com mais do que uma subespécie: Bryophyta (1); Spermatophyta (25); Arthropoda (13). O número que conta é o *taxon* individual, já que este constitui a unidade evolutiva. Para simplificação a partir de agora vamos usar o termo “espécie” quando nos quisermos referir a um *taxon* individual, quer seja uma espécie ou subespécie.

O número de 4487 espécies de organismos terrestres actualmente conhecido dos Açores constitui cerca de um terço do número de espécies das ilhas Canárias (Izquierdo *et al.* 2001). No que diz respeito ao arquipélago da Madeira não existem ainda estimativas correctas. No entanto, consultando a Fauna Europaea (www.faunaeur.org) verifica-se que estão referenciadas cerca de 3000 espécies de artrópodes para aquele arquipélago, enquanto o mesmo grupo de organismos se situa nas 2209 espécies para os Açores! Tal como acontece ao nível mundial, a riqueza de artrópodes dos Açores constitui cerca de 50% da biodiversidade de organismos vivos (Fig. 1), mas as plantas vasculares (Pteridophyta e Spermatophyta) com 947 espécies (20%) constituem igualmente um grupo de organismos bem representado no arquipélago (Fig. 1).

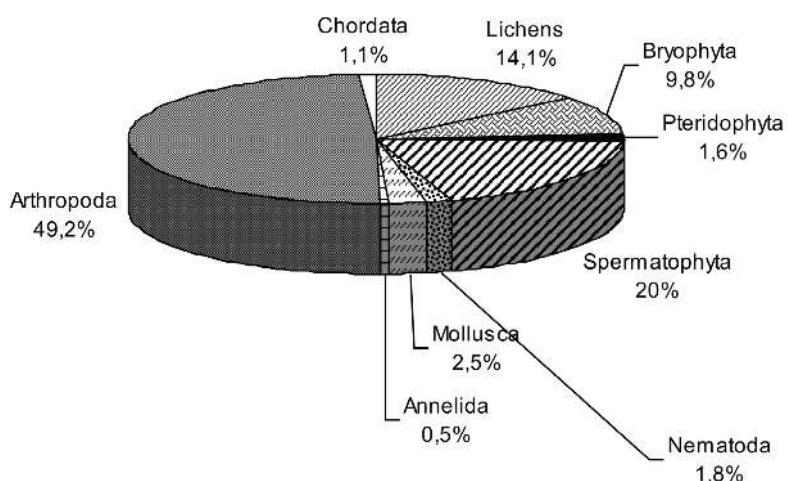


Figura 1. Proporção de *taxa* individuais (espécies ou subespécies) conhecidas dos vários filos terrestres dos Açores.
Figure 1. Proportion of known individual *taxa* (species or subspecies) for the terrestrial *Phyla* of the Azores.

1.1. As hepáticas, antocerotas e musgos (Bryophyta)

Os briófitos incluem musgos (Bryopsida), hepáticas (Marchantiopsida) e antocerotas (Anthocerotopsida), e são pequenas plantas primitivas que ocupam uma grande variedade de habitats e substratos. Os briófitos desempenham um importante papel funcional nos ecossistemas onde ocorrem, participando na intercepção de água, acumulação de água e sais minerais, decomposição da matéria orgânica e protecção física dos solos. Muitas espécies de briófitos são usadas como bioindicadores e a sua presença está geralmente associada com pureza atmosférica e aquática.

A proporção em que os três principais grupos de briófitos ocorre nos Açores foi comparada com os resultados das ilhas Canárias (Losada-Lima *et al.* 2001), Portugal continental (Sérgio & Carvalho 2003) e com estimativas mundiais (Moor *et al.* 1995) (Fig. 2). Os musgos (Bryopsida) são sempre o grupo mais numeroso (ver detalhes para os Açores no Quadro 2) e os antocerotas (Anthocerotopsida) o mais pobre, representando 1% ou menos de qualquer flora de briófitos. A proporção de hepáticas (Marchantiopsida) é variável, representando cerca de 40% dos briófitos do mundo, mas uma proporção muito inferior nas briofloras Portuguesa (26%) ou Espanhola (23%, dados de Casas 1991, 1998). Nos Açores, as hepáticas representam mais de um terço da brioflora (35%) e proporções semelhantes estão presentes nas Canárias (29%) e na Madeira (33%, dados de Eggers 1982). Este facto está provavelmente relacionado com as condições Macaronésicas de elevada humidade relativa do ar, clima temperado e distância de fontes de poluição, e reflecte a maior influência Atlântica da brioflora, quando comparada com a Península Ibérica.

Nos Açores, o conjunto das condições climáticas e geográficas, bem como o comparativamente reduzido impacto das actividades humanas no ambiente, proporcionam uma diversidade de briófitos particularmente elevada (Gabriel 2000; Gabriel & Bates 2005). De facto, este é o único grupo (dos estudos neste capítulo) onde a riqueza de espécies é comparável à diversidade observada nos restantes

1.1. The liverworts, hornworts and mosses (Bryophyta)

Bryophytes include mosses (Bryopsida), liverworts (Marchantiopsida) and hornworts (Anthocerotopsida), all of which are small primitive plants that occupy a wide variety of habitats and substrates. Bryophytes assume an important functional role in the ecosystems where they occur, performing water interception, accumulation of water and their mineral contents, decomposition of organic matter and physical protection of soils. Many bryophyte species are used as bioindicators, and their presence is associated with atmospheric and aquatic purity.

The proportion of the main groups of bryophytes in the Azores (Bryopsida, Marchantiopsida, Anthocerotopsida) was compared to results from the Canary Islands (Losada-Lima *et al.* 2001), mainland Portugal (Sérgio & Carvalho 2003) and global estimates (Moor *et al.* 1995) (Fig. 2). Mosses are always the richest bryophyte group (see details for the Azores in Table 2) and hornworts the poorest, accounting for 1% or less of any given bryophyte flora. The proportion of liverworts is variable, representing circa 40% of the world bryophytes, but a much lower part of Portuguese (26%) and Spanish (23%, data from Casas 1991, 1998) brioflora. In the Azores, liverworts represent more than one third of the brioflora (35%), and similar proportions are present in Canary Islands (29%), and Madeira (33%, data from Eggers 1982). This is probably related with the high relative air humidity, temperate climate and remoteness from pollution sources of Macaronesian archipelagos, reflecting a higher Atlantic influence of their flora when compared with the more continental Iberian Peninsula.

The geographic and climatic conditions allied to the comparatively low impact of human activities in the Azores, lead to a particularly high diversity of bryophytes.

Actually, this is the only group where species richness is comparable to the diversity present in the other Macaronesian Archipelagos, which are older and much closer to continental sources.

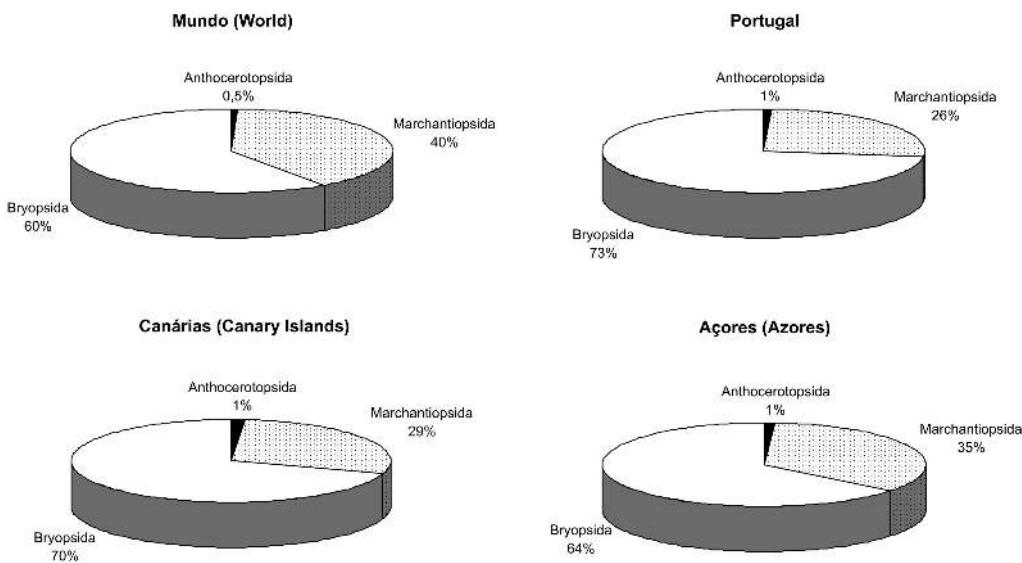


Figura 2. Proporção dos principais grupos de briófitos no planeta, em Portugal continental, nas Canárias e nos Açores.
Figure 2. Proportion of the main groups of bryophytes in the world, mainland Portugal, the Canaries and the Azores.

Four hundred and thirty eight species are given to the Azores, while there are 416 in the Canary Islands (Losada-Lima *et al.* 2001) and 558 in Madeira (Cecília Sérgio personal comment). Indeed the Azores are characterized by (Gabriel 2000; Gabriel & Bates 2005): i) high diversity of bryophyte species; ii) luxuriance and complexity of communities, found in all kinds of substrata inside and outside native forests: rock, soil, humus, stems and branches and including leafs and fronds, and, iii) high biomass values.

Overall, bryophyte species have been surveyed in most of the Azorean islands in the twentieth century (*e.g.* Allorge & Persson 1938; Allorge & Allorge 1950, 1952; Sérgio 1985, 1991, 1997; Sjögren 1978, 1990, 1993; Crundwell *et al.* 1994; Gabriel 1994, 2000; Bates & Gabriel 1997; Schumacker 2001), and it is reasonable to expect that the current knowledge of bryophyte richness in the archipelago is not far from complete. However, the knowledge status of individual islands may be modified.

As can be seen in Figure 3, S. Miguel and Terceira are the richest islands in bryophyte species, while the smallest islands (Corvo, Graciosa and S. Maria) have fewer recorded species. Most of the known Azorean species, 75%

arquipélagos Macaronésicos, que são bastante mais antigos e se encontram mais próximos das fontes continentais. São assinaladas 438 espécies para os Açores, 416 para as Canárias (Losada-Lima *et al.* 2001) e 558 para a Madeira (Cecília Sérgio comentário pessoal). Assim os Açores são caracterizados por (Gabriel 2000; Gabriel & Bates 2005): i) elevada diversidade de espécies de briófitos; luxuriância e complexidade de comunidades, encontradas em todos os tipos de substratos, dentro e fora das florestas naturais: rochas, solo, humus, troncos e ramos de árvores e arbustos e inclusivamente folhas e frondes, e iii) valores de biomassa elevados nos sistemas onde ocorrem.

Em geral, os briófitos foram investigados em todas as ilhas dos Açores durante o século XX (*e.g.* Allorge & Persson 1938; Allorge & Allorge 1950, 1952; Sérgio 1985, 1991, 1997; Sjögren 1978, 1990, 1993; Crundwell *et al.* 1994; Gabriel 1994, 2000; Bates & Gabriel 1997; Schumacker 2001), e é razoável pensar que o conhecimento da sua riqueza e distribuição no arquipélago estará quase concluído. Contudo, o conhecimento de cada ilha individual pode ser modificado. Como pode ser observado na Figura 3, S. Miguel e Terceira são as ilhas mais ricas em espécies, enquanto as ilhas mais pequenas (Corvo, Graciosa e S. Maria)

Quadro 2. Riqueza de espécies (total e endémicas) e percentagem de endemismo, observadas nas várias ordens da divisão Bryophyta.

Table 2. Species richness (total and endemics), plus rate of endemism, in the various orders of the division Bryophyta.

| | <i>Taxa</i> | Total | End | %End |
|---------------|-------------------------|------------|----------|--------------|
| Divisão | Bryophyta | | | |
| Classe | Anthocerotopsida | 5 | | 0.00% |
| Ordem | Anthocerotales | 5 | | 0.00% |
| Classe | Marchantiopsida | 151 | 3 | 1.99% |
| Ordem | Fossombroniales | 6 | | 0.00% |
| | Jungermanniales | 83 | 2 | 2.41% |
| | Lepicoleales | 1 | | 0.00% |
| | Marchantiales | 12 | | 0.00% |
| | Metzgeriales | 8 | | 0.00% |
| | Porellales | 24 | 1 | 4.17% |
| | Radulales | 6 | | 0.00% |
| | Ricciales | 10 | | 0.00% |
| | Sphaerocarpales | 1 | | 0.00% |
| Classe | Bryopsida | 282 | 6 | 2.13% |
| Ordem | Andreaceales | 1 | | 0.00% |
| | Archidiales | 1 | | 0.00% |
| | Bryales | 46 | 1 | 2.17% |
| | Dicranales | 51 | 2 | 3.92% |
| | Diphysciales | 1 | | 0.00% |
| | Funariales | 6 | | 0.00% |
| | Grimmiales | 17 | | 0.00% |
| | Hookeriales | 5 | | 0.00% |
| | Hypnales | 77 | 2 | 2.60% |
| | Orthotrichales | 6 | | 0.00% |
| | Polytrichales | 11 | | 0.00% |
| | Pottiales | 46 | | 0.00% |
| | Seligeriales | 1 | | 0.00% |
| | Sphagnales | 13 | 1 | 7.69% |
| TOTAL | | 438 | 9 | 2.05% |

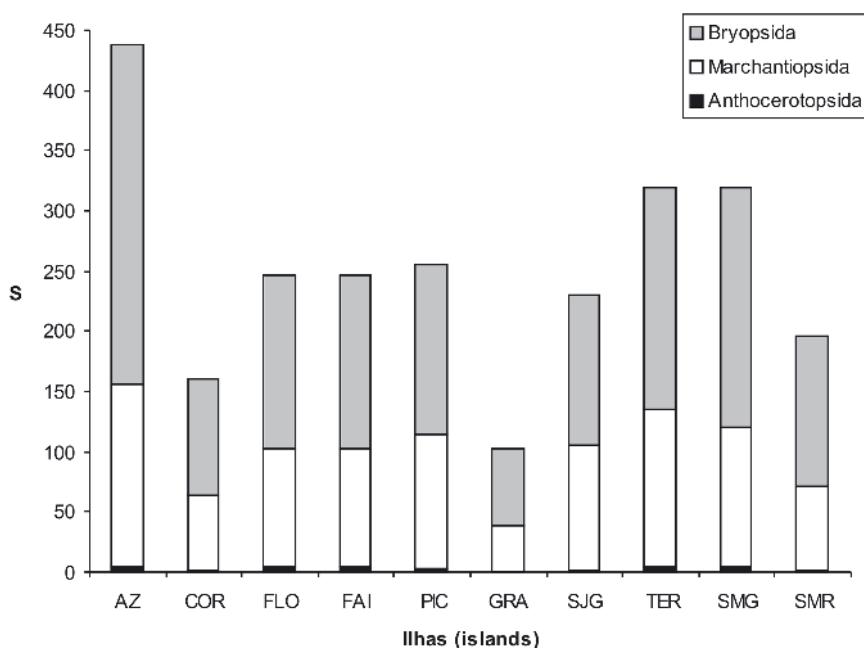


Figura 3. Número de espécies (S) das três ordens da divisão Bryophyta nos Açores (AZ), e em cada uma das nove ilhas.

Figure 3. Number of species (S) of the three orders of the division Bryophyta in the Azores (AZ), and in each of its nine islands.

and 73% respectively are found in S. Miguel and Terceira, which implies that these islands have been better studied, than others, of similar size, for instance Pico which accounts for only 58% of the Azorean known species.

The number of endemic bryophyte species is only 2%, the lowest proportion of endemism achieved by any group considered in this chapter. This is probably related with the high dispersal ability of the bryophytes.

Recent world and European revisions of genera have also helped to establish the taxonomic status of Azorean bryophytes. Some species, which were considered Azorean endemic, have recently been shown, by molecular data, to belong to other, more common species, for example *Herbertus azoricus* is now considered a synonym of *H. sendtenerii* (Feldberg *et al.* 2004) and similar studies are being performed at the moment to other species, such as *Leptoscyphus azoricus* (René Schumacker personal comment).

Likewise, the status of Macaronesian endemic species is also under inspection and for instance *Thamnobryum maderense* is now considered a

apresentam menos registos. A maioria das espécies conhecidas de briófitos, 75% e 73% são conhecidas respectivamente das ilhas de S. Miguel e Terceira, o que mostra como estas ilhas foram melhor amostradas do que outras, de tamanho semelhante, por exemplo a ilha do Pico, que regista apenas 58% das espécies de briófitos conhecidas dos Açores.

O número de espécies de briófitos endémicos é apenas 2%, a mais baixa proporção de endemismo observada nos grupos considerados neste capítulo. Este facto reflecte a grande capacidade de dispersão dos briófitos em relação aos outros grupos. As revisões taxonómicas recentes, incluindo dados de genética molecular, efectuadas ao nível da Europa e do mundo, também ajudaram a estabelecer o estatuto taxonómico dos briófitos dos Açores. Demonstrou-se recentemente que algumas espécies, anteriormente consideradas endémicas dos Açores, são populações de outras espécies com distribuições mais vastas. Por exemplo *Herbertus azoricus* é presentemente considerado um sinónimo de *H. sendtenerii* (Feldberg *et al.* 2004) e estudos semelhantes estão a ser conduzidos para outras espécies, nomeadamente *Leptoscyphus azoricus* (René

Schumacker comentário pessoal). Do mesmo modo, o estatuto de espécies endémicas da Macaronésia está a ser examinado e por exemplo a espécie *Thamnobryum maderense*, é presentemente considerada uma variedade de *T. alopecurum* (Stech *et al.* 2001). No entanto, o estatuto endémico do género *Echinodium*, uma disjunção da Nova Zelândia e Macaronésia, foi confirmado no estudo mundial de Churchill (1986). Nos Açores encontram-se duas espécies deste género: *Echinodium prolixum*, uma espécie Macaronésica, típica de floresta e *Echinodium renauldii*, uma espécie endémica dos Açores, presentemente considerada um dos briófitos mais ameaçados do mundo (Hallingbäck 2001). Infelizmente, esta espécie de média-baixa altitude não tem populações conhecidas em nenhuma das áreas protegidas dos Açores. De facto, o European Committee for the Conservation of Bryophytes (ECCB 1995) definiu 60 Áreas de Interesse Especial para Briófitos na Europa e Macaronésia, e destas, seis, encontram-se nos Açores. Para além da importância destas áreas para a conservação da natureza global, existem 27 espécies de briófitos considerados sob algum grau de ameaça na Europa e no Mundo que apresentam populações mais estáveis nos Açores (Gabriel & Sérgio 1995).

É importante preservar a diversidade dos briófitos dos Açores, uma vez que: i) incluem *taxa* endémicos e raros, cuja responsabilidade de preservação é da região e do país; ii) se apresentam ainda em comunidades complexas e exuberantes em diferentes habitats e substratos; e iii) ajudam a garantir a integridade dos ecossistemas, actuando por exemplo na retenção de água, intercepção de sais minerais, facilitação da colonização de outras espécies e decomposição de matéria orgânica. Finalmente, a alteração dos seus padrões de distribuição deve ser cuidadosamente monitorizada, uma vez que a dependência dos briófitos de água e nutrientes atmosféricos (não possuem raízes) os torna muito mais sensíveis a alterações ambientais do que outros grupos biológicos.

variety of *T. alopecurum* (Stech *et al.* 2001). Interestingly enough, the genus *Echinodium*, a disjunction from New Zealand and Macaronesia was confirmed as endemic in a world study performed by Churchill (1986). Two species are found in the Azores: *Echinodium prolixum*, a Macaronesian species and *Echinodium renauldii*, an Azorean endemic, and considered as one of the most threatened bryophytes in the world (Hallingbäck 2001).

Unfortunately, this medium-lower altitude species is not present in any of the regional protected areas in the Azores. Actually, the European Committee for the Conservation of Bryophytes (ECCB 1995) defined 60 Areas of Special Interest for bryophytes in Europe and Macaronesia, and six of them are in the Azores. Besides, 27 bryophyte species, which are considered under threat in Europe or the World, have generally more stable populations in the Azores (Gabriel & Sérgio 1995).

It is important to preserve the diversity of the Azorean bryophyte species since: i) they include rare and endemic *taxa*, which are the responsibility of the region and country to protect; ii) they are found in complex and luxuriant communities, in different habitats and substrata; and iii) they help to guarantee the integrity of the ecosystems, by performing important roles such as water and nutrient interception, facilitation of colonization and decomposition of organic matter. Finally, alterations to their distribution patterns should be carefully monitored, because due to their reliance on atmospheric nutrient sources (they have no roots) these plants are much more sensitive to environmental changes than other biological groups.

1.2. The vascular plants (Pteridophyta and Spermatophyta)

When compared with Madeira and Canary Islands, the vascular plants (Pteridophyta and Spermatophyta) of the Azores (Table 3) are characterized by a relatively reduced number of native and endemic species. With a total of 947 *taxa* (7.2% of endemism), the list presented in Chapter 4.2 includes 71 pteridophytes (9.9% of endemism), 5 gymnosperms (20% of endemism), 643 dicotyledons (6.8% of endemism) and 228 monocotyledons (7% of endemism). There are also some endemic Macaronesian *taxa*, namely 5 pteridophytes, 3 dicotyledons and 4 monocotyledons.

The current number of species will probably change in near future since there is an additional list of 170 doubtful *taxa* (see Appendix 1).

This large number of doubtful species is a consequence of: i) unconvincing taxonomic status; ii) few consistent records are available and consequently the inclusion in the Azorean Flora was never confirmed.

The relative importance of human introduced *taxa* is high in most plant groups. In fact, the percentage of introduced species is one of the highest at world level, even considering only oceanic islands (Silva & Smith 2004).

The number of *taxa* per island varies between 335 for Corvo and 706 for São Miguel, but five islands have more than 500 species (Table 4; Fig. 4). In the pteridophytes, the number of native species is higher than the number of introduced species in all islands. The same does not apply for the monocotyledons and dicotyledons, where the introduced *taxa* are dominant in all islands (Table 4; Fig. 4).

Concerning the percentage of endemism, it is higher in Corvo, equal or superior to 10% in the islands of Flores, Pico and São Jorge, inferior to 10% in the islands of Faial, Terceira, São Miguel and Santa Maria and is very low in Graciosa (Table 4).

A total of 21 families of pteridophyta, 4 of gymnosperms, 86 of dicotyledons and 20 of

1.2. As plantas vasculares (Pteridophyta e Spermatophyta)

As plantas vasculares (Pteridophyta e Spermatophyta) do arquipélago dos Açores (Quadro 3) caracterizam-se por um número relativamente reduzido de espécies nativas e endémicas, quando comparadas com a situação na Madeira e nas Canárias. Com um total de 947 *taxa* (7.2% de endemismos), a presente lista (ver Cap. 4.2) inclui 71 pteridófitos (9.9% de endemismos), 5 gimnospérmicas (20% de endemismos), 643 dicotiledóneas (6.8% de endemismos) e 228 monocotiledóneas (7% de endemismos). Existem também alguns *taxa* endémicos da Macaronésia, nomeadamente 5 pteridófitos, 3 dicotiledóneas e 4 monocotiledóneas.

Esta lista poderá aumentar no futuro, uma vez que existem ainda cerca de 170 *taxa*, apresentados em apêndice (ver Apêndice 1), por dois motivos: i) a sua situação em termos taxonómicos não é totalmente clara; ii) a sua inclusão na flora dos Açores não foi confirmada, uma vez que se trata de espécies muito casuais, observadas pontualmente.

Nos vários grupos, a importância dos *taxa* introduzidos pela acção humana, e que agora fazem parte da flora, é importante. De facto, a percentagem de *taxa* introduzidos nos Açores situa-se entre as mais elevadas a nível mundial, mesmo considerando outros sistemas insulares (Silva & Smith 2004).

O número de *taxa* por ilha oscila entre 335 para a ilha do Corvo e 706 para a ilha de São Miguel, existindo mais 5 ilhas com um número de *taxa* superior a 500 (Quadro 4; Fig. 4). O número de pteridófitos nativos é superior ao de introduzidos, em todas as ilhas dos Açores. O mesmo não se verifica para as monocotiledóneas e as dicotiledóneas, onde dominam, em todas as ilhas, as espécies introduzidas (Quadro 4; Fig. 4).

No que se refere à percentagem de endemismos, é máxima na ilha do Corvo (12.2%), é igual ou superior a 10% nas ilhas das Flores, Pico, e São Jorge, é inferior a 10% nas ilhas do Faial, Terceira, São Miguel e Santa Maria e é mínima na Graciosa (4.9%) (Quadro 4).

Quadro 3. Riqueza de espécies (total e endémicas) e percentagem de endemismo, observadas nas várias ordens das divisões Pteridophyta e Spermatophyta.

Table 3. Species richness (total and endemics) and rate of endemism in the various orders of the divisions Pteridophyta and Spermatophyta.

| | <i>Taxa</i> | Total | End | %End |
|-------------------|------------------------|------------|-----------|---------------|
| Divisão | Pteridophyta | 71 | 7 | 9.86% |
| Subdivisão | Lycophtina | | | |
| Classe | Lycopodiopsida | | | |
| Ordem | Isoetales | 1 | 1 | 100.00% |
| | Lycopodiales | 5 | | 0.00% |
| | Selaginellales | 1 | | 0.00% |
| Subdivisão | Sphenophytina | | | |
| Classe | Equisetopsida | | | |
| Ordem | Equisetales | 3 | | 0.00% |
| Subdivisão | Filicophytina | | | |
| Classe | Filicopsida | | | |
| Ordem | Filicales | 55 | 5 | 9.09% |
| | Marsileales | 1 | 1 | 100.00% |
| | Oleandrales | 2 | | 0.00% |
| | Ophioglossales | 3 | | 0.00% |
| Divisão | Spermatophyta | 876 | 61 | 6.96% |
| Subdivisão | Coniferophytina | 5 | 1 | 20.00% |
| Classe | Pinopsida | | | |
| Ordem | Pinales | 4 | 1 | 25.00% |
| | Taxales | 1 | | 0.00% |
| Subdivisão | Magnoliophytina | 871 | 60 | 6.89% |
| Classe | Magnoliopsida | 643 | 44 | 6.84% |
| Ordem | Araliales | 27 | 8 | 29.63% |
| | Asterales | 95 | 6 | 6.32% |
| | Boraginales | 14 | 2 | 14.29% |
| | Campanulales | 5 | 1 | 20.00% |
| | Capparales | 36 | 1 | 2.78% |
| | Caryophyllales | 57 | 3 | 5.26% |
| | Cornales | 2 | 1 | 50.00% |
| | Cucurbitales | 1 | | 0.00% |
| | Dipsacales | 10 | 2 | 20.00% |
| | Ericales | 6 | 4 | 66.67% |
| | Euphorbiales | 16 | 2 | 12.50% |
| | Fabales | 68 | 2 | 2.94% |
| | Fagales | 4 | | 0.00% |
| | Gentianales | 20 | | 0.00% |
| | Geraniales | 16 | | 0.00% |
| | Haloragales | 2 | | 0.00% |
| | Lamiales | 30 | | 0.00% |
| | Laurales | 4 | | 0.00% |

Quadro 3. (Table 3) (cont.)

| | <i>Taxa</i> | Total | End | %End |
|--------|-----------------------|------------|-----------|--------------|
| Classe | Magnoliopsida (Cont.) | | | |
| | Malvales | 9 | | 0.00% |
| | Myrales | 2 | | 0.00% |
| | Myrtales | 23 | | 0.00% |
| | Nymphaeales | 2 | | 0.00% |
| | Oleales | 4 | 1 | 25.00% |
| | Papaverales | 11 | | 0.00% |
| | Pittosporales | 2 | | 0.00% |
| | Plumbaginales | 3 | 1 | 33.33% |
| | Polygalales | 2 | | 0.00% |
| | Polygonales | 23 | 1 | 4.35% |
| | Primulales | 7 | 1 | 14.29% |
| | Ranunculales | 10 | | 0.00% |
| | Rhamnales | 2 | 1 | 50.00% |
| | Rosales | 15 | 2 | 13.33% |
| | Rutales | 2 | | 0.00% |
| | Salicales | 2 | | 0.00% |
| | Santalales | 1 | 1 | 100.00% |
| | Sapindales | 1 | | 0.00% |
| | Saxifragales | 10 | | 0.00% |
| | Scrophulariales | 47 | 3 | 6.38% |
| | Solanales | 24 | | 0.00% |
| | Theales | 11 | 1 | 9.09% |
| | Thymelaeales | 2 | | 0.00% |
| | Tropaeolales | 1 | | 0.00% |
| | Urticales | 8 | | 0.00% |
| | Violales | 6 | | 0.00% |
| Classe | Liliopsida | 228 | 16 | 7.02% |
| Ordem | Alismatales | 3 | | 0.00% |
| | Arales | 6 | | 0.00% |
| | Asparagales | 8 | | 0.00% |
| | Commelinaceas | 1 | | 0.00% |
| | Cyperales | 35 | 3 | 8.57% |
| | Dioscoreales | 1 | | 0.00% |
| | Hydrocharitales | 1 | | 0.00% |
| | Juncales | 15 | 1 | 6.67% |
| | Liliales | 21 | | 0.00% |
| | Najadales | 5 | | 0.00% |
| | Orchidales | 4 | 2 | 50.00% |
| | Poales | 122 | 10 | 8.20% |
| | Typhales | 1 | | 0.00% |
| | Zingiberales | 5 | | 0.00% |
| | TOTAL | 947 | 68 | 7.18% |

Quadro 4. Riqueza específica por ilha, em valor absoluto e em percentagem, para cada um dos seguintes grupos:

Pt – pteridófitos; Gy – gimnospérmicas; Di – dicotiledóneas; e Mo – monocotiledóneas. Plantas endémicas dos Açores (End), endémicas da Macaronésia (Mac), nativas (n), introduzidas (i) e de origem duvidosa (d).

Quadro 4. Species richness per island, in absolute values and in percentage, for each of the following groups of plants:

Pt – pteridophytes; Gy – gymnosperms; Di – dicotyledons; and Mo – monocotyledons. Azorean endemics (End), Macaronesian endemics (Mac), natives (n), introduced (i), doubtful status (d).

| Ilha | Grupo | End | Mac | n | i | d | Total | End | Mac | n | i | d | Total |
|------|--------------|-----------|-----------|------------|------------|-----------|------------|-------------|------------|-------------|-------------|------------|--------------|
| COR | Pt | 4 | 3 | 24 | 4 | 0 | 35 | 1.2 | 0.9 | 7.2 | 1.2 | 0.0 | 10.4 |
| | Gy | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.6 |
| | Di | 27 | 2 | 36 | 139 | 13 | 217 | 8.1 | 0.6 | 10.7 | 41.5 | 3.9 | 64.8 |
| | Mo | 9 | 2 | 15 | 48 | 7 | 81 | 2.7 | 0.6 | 4.5 | 14.3 | 2.1 | 24.2 |
| | Total | 41 | 7 | 75 | 192 | 20 | 335 | 12.2 | 2.1 | 22.4 | 57.3 | 6.0 | 100.0 |
| FLO | Pt | 6 | 4 | 32 | 8 | 0 | 50 | 1.1 | 0.8 | 6.1 | 1.5 | 0.0 | 9.6 |
| | Gy | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.4 |
| | Di | 33 | 2 | 48 | 250 | 17 | 350 | 6.3 | 0.4 | 9.2 | 47.8 | 3.3 | 66.9 |
| | Mo | 15 | 3 | 21 | 72 | 10 | 121 | 2.9 | 0.6 | 4.0 | 13.8 | 1.9 | 23.1 |
| | Total | 55 | 9 | 101 | 331 | 27 | 523 | 10.5 | 1.7 | 19.3 | 63.3 | 5.2 | 100.0 |
| FAI | Pt | 5 | 4 | 31 | 15 | 0 | 55 | 0.7 | 0.6 | 4.5 | 2.2 | 0.0 | 8.0 |
| | Gy | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 3 | 0.1 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.4 |
| | Di | 34 | 2 | 49 | 364 | 22 | 471 | 5.0 | 0.3 | 7.1 | 53.1 | 3.2 | 68.7 |
| | Mo | 13 | 4 | 23 | 107 | 10 | 157 | 1.9 | 0.6 | 3.4 | 15.6 | 1.5 | 22.9 |
| | Total | 53 | 10 | 103 | 488 | 32 | 686 | 7.7 | 1.5 | 15.0 | 71.1 | 4.7 | 100.0 |
| PIC | Pt | 5 | 4 | 33 | 11 | 1 | 54 | 0.9 | 0.7 | 5.7 | 1.9 | 0.2 | 9.3 |
| | Gy | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 3 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.5 |
| | Di | 38 | 2 | 54 | 288 | 21 | 403 | 6.6 | 0.3 | 9.3 | 49.7 | 3.6 | 69.5 |
| | Mo | 14 | 4 | 22 | 69 | 11 | 120 | 2.4 | 0.7 | 3.8 | 11.9 | 1.9 | 20.7 |
| | Total | 58 | 10 | 109 | 370 | 33 | 580 | 10.0 | 1.7 | 18.8 | 63.8 | 5.7 | 100.0 |
| GRA | Pt | 3 | 0 | 15 | 10 | 0 | 28 | 0.7 | 0.0 | 3.5 | 2.3 | 0.0 | 6.5 |
| | Gy | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 0.5 |
| | Di | 12 | 2 | 32 | 236 | 13 | 295 | 2.8 | 0.5 | 7.4 | 54.8 | 3.0 | 68.4 |
| | Mo | 6 | 3 | 17 | 68 | 12 | 106 | 1.4 | 0.7 | 3.9 | 15.8 | 2.8 | 24.6 |
| | Total | 21 | 5 | 64 | 316 | 25 | 431 | 4.9 | 1.2 | 14.8 | 73.3 | 5.8 | 100.0 |
| SJG | Pt | 4 | 4 | 27 | 7 | 0 | 42 | 0.8 | 0.8 | 5.4 | 1.4 | 0.0 | 8.4 |
| | Gy | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.4 |
| | Di | 36 | 3 | 43 | 241 | 20 | 343 | 7.2 | 0.6 | 8.6 | 48.4 | 4.0 | 68.9 |
| | Mo | 13 | 4 | 21 | 61 | 12 | 111 | 2.6 | 0.8 | 4.2 | 12.2 | 2.4 | 22.3 |
| | Total | 54 | 11 | 91 | 310 | 32 | 498 | 10.8 | 2.2 | 18.3 | 62.2 | 6.4 | 100.0 |
| TER | Pt | 6 | 4 | 31 | 12 | 0 | 53 | 0.9 | 0.6 | 4.8 | 1.9 | 0.0 | 8.2 |
| | Gy | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.3 |
| | Di | 31 | 3 | 53 | 333 | 21 | 441 | 4.8 | 0.5 | 8.2 | 51.5 | 3.3 | 68.3 |
| | Mo | 14 | 4 | 25 | 89 | 18 | 150 | 2.2 | 0.6 | 3.9 | 13.8 | 2.8 | 23.2 |
| | Total | 52 | 11 | 109 | 435 | 39 | 646 | 8.0 | 1.7 | 16.9 | 67.3 | 6.0 | 100.0 |
| SMG | Pt | 4 | 4 | 30 | 21 | 0 | 59 | 0.6 | 0.6 | 4.2 | 3.0 | 0.0 | 8.4 |
| | Gy | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 3 | 0.1 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.4 |
| | Di | 36 | 2 | 55 | 360 | 23 | 476 | 5.1 | 0.3 | 7.8 | 51.0 | 3.3 | 67.4 |
| | Mo | 13 | 4 | 26 | 107 | 18 | 168 | 1.8 | 0.6 | 3.7 | 15.2 | 2.5 | 23.8 |
| | Total | 54 | 10 | 111 | 490 | 41 | 706 | 7.6 | 1.4 | 15.7 | 69.4 | 5.8 | 100.0 |
| SMR | Pt | 3 | 0 | 25 | 12 | 0 | 40 | 0.5 | 0.0 | 4.2 | 2.0 | 0.0 | 6.7 |
| | Gy | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 3 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.5 |
| | Di | 24 | 2 | 47 | 319 | 20 | 412 | 4.0 | 0.3 | 7.9 | 53.4 | 3.4 | 69.0 |
| | Mo | 7 | 3 | 24 | 93 | 15 | 142 | 1.2 | 0.5 | 4.0 | 15.6 | 2.5 | 23.8 |
| | Total | 35 | 5 | 96 | 426 | 35 | 597 | 5.9 | 0.8 | 16.1 | 71.4 | 5.9 | 100.0 |

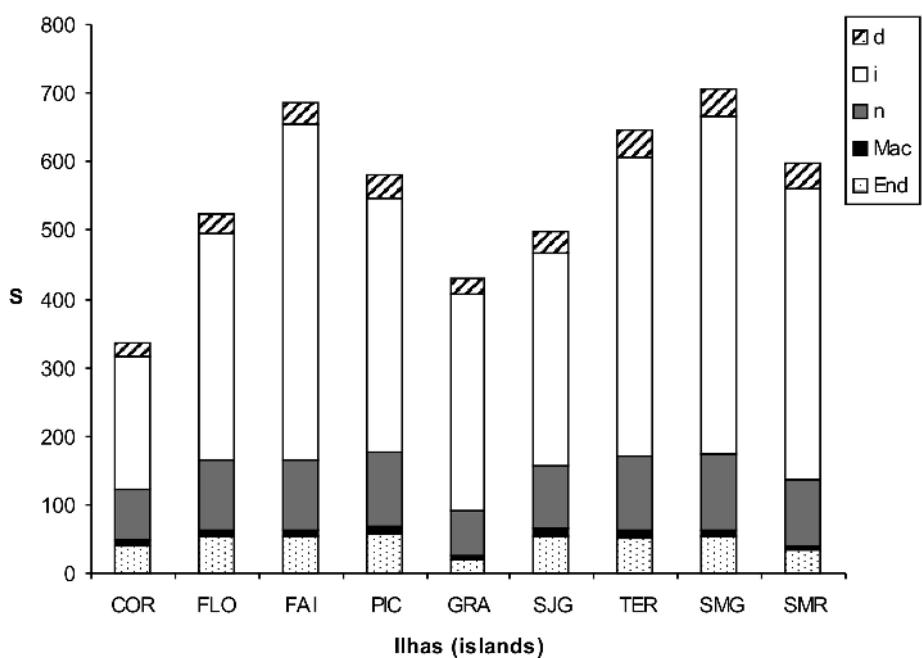


Figura 4. Número de espécies (S) de plantas vasculares endémicas dos Açores (End), endémicas da Macaronésia (Mac), nativas dos Açores (n), introduzidas (i) e de estatuto duvidoso em cada uma das nove ilhas (ver igualmente Quadro 4).

Figure 4. Number of species (S) of vascular plants endemic from the Azores (End), endemic from the Macaronesia (Mac), native from the Azores (n), introduced (i) and of doubtful status (d) in each of its nine islands (see also Table 4).

monocotyledons were counted, which represents respectively an average number of 3, 1, 7 and 11 *taxa* per family. In pteridophytes only six families have endemic *taxa*.

In gymnosperms there is only one family with 1 endemic species. In dicotyledons, the number of endemic species per family could reach 7, being in general less, a total of 23 families having endemic *taxa*.

In monocotyledons, the families Cyperaceae and Poaceae have most endemic species, which occur also in more four families.

Foram contabilizadas 21 famílias de pteridófitos, 4 de gimnospérmicas, 86 de dicotiledóneas e 20 de monocotiledóneas, o que representa, um número médio de *taxa* por família de 3, 1, 7 e 11, respectivamente. Ao nível dos pteridófitos, cada família apresenta zero, um ou, mais raramente, dois *taxa* endémicos, verificando-se que apenas 6 famílias incluem *taxa* endémicos dos Açores. Nas gimnospérmicas regista-se apenas uma família com um *taxon* endémico. No que se refere às dicotiledóneas, o número de endemismos por família pode chegar a sete, sendo, em geral menor, verificando-se que 23 famílias incluem endemismos.

Nas monocotiledóneas, as famílias Cyperaceae e Poaceae concentram a maioria dos endemismos, os quais estão presentes em apenas 4 famílias.

1.3. Malacofauna (Mollusca)

Os Moluscos terrestres são geralmente uma componente importante da fauna de invertebrados dos habitats nativos das ilhas. Com um total de 111 espécies, os moluscos são dominados pela Ordem Stylommatophora (Gastropoda) que, *per se*, totalizam 93 espécies (ver Quadro 5).

Nos Açores, a origem dos moluscos (terrestres e dulçaquícolas) é claramente Paleártica, embora alguns *taxa* terrestres suscitem questões biogeográficas estimulantes. Tal será o caso de endemismos como *Leptaxis* e o complexo *Napaeus*, os quais não têm uma distribuição uniforme nos arquipélagos da Macaronésia, sendo considerada enigmática, uma vez que o primeiro está ausente nas Canárias, enquanto o segundo está presente neste arquipélago e nos Açores, mas ausente na Madeira (Martins 1989a, b). Por outro lado, nos Açores, contrariamente ao que acontece nos outros arquipélagos Macaronésicos, o género *Oxychilus* apresenta uma forte expressão endémica (13 espécies), podendo assim considerar-se este arquipélago como um centro de radiação evolutiva daquele grupo Paleártico.

À exceção do Corvo, as restantes ilhas apresentam uma riqueza específica superior a 40, e nos *taxa* endémicos, igual ou superior a dez. Saliente-se que São Miguel apresenta a malacofauna mais diversificada, com 76 espécies, 22% das quais endémicas dos Açores (Fig. 5).

Em seis das nove ilhas açorianas, os endemismos representam mais de 25% da malacofauna, destacando-se São Jorge, com 33,3%. Nas restantes ilhas, a taxa de endemismo situa-se entre 17% e 24% (Fig. 6).

Apenas quatro ilhas possuem endemismos exclusivos, destacando-se Santa Maria, com cerca de 70% (Fig. 7). São Miguel e Terceira apresentam endemismos de ilha acima dos 20% e Faial, abaixo de 10% (Fig. 7). Estes valores são explicados, no caso de Santa Maria, especialmente pela idade geológica mais antiga da ilha (cerca de 8 Ma) (ver Borges & Brown 1999). As ilhas que neste estudo não apresentam espécies endémicas exclusivas poderão ter sido sujeitas a um esforço de amostragem

1.3. Malacofauna (Mollusca)

Terrestrial molluscs are usually an important component of the invertebrate fauna in the native habitats of islands. With a total of 111 species the molluscs are dominated by the order Stylommatophora (Gastropoda) with 93 species (see Table 5).

The origin of the terrestrial and freshwater molluscs of the Azores is clearly Palaearctic, although some terrestrial *taxa* raise stimulating biogeographic questions. In the case of endemic genera like *Leptaxis* and *Napaeus* in the Macaronesian archipelagos one notices a puzzling, enigmatic distribution.

Both genera are found in the Azores, but the former is absent from the Canaries, and the latter cannot be found in Madeira (Martins 1989a, b). In contrast to its distribution in the remaining Macaronesian archipelagos the genus *Oxychilus* shows a strong endemic expression (13 species) in the Azores, thus providing the archipelago with an evolutive radiation center of that Palaearctic group.

With the exception of Corvo the other Azorean islands show species richness above 40 species and endemism richness equal or above ten. It is worth noting that São Miguel has the most diversified malacofauna with 76 species, of which 22% are endemic to the Azores (Fig. 5).

In six of the nine islands the endemism represents over 25% of their malacofauna, in São Jorge it even reaches 33,3%. In the remaining islands the rate of endemism remains between 17% and 24% (Fig. 6).

Only four islands have exclusive endemic species; Santa Maria tops them all with about 70% (Fig. 7). In São Miguel and Terceira over 20% of the endemics are exclusive to the island, whereas in Faial less than 10% are exclusive (Fig. 7). In the case of Santa Maria the explanation for these values lies in the fact that it is the oldest island geologically (about 8 My) (see also Borges & Brown 1999). The absence of exclusive endemics in some islands could be explained by undersampling or the fact that the description of new

Quadro 5. Riqueza de espécies (total e endémicas) e percentagem de endemismo para as várias ordens do Phylum Mollusca.
 Table 5. Species richness (total and endemics) and the rate of endemism in the various orders of the Phylum Mollusca.

| | <i>Taxa</i> | Total | End | %End |
|---------------|---------------------|------------|-----------|---------------|
| Phylum | Mollusca | | | |
| Classe | Bivalvia | 1 | 0 | 0.00% |
| Ordem | Eulamellibranchiata | 1 | | 0.00% |
| Classe | Gastropoda | 110 | 49 | 44.55% |
| Ordem | Archaeogastropoda | 1 | | 0.00% |
| | Caenogastropoda | 4 | 1 | 25.00% |
| | Arcuheopulmonata | 8 | 1 | 12.50% |
| | Basommatophora | 4 | | 0.00% |
| | Stylommatophora | 93 | 47 | 50.54% |
| | TOTAL | 111 | 49 | 44.14% |

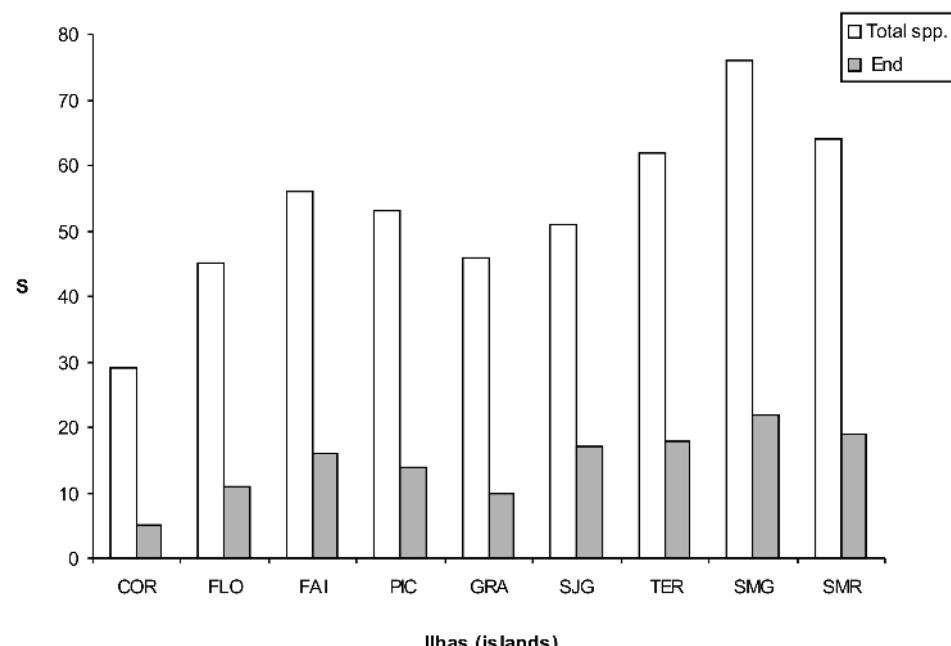


Figura 5. Riqueza específica total (S) por ilha e riqueza específica de endemismos por ilha nos Açores.
 Figure 5. Island total species richness (S) and island endemic species richness in the Azores.

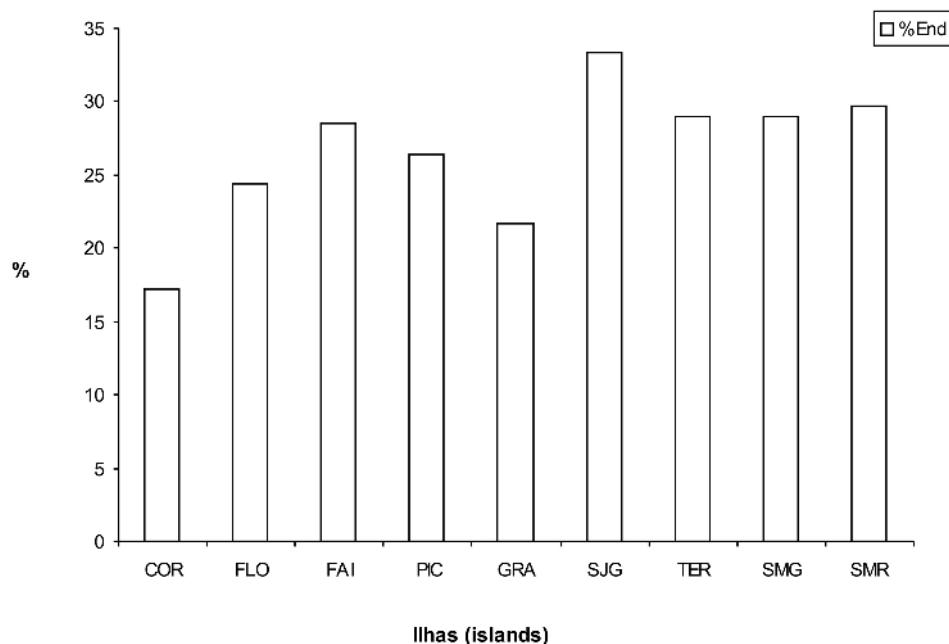


Figura 6. Frequência relativa (%) de espécies endémicas dos Açores, por ilha.
Figure 6. Relative frequency (%) of species endemic to the Azores, per island.

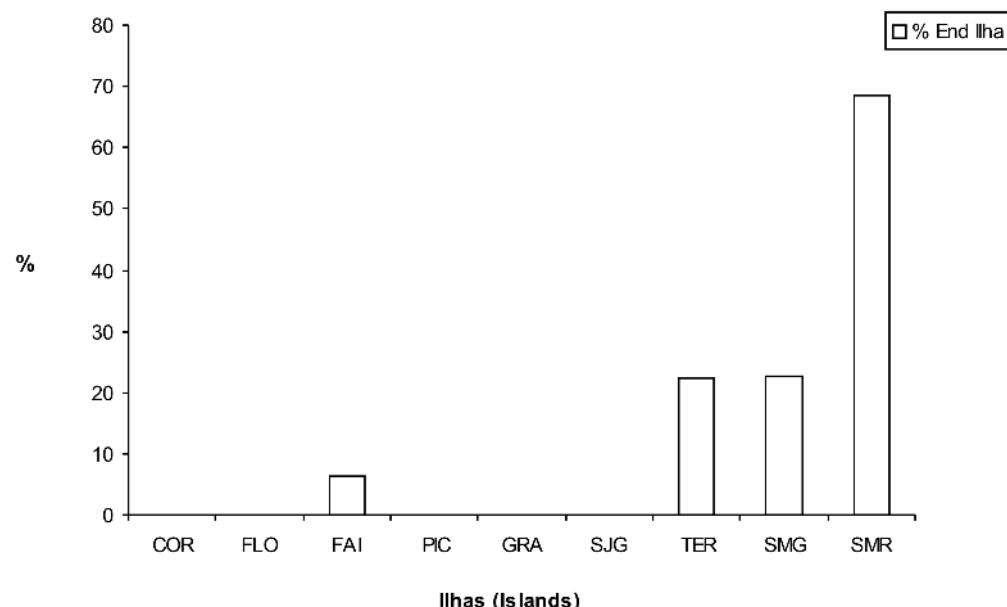


Figura 7. Percentagem (%) de espécies de moluscos endémicas exclusivas de cada ilha.
Figure 7. Percentage (%) of island endemism in the Azorean malacofauna.

species is still in progress. Due to its high percentage of endemism the Azorean malacofauna is not only a very important scientific heritage and a fascinating research object, but it also constitutes an invaluable indicator of conservation strategies, and its thorough study should be considered a priority.

1.4. The arthropods (Arthropoda)

The most diverse of all terrestrial organisms are arthropods (crustacean, millipedes, centipedes, arachnids, insects), a fact that is also verified in the Azores, where we counted 2209 species and subspecies belonging to 1433 genera. Only five genera (*Aphis*, *Atheta*, *Cixius*, *Drosophila* and *Dysaphis*) have at least ten known species recorded for the archipelago, most of them being monospecific.

As observed in Table 6, Hexapoda (which includes the insects) are by far the most diverse of all arthropods with 1758 taxa, 196 of which are Azorean endemics.

The most diverse orders are: beetles (Coleoptera) with 528 species; flies (Diptera) with 393 species; bugs (Hemiptera) with 306 species; moths and butterflies (Lepidoptera) with 149 species; wasps, bees and ants (Hymenoptera) with 131 species; spiders (Araneae) with 121 species; and oribatid mites (Acari, Oribatida) with 113 species. In addition to containing a great low-level taxonomic diversity, arthropods also contain high higher-level diversity. In fact, about 407 families were counted belonging to 53 orders.

The proportion of the main groups of insects in the Azores was compared to findings in the Canaries and global estimates (Fig. 8). The richness proportion of beetles (Coleoptera) (total and endemic) in the Azores is similar to global estimates, but the same does not apply to Hymenoptera, which are poorly represented in the Azores, and to Diptera, which are relatively rich in species in the Azores.

The discrepancy observed concerning Hymenoptera could be explained by the fact that this is

inferior to the rest of the islands, or to species in the process of description.

Pela elevada percentagem de endemismos que comporta, a malacofauna dos Açores, para além de um inestimável património científico e interessante objecto de estudo, constitui um precioso indicador para estratégias de conservação, devendo o seu estudo aprofundado ser considerado prioritário.

1.4. Os artrópodes (Arthropoda)

Os artrópodes (crustáceos, milípedos, centopeias, aracnídeos, insectos) constituem o grupo de organismos terrestres mais diverso, facto que também se verifica nos Açores, região onde se contaram 2209 espécies e subespécies pertencentes a 1433 géneros. Apenas cinco géneros (*Aphis*, *Atheta*, *Cixius*, *Drosophila* e *Dysaphis*) possuem 10 ou mais espécies referenciadas para o arquipélago, sendo a maior parte dos géneros monoespecífico.

Como se pode observar pelo Quadro 6, os Hexapoda (que incluem os insectos) são de longe o grupo de artrópodes mais rico, com 1758 espécies e subespécies, das quais 196 são endemismos açorianos. Com efeito, os escaravelhos (Coleoptera) constituem o grupo de insectos mais diverso, com 528 espécies; seguem-se: as moscas e mosquitos (Diptera) com 393 espécies; os percevejos (Hemiptera) com 306 espécies; as borboletas (Lepidoptera) com 149 espécies; as formigas, vespas e abelhas (Hymenoptera) com 131 espécies; e os ácaros oribátidos (Acari, Oribatida) com 113 espécies. Além desta grande diversidade específica, os artrópodes possuem igualmente uma grande diversidade de taxa superiores, incluindo cerca de 407 famílias pertencentes a 53 ordens.

A proporção dos principais grupos de insectos nos Açores foi comparada com as mesmas estimativas para o planeta e para as Canárias (Fig. 8). A riqueza proporcional dos escaravelhos (Coleoptera) (espécies totais e endémicas) nos Açores é semelhante à do planeta, mas o mesmo padrão não se aplica aos Hymenoptera, que estão relativamente pouco representados nos Açores, e aos Díptera, apesar de serem relativamente mais diversos nos Açores. A discrepância observada nos Hymenoptera

Quadro 6. Riqueza de espécies (total e endémicas) e percentagem de endemismo nas várias ordens do *Phylum Arthropoda*.
 Table 6. Species richness (total and endemics) and rate of endemism in the several orders of the *Phylum Arthropoda*.

| | <i>Taxa</i> | Total | End | %End |
|------------------|---------------------|------------|-----------|---------------|
| Phylum | Arthropoda | | | |
| Subphylum | Chelicerata | 312 | 53 | 16.99% |
| Classe | Arachnida | | | |
| Subclasse | Dromopoda | | | |
| Ordem | Pseudoscorpiones | 8 | 3 | 37.50% |
| | Opiliones | 2 | | 0.00% |
| Subclasse | Micrura | | | |
| Ordem | Araneae | 121 | 23 | 19.01% |
| Subclasse | Acari | <u>181</u> | <u>27</u> | <u>14.92%</u> |
| Ordem | Astigmata | 16 | | 0.00% |
| | Oribatida | 113 | 27 | 23.89% |
| | Prostigmata | 17 | | 0.00% |
| | Ixodida | 11 | | 0.00% |
| | Mesostigmata | 24 | | 0.00% |
| Subphylum | Crustacea | 99 | 13 | 13.13% |
| Classe | Branchiopoda | | | |
| Ordem | Diplostraca | 9 | | 0.00% |
| | Cladocera | 2 | | 0.00% |
| Classe | Ostracoda | | | |
| Ordem | Podocopida | 14 | | 0.00% |
| Classe | Maxillopoda | | | |
| Ordem | Arguloidea | 1 | | 0.00% |
| | Calanoida | 3 | | 0.00% |
| | Harpacticoida | 5 | | 0.00% |
| | Cyclopoida | 11 | 2 | 18.18% |
| Classe | Malacostraca | | | |
| Ordem | Decapoda | 1 | | 0.00% |
| | Amphipoda | 14 | 4 | 28.57% |
| | Isopoda | 39 | 7 | 17.95% |
| Subphylum | Miriapoda | 40 | 5 | 12.50% |
| Classe | Sympyla | | | |
| Ordem | Sympyla | 3 | | 0.00% |
| Classe | Pauropoda | | | |
| Ordem | Tetramerocerata | 1 | | 0.00% |
| Classe | Diplopoda | | | |
| Ordem | Polydesmida | 9 | 1 | 11.11% |
| | Julida | 12 | 1 | 8.33% |
| | Chordeumatida | 1 | | 0.00% |
| Classe | Chilopoda | | | |
| Ordem | Scutigeromorpha | 1 | | 0.00% |
| | Lithobiomorpha | 6 | 3 | 50.00% |
| | Scolopendromorpha | 1 | | 0.00% |
| | Geophilomorpha | 6 | | 0.00% |

Quadro 6 (Table 6) (cont.)

| | <i>Taxa</i> | Total | End | %End |
|------------------|-------------------|-------------|------------|---------------|
| Subphylum | Hexapoda | 1758 | 196 | 11.15% |
| Classe | Collembola | | | |
| Ordem | Poduromorpha | 26 | 1 | 3.85% |
| | Entomobryomorpha | 44 | 2 | 4.55% |
| | Neelipleona | 3 | | 0.00% |
| | Symplypleona | 21 | | 0.00% |
| Classe | Diplura | | | |
| Ordem | Diplura | 3 | | 0.00% |
| Classe | Protura | | | |
| Ordem | Protura | 2 | | 0.00% |
| Classe | Insecta | | | |
| Ordem | Microcoryphia | 4 | 2 | 50.00% |
| | Zygentoma | 3 | | 0.00% |
| | Ephemeroptera | 1 | | 0.00% |
| | Odonata | 4 | | 0.00% |
| | Blattaria | 7 | | 0.00% |
| | Orthoptera | 15 | 1 | 6.67% |
| | Isoptera | 2 | | 0.00% |
| | Phasmatodea | 1 | | 0.00% |
| | Dermaptera | 5 | | 0.00% |
| | Psocoptera | 36 | 2 | 5.56% |
| | Thysanoptera | 47 | 1 | 2.13% |
| | Hemiptera | <u>306</u> | <u>18</u> | <u>5.88%</u> |
| Subordem | Cicadomorpha | 15 | 2 | 13.33% |
| Subordem | Fulgoromorpha | 20 | 12 | 60.00% |
| Subordem | Heteroptera | 75 | 3 | 4.00% |
| Subordem | Sternorrhyncha | 196 | 1 | 0.51% |
| Ordem | Planipennia | 7 | 1 | 14.29% |
| | Coleoptera | 528 | 66 | 12.50% |
| | Strepsiptera | 1 | | 0.00% |
| | Trichoptera | 4 | 1 | 25.00% |
| | Lepidoptera | 149 | 38 | 25.50% |
| | Diptera | 393 | 52 | 13.23% |
| | Siphonaptera | 15 | | 0.00% |
| | Hymenoptera | 131 | 11 | 8.40% |
| TOTAL | | 2209 | 267 | 12.09% |

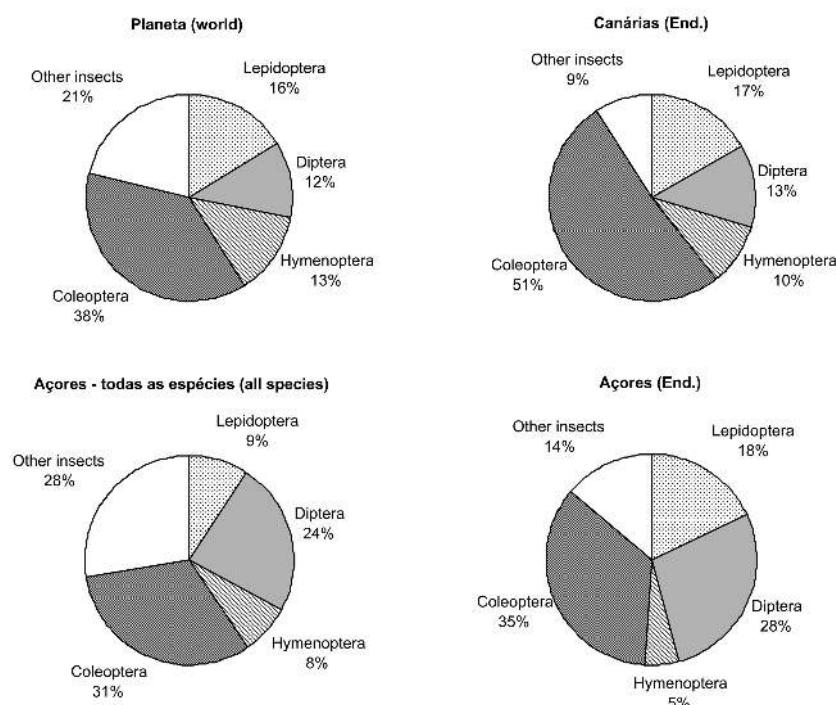


Figura 8. Proporção dos principais grupos de insectos no planeta, nas Canárias e nos Açores.
Figure 8. Proportion of the main groups of insects in the world, Canaries and in the Azores.

é explicada pelo facto de este ser um grupo taxonómico difícil e mal estudo no nosso arquipélago, o que se prova verificando os dados muito parciais da distribuição conhecida de cada espécie nas ilhas (ver Capítulo 4.4) e ainda pelo facto de muitas das espécies serem novidades recentes (Santos *et al.* 2005). No que diz respeito aos Diptera, a explicação poderá estar relacionada com as boas capacidades de dispersão deste grupo de organismos, fazendo com que a sua diversidade seja superior à esperada. A elevada diversidade relativa dos escaravelhos (Coleoptera) nas Canárias é impressionante, tanto mais pelo facto de uma grande proporção ser constituída por espécies e subespécies endémicas.

A distribuição das espécies por ilha é apresentada na Figura 9, em que se evidencia que as ilhas com mais população humana e eventualmente mais estudadas (S. Miguel, Terceira e Faial) são as mais ricas em artrópodes. Além do artefacto de amostragem, também são possíveis explicações biogeográficas (para outras hipóteses ver Borges & Brown 1999).

a poorly studied taxonomic group in the Azores as we see from the poor data on the distribution of its species in the nine Azorean islands (see Chapter 4.4) and the large number of new recent records (Santos *et al.* 2005).

With regard to Diptera, the explanation could be that this insect group is better adapted to long-distance dispersal, causing its diversity to be higher than expected in the Azores. The high diversity of beetles (Coleoptera) in the Canaries is impressive, even more so as most of the species are endemic.

The distribution of species in the islands is showed in Figure 9, from which it becomes obvious that the islands with the greatest human populations (S. Miguel, Terceira and Faial) are also those richest in arthropod species.

The bias in sampling explains in part this pattern, which could also have other biogeographical explanations (for further hypothesis see Borges & Brown 1999).

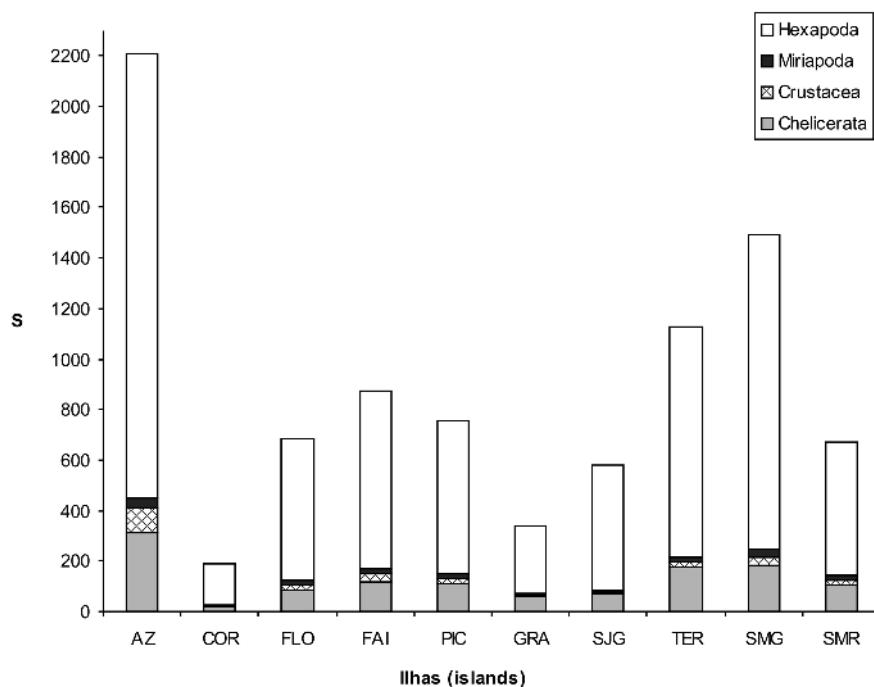


Figura 9. Riqueza específica (S) dos vários subfilos do *Phylum Arthropoda* nos Açores (AZ) e nas nove ilhas do arquipélago.
 Figure 9. Species richness (S) of the several Subphyla of *Phylum Arthropoda* in the Azores (AZ), and in the nine islands from the archipelago.

When information was available we classified the Azorean arthropods in three colonization types: endemic, native and introduced (see Chapter 4.4). The endemic species are those that occur only in the Azores, as a result of either speciation events (neo-endemics) or the extinction of the mainland populations (palaeo-endemics). The native species are those which arrived in the Azores due to long-distance dispersal; they are also known in other archipelagos and on continents. The last category is the introduced (alien, exotic) species, namely *taxa* that have colonized an area outside their normal range as a result of intentional or unintentional human activity. Only for some arthropod groups we were able to get a complete classification of species in those categories, *i.e.* Araneae, Diplopoda, Thysanoptera, Aphidoidea, Coleoptera and Lepidoptera. The number of species evaluated totalled 1004, which is about 45% of the known arthropod fauna, including arachnids, myriapods and insects;

Com base na informação disponível, os artrópodes dos Açores foram classificados em três tipos de estatutos de colonização (ver Capítulo 4.4). As espécies endémicas ocorrem apenas nos Açores em resultado de fenómenos evolutivos de especiação local (neo-endemismos) ou extinção das populações continentais (paleo-endemismos); espécies nativas são as que chegaram aos Açores pelos seus próprios meios, usando mecanismos de dispersão a longa distância, mas que são conhecidas de outros arquipélagos ou zonas continentais; espécies introduzidas, são aquelas que chegaram aos Açores como resultado das actividades humanas, muitas delas de ampla distribuição mundial. Somente para alguns grupos de artrópodes é que foi possível obter uma classificação exaustiva das espécies, conforme as categorias acima descritas: Araneae, Diplopoda, Thysanoptera, Aphidoidea, Coleoptera e Lepidoptera. O número de espécies avaliadas totalizou as 1004, o que corresponde a 45% da fauna conhecida de artrópodes, e inclui as aranhas, miríápodos e grupos de insetos,

pelo que deverá reflectir os padrões gerais de colonização dos artrópodes.

A análise das proporções das várias categorias de colonização nos vários grupos de artrópodes avaliados, mostra que uma grande proporção da fauna do arquipélago é constituída por fauna não indígena (Fig. 10). Infelizmente, este padrão segue aquele observado para as plantas vasculares, com cerca de 58% de espécies introduzidas. A diversidade de espécies introduzidas é particularmente elevada nas aranhas (Araneae), milípedos (Diplopoda) e afídeos (Aphidoidea), enquanto que a fauna indígena é dominante nas borboletas (Lepidoptera) e nos tripeiros (Thysanoptera). No caso dos escaravelhos (Coleoptera), 40% das espécies são indígenas (nativas ou endémicas), sendo um espelho do que se passa com o conjunto global das espécies avaliadas (Fig. 10).

Como foi observado por Borges *et al.* (2005a), as invasões por espécies de artrópodes constituem um problema actual e com impactos futuros na biodiversidade dos Açores, criando um padrão de uniformização da fauna. No entanto, embora pareça

this should suffice to reflect the overall picture of arthropod colonization patterns.

An analysis of the proportions of these colonization categories in these groups shows that a major proportion of the Azorean arthropod fauna is composed of non-indigenous fauna (Fig. 10). Regrettably, the observed pattern, 58% of the species are introduced, is consistent with that observed for vascular plants. The diversity of introduced species is particularly high in spiders (Araneae), millipedes (Diplopoda) and aphids (Aphidoidea), while among butterflies and moths (Lepidoptera) and trips (Thysanoptera) the indigenous fauna dominates. Beetles (Coleoptera) reveal 40% of indigenous species (natives and endemics), which shows a similar proportion as the overall arthropod assemblage (Fig. 10).

As showed by Borges *et al.* (2005a) invasions of alien arthropod species are an actual and future environmental threat in the Azores, creating a pattern of biotic homogenization that is of great contemporary concern. However, inconclusive evidence suggests that non-indigenous species are

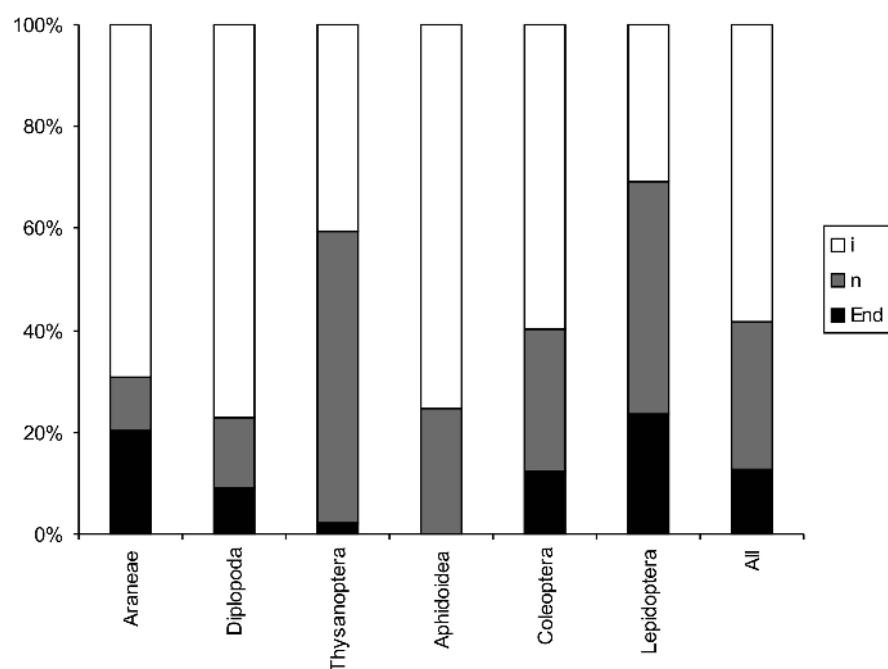


Figura 10. Contribuição relativa das espécies endémicas (End), nativas (n) e introduzidas (i) na fauna de artrópodes dos Açores.
Figure 10. Relative contribution of endemic (End), native (n) and introduced (i) species for the arthropod fauna of the Azores.

limited to those sites under anthropogenic influence located mainly on marginal places, but the rate of expansion of those species to high altitude core pristine sites has still to be tested (Borges *et al.* 2005a).

2. Patterns of species richness and distribution of endemic species

As is shown in Table 7, the total number of endemic species in the Azores for Bryophyta, Pteridophyta, Spermatophyta, Mollusca and Arthropoda is about 384. Including the subspecies the total number of individual *taxa* is 393 (Table 7). The animals *Phyla* are the most diverse in endemic *taxa*, comprising about 80% of the Azorean endemics (Fig. 11). However, the percentage of endemism within Mollusca (44%) is remarkable (Table 8).

When compared with the other nearest Macaronesian archipelagos (Madeira and Canaries), the Azorean fauna and flora is characterized by a lower percentage of endemism of only about 10% (Table 8). As stated before, the arthropods are the richest in endemic *taxa* (267).

The absolute rate at which the existing species inventory is growing in the Azores may be assessed by considering the rate at which new species are being described. The cumulative discovery curve for the endemic species of arthropods presented in Figure 12c illustrates the considerable time taken to acquire this knowledge,

que as espécies introduzidas se encontram limitadas aos habitats humanizados de baixa ou média altitude, continua por testar qual a taxa de invasão dessas espécies nos habitats nativos de altitude nos Açores (Borges *et al.* 2005a).

2. Padrões de riqueza e distribuição das espécies endémicas

Como se observa no Quadro 7, o número total de espécies endémicas dos Açores de Bryophyta, Pteridophyta, Spermatophyta, Mollusca e Arthropoda totaliza as 384. Se adicionarmos as subespécies, o número total de *taxa* individuais é de 393 (Quadro 7). Os filos animais são os que apresentam maior diversidade, com cerca de 80 % dos endemismos dos Açores (Fig. 11). No entanto, é de assinalar a elevada percentagem de endemismo nos caracóis e lesmas (Mollusca) terrestres dos Açores, com cerca de 44% de espécies endémicas (Quadro 8).

Quando se compara com os outros arquipélagos da Macaronésia mais próximos, a fauna e flora dos Açores é caracterizada por uma baixa percentagem de endemismo, apenas 10% (Quadro 8). Como já foi referido anteriormente, os artrópodes são o grupo mais rico com 267 *taxa* endémicos.

O padrão de inventariação no tempo das espécies endémicas poderá ser avaliado considerando a taxa com que as novas espécies são adicionadas no tempo. No caso dos artrópodes, a curva acumulada da descoberta e descrição de espécies endémicas (Fig. 12c) ilustra o tempo que foi necessário para

Quadro 7. Número de *taxa* endémicos da fauna e flora terrestres dos Açores.

Table 7. Number of endemic *taxa* in the terrestrial fauna and flora of the Azores.

| <i>Taxa</i> | Espécies (Species) | Subespécies (Subspecies) | Individual <i>Taxa</i> |
|------------------------------|-----------------------|-----------------------------|---------------------------|
| Arthropoda | 258 | 32 | 267 |
| Pteridophyta & Spermatophyta | 68 | 12 | 68 |
| Mollusca | 49 | 0 | 49 |
| Bryophyta | 9 | 0 | 9 |
| TOTAL | 384 | 44 | 393 |

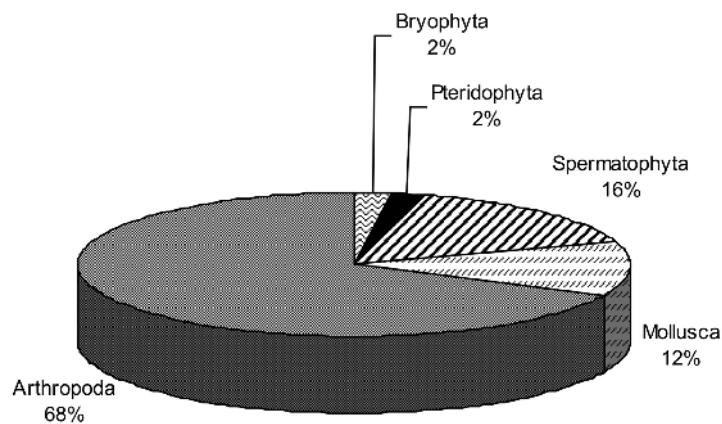


Figura 11. Proporção de *taxa* endémicos individuais (espécies ou subespécies) conhecidas dos vários filos terrestres dos Açores.

Figure 11. Proportion of known individual endemic *taxa* (species or subspecies) for the terrestrial *Phyla* of the Azores.

Quadro 8. Riqueza total de espécies (Stot), riqueza de espécies endémicas (Send) e percentagem de endemismo (% End) da fauna e flora terrestres dos Açores.

Table 8. Total species richness (Stot), endemic species richness (Send) and percentage of endemism (% End) in the terrestrial fauna and flora of the Azores.

| Taxa | Stot | Send | % End |
|------------------------------|-------------|------------|---------------|
| Plantas (Plants) | | | |
| Bryophyta | 438 | 9 | 2.05% |
| Pteridophyta & Spermatophyta | 947 | 68 | 7.18% |
| Animais (Animals) | | | |
| Mollusca | 111 | 49 | 44.14% |
| Arthropoda | 2209 | 267 | 12.00% |
| TOTAL | 3705 | 393 | 10.06% |

as measured by the number of published descriptions of endemic species. By 1950 only 41% of the listed species had been recorded; and in 1979 only 53% of the species had been described. To reach 90%, the descriptions published between 1990 and 1999 need to be included (Fig. 12c). There is a notorious rise in the number of new species described as endemics for the Azores since 1970. On average 14 new species of arthropods were described per decade, but in the past 4 decades the rate was much higher, with an average of 37 new species described per decade! This reflects in part the recent interest in the Azorean fauna by foreigner entomologists and to a greater extent the laborious work performed at the University of the Azores with regard to attracting collaborative work. The creation of the Arthropod collection, “Arruda Furtado” (Dep. Agriculture, Terceira), in keeping many type specimens of Azorean endemic arthropod species was also an important step towards the development of the Azorean entomological science. The crude growth rate (the number of new species described in relation to the number already described) varies greatly, but it was noticeably higher between 1860-1870, 1900-1910, 1940-1950 and 1990-2000 (see Fig. 12c).

The patterns for bryophytes and molluscs are quite different (Figs 12a, b), demonstrating a tendency for a flattened curve in recent years.

However, the 267 species of endemic arthropods currently known in the Azores is a poor estimate of the estimated real number, 356.7 (± 28.63), as estimated when using the non-parametric estimator Jackknife1 (Fig. 13d).

The incidence-based estimator used considers the island endemics as singletons, and the result obtained implies that only about 72% of endemic arthropods have already been discovered. However, these estimates vary widely among arthropods, as for butterflies and moths (Lepidoptera) almost 80% of the endemic fauna is known (Jackknife1: 47.78 ± 3.21 against the 38 known species), for Diptera almost 82% of the endemic fauna is known (Jackknife1: 63.56 ± 7.07 against the 52 known species with islands records), for

se ter o conhecimento actual. Em 1950 apenas era conhecida 41% da fauna endémica de artrópodes actual; em 1979, apenas 53% das espécies tinham sido descritas. Para se atingir o patamar dos 90% será então necessário considerar as descrições publicadas entre 1990 e 1999 (Fig. 12c). Existe um aumento notável no número de espécies endémicas descritas após 1970. Houve em média 14 novas espécies descritas por década, mas nas últimas quatro décadas a taxa de descrição foi bem mais elevada com uma média de 37 novas espécies por década! Este padrão reflecte, por um lado, o crescente interesse pela fauna dos Açores por parte dos entomólogos estrangeiros mas igualmente o papel da Universidade dos Açores no fomento de projectos de colaboração. A criação da Entomoteca “Arruda Furtado” (Dep. Ciências Agrárias, Terceira) teve igualmente um papel importante no desenvolvimento da entomologia nos Açores, sendo depositária de um grande número de espécies-tipo de artrópodes endémicas do arquipélago. A taxa de incremento simplificada do número de espécies (o número de novas espécies descritas em relação às já anteriormente descritas) varia muito, mas foi particularmente elevada entre 1860-1870, 1900-1910, 1940-1950 e 1990-2000 (ver Fig. 5c).

O padrão para os briófitos e moluscos é bem diferente do observado para os artrópodes (Figs. 12a, b), observando-se uma tendência para a saturação nos anos mais recentes.

No entanto, as 267 espécies de artrópodes endémicos actualmente conhecidas constituem uma estimativa pobre da realidade, estimando-se com base em cálculos efectuados com o estimador não-paramétrico de ocorrências, Jackknife1, que existam pelo menos 356.7 (± 28.63) espécies endémicas de artrópodes (Fig. 13d). O estimador usado considera os endemismos exclusivos de cada ilha como “espécies únicas”, e o resultado obtido indica que se descobriram até à data apenas 72% da fauna de artrópodes endémicos do arquipélago. No entanto, esta estimativa é muito variável entre os vários grupos de artrópodes. Assim para as borboletas e mariposas (Lepidoptera) quase 80% da fauna endémica será conhecida (Jackknife1: 47.78 ± 3.21 contra as 38 espécies conhecidas); para as moscas e mosquitos

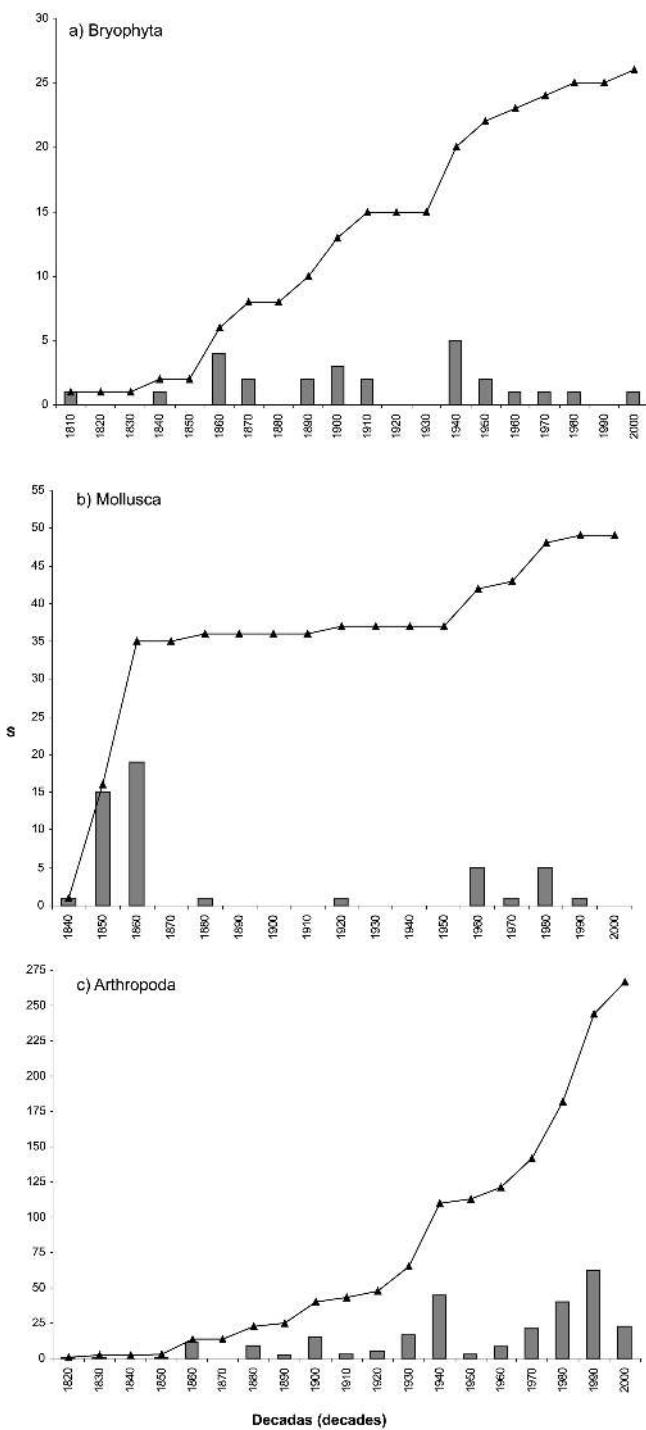


Figura 12. Curva acumulada da descoberta de espécies endémicas no arquipélago dos Açores: briófitos (endemismos macaronésicos e açoreanos) (a), moluscos (apenas os endemismos açoreanos) (b) e artrópodes (apenas os endemismos açoreanos) (c). Os pontos nos gráficos representam a riqueza acumulada por década e representam o número de espécies (S) adicionadas à flora ou fauna com base na data da descrição científica.

Figure 12. Cumulative endemic species discovery curve for bryophytes (Azorean and Macaronesian endemics) (a), molluscs (only Azorean endemics) (b) and arthropods (only Azorean endemics) (c) known in the Azorean archipelago. Data points are plotted cumulatively by decade and represent the number of species (S) added to the flora or fauna based upon date of scientific description.

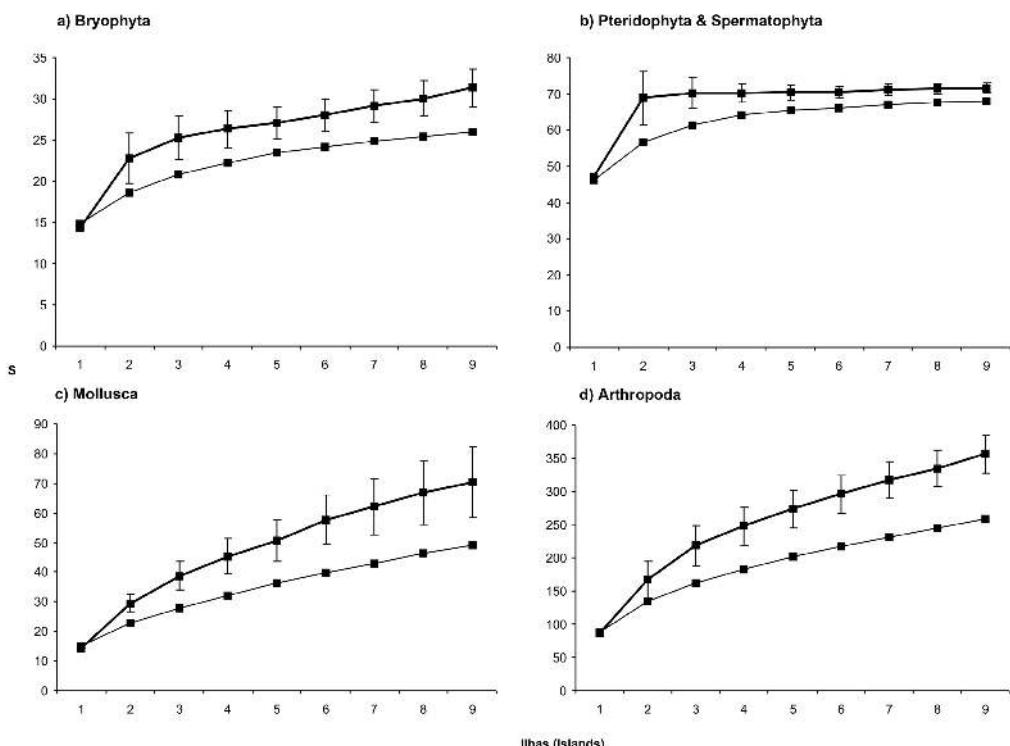


Figura 13. Curva de acumulação (média de 100 curvas) (linha lisa) e número estimado de espécies endémicas (S) (± 1 , desvio padrão) usando o estimador não paramétrico de ocorrências Jackknife 1 com uma série de 100 simulações aleatórias, para: a) briófitos (mais as espécies endémicas da Macaronésia), b) plantas vasculares, c) moluscos e d) artrópodes.

Figure 13. Accumulation curve (average of 100 random curves) (smooth line) and predicted number of endemic species (S) (± 1 s.d.) using the incidence based non-parametric estimator Jackknife 1 with 100 randomizations, for: a) bryophytes (plus Macaronesian species), b) vascular plants, c) molluscs and d) arthropods.

Acari-Oribatida almost 75% of the endemic fauna is known (Jackknife1: 35.89 ± 3.11 against the 27 known species), for spiders (Araneae) almost 79% of the endemic fauna is known (Jackknife1: 29.22 ± 2.59 against the 23 known species), but for Coleoptera only 65% of the species is known (Jackknife1: 100.60 ± 10.68 against the 66 known species).

The pattern for the molluscs (Fig. 13c) also shows that many more species are still to be discovered and described, as the current number of endemic species encompasses only 70% of the potential endemic richness. The high variance of the curve shows the following patterns: i) for some islands the knowledge is poor; and (ii) the rate of speciation is completely different in the several islands.

For the plants there is a complete different pattern (Figs. 13a, b), according to which most endemic vascular plants have been discovered

(Diptera) essa percentagem é de 82% (Jackknife1: 63.56 ± 7.07 contra as 52 espécies conhecidas); para os Acari-Oribatida apenas 75% da fauna endémica é conhecida (Jackknife1 35.89 ± 3.11 contra as 27 espécies conhecidas); para as Aranhas cerca de 79% da fauna endémica será conhecida (Jackknife1 29.22 ± 2.59 contra 23 espécies conhecidas); mas para os escaravelhos (Coleoptera) apenas 65% da fauna endémica está descrita (Jackknife1: 100.60 ± 10.68 contra 66 espécies conhecidas).

O padrão para os moluscos (Fig. 13c) mostra que muitas mais espécies poderão ser descobertas e descritas, já que o número actual de espécies endémicas representa apenas 70% das conhecidas. A elevada variância da curva mostra igualmente os seguintes padrões: i) para algumas ilhas o conhecimento é pobre; e (ii) a taxa de especiação é completamente diferente nas várias ilhas.

Para as plantas existe um padrão completamente diferente (Figs. 13a, b), em que a maior parte das

plantas vasculares endémicas terão já sido descobertas (Fig. 6b) e que poucas espécies de briófitos endémicos virão a ser descobertas.

A proporção de espécies endémicas de plantas vasculares (VP) em relação às espécies endémicas de artrópodes (A) nos Açores é semelhante à encontrada para o planeta (Quadro 9), mas é ligeiramente superior em relação à encontrada para as Canárias. Como se espera que a taxa de descrição de novas espécies de artrópodes se mantenha constante nas próximas décadas (ver Fig. 12c), atingindo facilmente as 400 espécies ou mais (ver Fig. 13d), também se espera que a razão VP/A diminua para valores similares aos das ilhas Canárias.

Pode-se questionar e debater se as estimativas da riqueza de artrópodes e moluscos que se apresentam serão as que se esperariam para um arquipélago como o dos Açores, isolado no meio do oceano. A julgar pelo grande número de novas espécies que foram descobertas quando se investigaram novos habitats (*e.g.* cavidades vulcânicas e copas das árvores para os artrópodes; ver Borges & Oromí 2005; Borges & Wunderlich *em prep.*), ou quando se implementaram novos protocolos de amostragem (Borges *et al.* 2005b; Ribeiro *et al.* 2005), concluímos que muitas das espécies são descobertas apenas porque se desenvolvem esforços para amostrar partes da paisagem ou locais que não tinham sido anteriormente estudados de forma adequada. No caso das plantas vasculares e briófitos, a revisão taxonómica de alguns géneros poderá gerar novas espécies endémicas. No entanto, para alguns grupos mal estudados de artrópodes, como as vespas parasitóides (Hymenoptera), espera-se que muitas mais espécies sejam descritas no futuro

(Fig. 13b) and few endemic bryophytes still will be discovered (Fig. 13a).

The proportion of endemic vascular plants (VP) to endemic arthropods (A) in the Azores is similar to that of global ratio (Table 9), but it is higher than in the Canary Islands. It is expected that the rate of description of new species of arthropods will remain constant in the next decades (see Fig. 12c) and will easily reach 400 species or more (see Fig. 13d), which will decrease the VP/A ratio to one similar to that of the Canary Islands.

Just how representative the estimates presented here as the real number of arthropods and molluscs are of what one would expect for an isolated island archipelago like the Azores could be the subject for much debate. Judging by the large number of new species that were discovered when new habitats were investigated (*e.g.* caves and tree canopies for arthropods; see Borges & Oromí 2005; Borges & Wunderlich *in prep.*), or when new sampling protocols were implemented (Borges *et al.* 2005b; Ribeiro *et al.* 2005), we conclude that many species might appear as a result of more diligent efforts to implement new sampling methods in previously ignored parts of the landscape or at sites that were not sufficiently studied previously.

In the case of vascular plants and bryophytes the taxonomic revision of some genera may generate new endemic species. However, for some poorly studied arthropod groups, like the parasitic wasps (Hymenoptera) we expect that many more species will be described in the near future as a consequence of the recent interest in the group

Quadro 9. Riqueza de plantas vasculares (VC), artrópodes (A) e relação VP/A para o planeta, Canárias e Açores. Os valores para os Açores e Canárias referem-se às espécies endémicas.

Table 9. Richness of vascular plants (VP), arthropods (A) and ratio VP/A for the world, Canary Islands and Azores. The numbers for the Azores and the Canaries relate to endemics. (1) Heywood & Watson (1995); (2) Izquierdo *et al.* (2001).

| Taxa | Planeta (World) (1) | Canárias (Canaries) (2) | Açores (Azores) |
|---|------------------------|----------------------------|-----------------|
| Plantas vasculares (vascular plants) (VP) | 270,000 | 511 | 68 |
| Artrópodes (arthropods) (A) | 1,030,000 | 2,704 | 267 |
| VP/A | 0.26 | 0.19 | 0.25 |

(e.g. Project INTERFRUTA; see Santos *et al.* 2005).

On the other hand, despite the high rates of description of new arthropod species (see Fig. 12c), there were also many described species that have not been considered valid. This “synonymy syndrome” is one of the most important drawbacks in regional inventory, since at least 15-20% of the currently known global species should be invalid (May 1999).

Therefore, the conservative estimate for endemic Azorean terrestrial vascular plants, bryophytes, molluscs and arthropods probably hovers around 530 species (Fig. 14). Only about 77% have been described, and if we add other poorly studied groups (lichens, fungi, nematodes), the percentage of described species will be even smaller. Giving the uncertainties that persist with respect to many poorly studied groups (e.g. Fungi, Nematoda, Acari, Hymenoptera, Diptera, etc.), the overall dimensions of Azorean endemic species richness will remain imprecise for many years to come.

The distribution of endemic species in the islands is shown in Figure 15. For most *taxa* São Miguel and Terceira have the highest numbers of

em consequência do interesse recente nesse grupo (e.g. projecto INTERFRUTA; ver Santos *et al.* 2005).

Por outro lado, apesar da taxa elevada de descrição de novas espécies nos artrópodes (ver Fig. 12c), houve igualmente muitas espécies que foram descritas e que posteriormente não foram consideradas como válidas. Este “síndrome de sinonímias” constitui um dos problemas mais graves da inventariação da biodiversidade à escala regional, pois, segundo May (1999), pelo menos 15 a 20% das espécies actualmente conhecidas serão inválidas.

Deste modo, pensamos que uma estimativa conservadora da riqueza de espécies endémicas terrestres de briófitos, plantas vasculares, moluscos e artrópodes andará à volta das 530 espécies (Fig. 14). Apenas 77% destas foram inventariadas e se adicionarmos outros grupos mal estudados (líquenes, fungos, nemátodos), a percentagem de espécies já descritas será ainda mais reduzida.

Tendo em consideração as incertezas que persistem no que concerne a muitos grupos mal estudados (e.g. Fungi, Nematoda, Acari, Hymenoptera, Diptera, etc.), a verdadeira dimensão da riqueza de espécies endémicas dos Açores permanecerá desconhecida durante muitos mais anos.

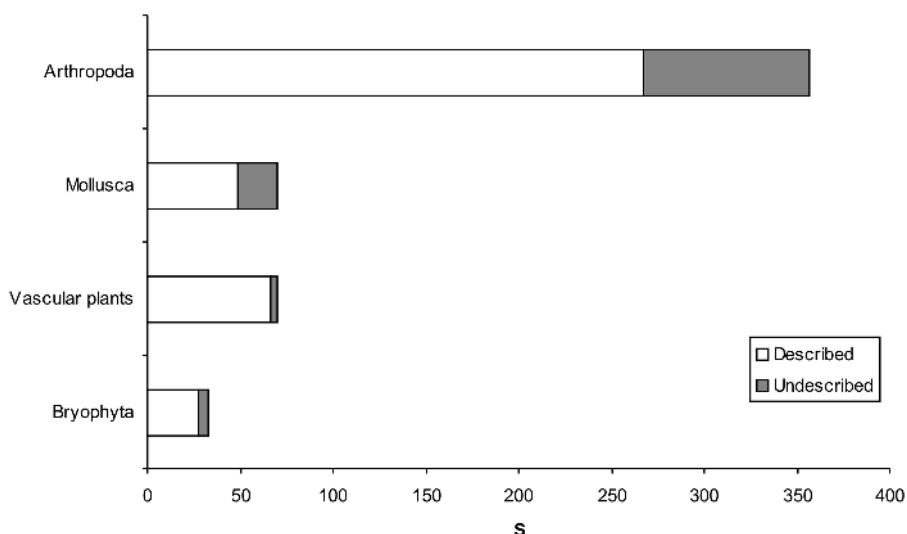


Figura 14. Número de espécies endémicas (S) descritas e estimativa das não descritas para os principais grupos de organismos dos Açores.

Figure 14. Numbers of described endemic species (S) and conservatively estimated undescribed endemic species (S) for major groups of organisms in the Azores.

A distribuição da riqueza em espécies endémicas por ilha é apresentada na Figura 15. São Miguel e Terceira possuem a maior riqueza de espécies endémicas. No entanto, as ilhas das Flores, Faial, Pico e São Jorge têm igualmente uma elevada biodiversidade. O Quadro 6, mostra que os grupos de artrópodes com maior riqueza são, por ordem decrescente, os Coleoptera (66 spp.), Diptera (52 spp.), Lepidoptera (38 spp.), Acari (27 spp.) e Araneae (23 spp.). Considerando apenas as espécies endémicas exclusivas de cada ilha, S. Maria e Flores ficam em segundo e terceiro lugares, possuindo 16 e 15 espécies, respectivamente. Quanto aos Mollusca (Fig. 15c), S. Maria é a ilha com maior riqueza de endemismos. Como foi já referido, anteriormente, o padrão observado pode ser facilmente explicado pelo facto de S. Maria ser geologicamente a ilha mais antiga, havendo assim mais tempo para ocorrerem os fenómenos de colonização e especiação (ver Borges & Brown 1999).

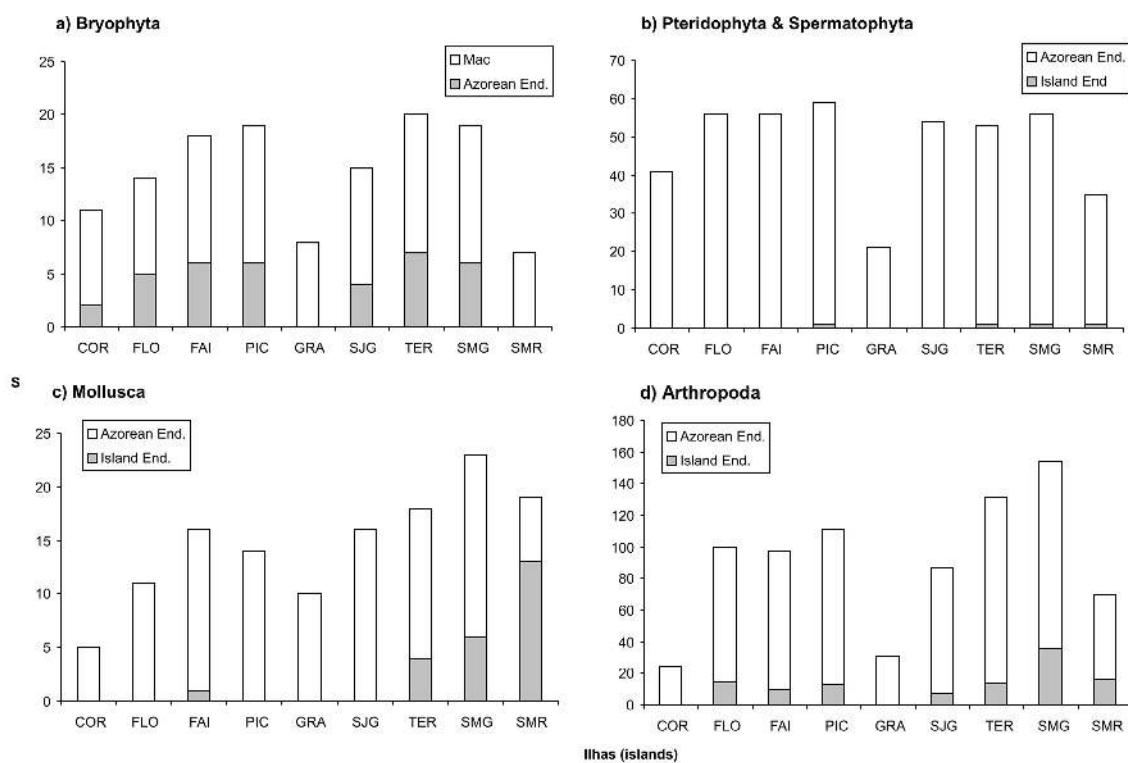


Figura 15. Número total de espécies (S) endémicas de: a) briófitos (mais as espécies endémicas da Macaronésia, Mac), b) plantas vasculares, c) moluscos e d) artrópodes, por ilha, com indicação do número de espécies endémicas exclusivas da ilha ("Island End.") e endémicas do arquipélago ("Azorean End.").

Figure 15. Total number of endemic species (S) of: a) bryophytes (plus Macaronesian species, Mac), b) vascular plants, c) molluscs and d) arthropods, per island, with indication of the number of island endemics (Island End.) and archipelago endemics (Azorean End.).

recorded endemic species. However, S. Maria is a "hotspot" of endemic species for molluscs, and for most groups Flores, Faial, Pico and São Jorge are also islands with a considerable biodiversity. As showed in Table 6, the most speciose groups of arthropods are Coleoptera (66 spp.), Diptera (52 spp.), Lepidoptera (38 spp.), Acari (27 spp.) and Araneae (23 spp.).

If we concentrate only on the island endemics, that is, species exclusive to a particular island, S. Maria and Flores with 16 and 15 island endemics, respectively, rank second and third (Fig. 15d). Moreover, with regard to Mollusca (Fig. 15c) S. Maria is the richest island in island endemics. As already explained before, the observed pattern may be easily explained by the fact that S. Maria is geologically the oldest Azorean island, giving more time to colonization and speciation events (see Borges & Brown 1999).

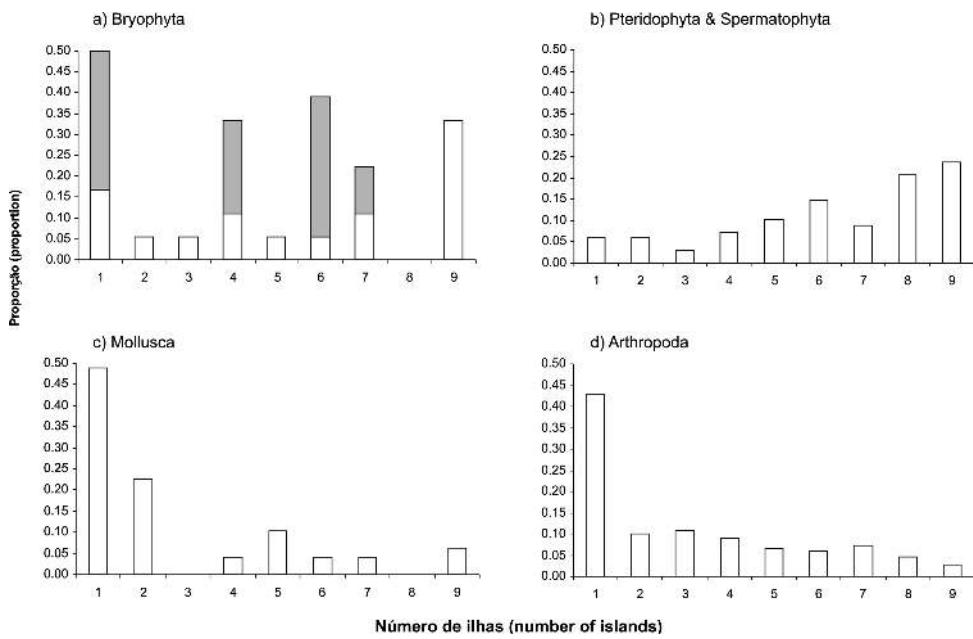


Figura 16. Gráfico de distribuição de frequências das distribuições das várias espécies endémicas conhecidas nas nove ilhas dos Açores: a) briófitos (as espécies Macaronésicas formam a parte vazia das barras), b) plantas vasculares, c) moluscos e d) artrópodes.

Figure 16. Frequency histogram of species distributions showing the proportion of endemic species known in the nine Azorean islands of: a) bryophytes (Macaronesian species are the empty parts), b) vascular plants, c) molluscs and d) arthropods.

One way to examine patterns of species distribution is to plot the frequency histogram of species distributions, *i.e.*, a species-range-size distribution (Gaston 1994; Brown 1995). The results of most previous studies suggest that, within a particular *taxon* or assemblage of species, the untransformed geographic ranges of species are distributed according to a “hollow curve” (Gaston 1994; Barreto *et al.* 2003). Thus, most species have a narrow range while a few are more widespread, distributed throughout all the measured range. In terms of range-size distribution in the Azorean archipelago, while using the nine islands as the measured unity, plants and animals follow three contrasting patterns (Fig. 16): i) a clear classical unimodal distribution of animals (Mollusca and Arthropoda), with most species having a narrow range, while a few are more widespread (Figs. 16c, d); ii) a bimodal pattern in bryophytes, in which to the left hand mode is added a right hand mode generated by the widespread group of species that occur in

Uma forma de examinar os padrões de distribuição de espécies consiste em obter gráficos de distribuição de frequências, isto é, uma distribuição de frequências das distribuições das várias espécies (Gaston 1994; Brown 1995). Os resultados da maior parte dos estudos conhecidos sugerem que, para um determinado grupo taxonómico ou comunidade de espécies, a distribuição de frequências das distribuições das várias espécies segue uma curva enviesada para a esquerda (Gaston 1994; Barreto *et al.* 2003). Consequentemente, a maior parte das espécies ocorrem em poucos lugares e poucas espécies possuem uma distribuição alargada. As espécies açoreanas seguem três padrões da distribuição de frequências das suas distribuições: (Fig. 16): i) uma distribuição unimodal clássica nos filos animais (Mollusca e Arthropoda), em que a maior parte das espécies está presente somente numa ou duas ilhas (Figs. 16c, d); ii) um padrão bimodal nos briófitos, onde às espécies raras se junta uma elevada frequência de espécies comuns que ocorrem em quase todas as ilhas (Fig. 16a);

iii) um tipo pouco comum de distribuição unimodal nas plantas vasculares, no qual a maior parte das espécies são comuns e poucas são raras em termos de distribuição (Fig. 16b).

Também, a maior parte das espécies de artrópodes (cerca de 43%) são conhecidas apenas de uma ilha, enquanto 14% das espécies são conhecidas em mais de seis ilhas (Fig. 16d). Os moluscos apresentam um padrão semelhante, em que 49% das espécies são raras e 10% de ampla distribuição (Fig. 16c). Este padrão não é seguido pelas plantas, já que se observa um grupo distinto de espécies endémicas que ocorrem na maior parte das ilhas. Se no caso dos briófitos se incluem os endemismos dos Açores e da Macaronésia, nas plantas vasculares o padrão observado revela uma história antiga de evolução e dispersão pelas várias ilhas. A elevada frequência de espécies de ampla distribuição nas plantas vasculares é decerto um reflexo da composição uniforme da floresta nativa dos Açores, cuja composição de espécies pouco varia entre ilhas. Provavelmente, a ausência de algumas espécies em algumas das ilhas será consequência das alterações humanas recentes do uso do solo, implicando extinções locais (ver Borges *et al.* 2005a, c). Deverá ainda salientar-se o facto de que a maior parte dos briófitos com distribuição restrita são endémicos dos Açores, embora alguns destes também ocorram na maior parte das ilhas (Fig. 16a). Deste modo, demonstra-se que a predominância de espécies restritas a poucas ilhas é um padrão característico dos dois filos de animais estudados, enquanto que para as plantas se observa a ocorrência importante de um grupo de espécies que se distribuem pela maior parte das ilhas.

Quando se investiga a semelhança da composição de espécies endémicas entre as várias ilhas, as plantas e os animais seguem dois padrões distintos mas mostrando igualmente algumas semelhanças (Fig. 17). Na maior parte dos grupos estudados a ilha do Pico está agrupada a São Jorge e Faial. Nos moluscos as ilhas ocidentais (Flores e Corvo) são também semelhantes entre si. As distribuições observadas permitem-nos tecer algumas reflexões. Com efeito, parecem existir basicamente duas histórias biogeográficas no arquipélago, mas também

almost all islands (Fig. 16a); iii) an uncommon unimodal distribution in vascular plants of which most species have a widespread range, while a few have a narrow range (Fig. 16b).

Most of the endemic arthropod species (about 43%) are known in only one island, and only 14% of the species occur in more than six islands (Fig. 16d); molluscs display a very similar pattern with 49% rare species and 10% common species (Fig. 16c).

Notably, this pattern is not followed by plants; a distinct group of Azorean endemics occurs in most islands. In the case of bryophytes we are talking of both, endemic species of the Azores and to Macaronesia; in the case of vascular plants the observed pattern reveals a long history of evolution and a wide dispersal within the islands.

The right-hand mode is clearly generated by the high uniformity of the Azorean native forest in terms of plant species composition. Probably the absence of some species in some of the islands is due to recent anthropogenic land-use changes and local extinctions (see Borges *et al.* 2005a, c).

It should also be noted that most of the rare bryophyte species are true Azorean endemics, but other endemic species are also quite widespread (Fig. 16a). Therefore, we have been able to show that the “hollow curve” is a consistent pattern in the range size distribution of Azorean studied animals, whereas plants show a quite different pattern, having a true group of widespread Azorean endemics.

When one takes into account the islands’ similarities in terms of endemic species composition, plants and animals follow two distinctly different patterns, but they also demonstrate some similarities (Fig. 17).

In most studied groups Pico is always grouped with S. Jorge and Faial. For molluscs the western islands (Flores and Corvo) are also similar. The observed distributions call for some reflections. There are two clear biogeographical histories, but there is also a common link, *i.e.*, the central islands Pico and São Jorge are always connected.

For bryophytes and vascular plants we have both a geographical pattern with a western (Corvo – Flores) and Central (Faial; Pico - São Jorge – Terceira) clusters, but also a gradient of humidity with the drier islands (Graciosa and S. Maria) clearly displaced (Figs. 17a, b). With respect to animals, S. Maria forms always an independent cluster and Terceira and São Miguel are also more similar in species composition.

Evolutionary processes are an important component of an island's natural history. The endemic species are a result of both, *in situ* speciation events (neo-endemics) and the extinction of continental parent populations (paleo-endemics). The listed 393 endemic species and subspecies of flora and fauna belong to 261 genera, of whose 204 are monospecific (Fig. 18). About 57 genera have at least two species and/or subspecies, but 16 genera have more than three species and/or subspecies, and seven genera have more than seven taxa (Table 10).

um padrão semelhante, isto é, as ilhas do grupo central do Pico e São Jorge constituem sempre ilhas semelhantes em termos de composição de espécies endémicas. Por outro lado, para os briófitos e plantas vasculares existe não só um padrão geográfico com as ilhas ocidentais e centrais claramente formando grupos separados, mas igualmente um gradiente de humidade com as ilhas mais secas (Graciosa e S. Maria) separadas das anteriores (Figs. 17a, b). No que diz respeito aos animais, S. Maria constitui sempre uma ilha independente das outras, enquanto Terceira e São Miguel são ilhas semelhantes em composição de espécies.

Os processos evolutivos constituem um importante componente da história natural das ilhas. As espécies endémicas resultam basicamente de dois processos, especiação *in situ* (neo-endemismos) e extinção das populações continentais (paleo-endemismos). As 393 espécies e subespécies listadas das flora e fauna dos Açores pertencem a 261 géneros dos quais 204 são compostos por apenas uma

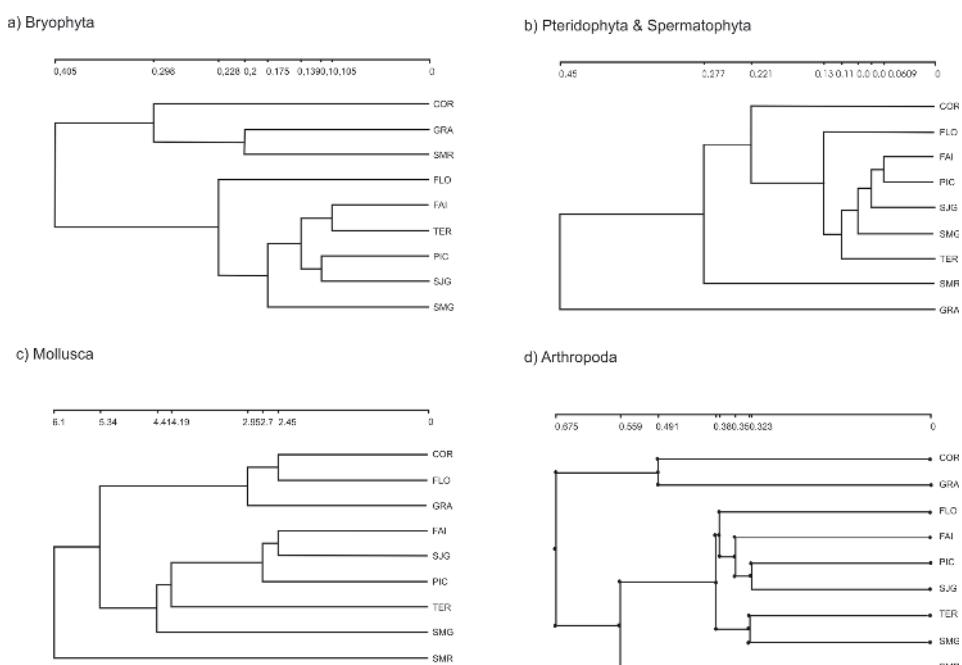


Figura 17. Dendogramas baseados na semelhança da composição de espécies endémicas das nove ilhas dos Açores: a) briófitos, b) plantas vasculares, c) moluscos e d) artrópodes. Para os Mollusca usou-se o método de WARD enquanto que para os outros grupos taxonómicos recorreu-se ao método “Average Linkage”, aplicando-se o algoritmo 1-Similitude de Sørensen (ver Henderson & Seaby 2004).

Figure 17. Dendograms based on similarity of endemic species of: a) bryophytes, b) vascular plants, c) molluscs and d) arthropods at the nine Azorean islands. Similarity is based on the WARD's method for Mollusca and Average Linkage using 1-Sørensen similarity for the remaining *taxa* (see Henderson & Seaby 2004).

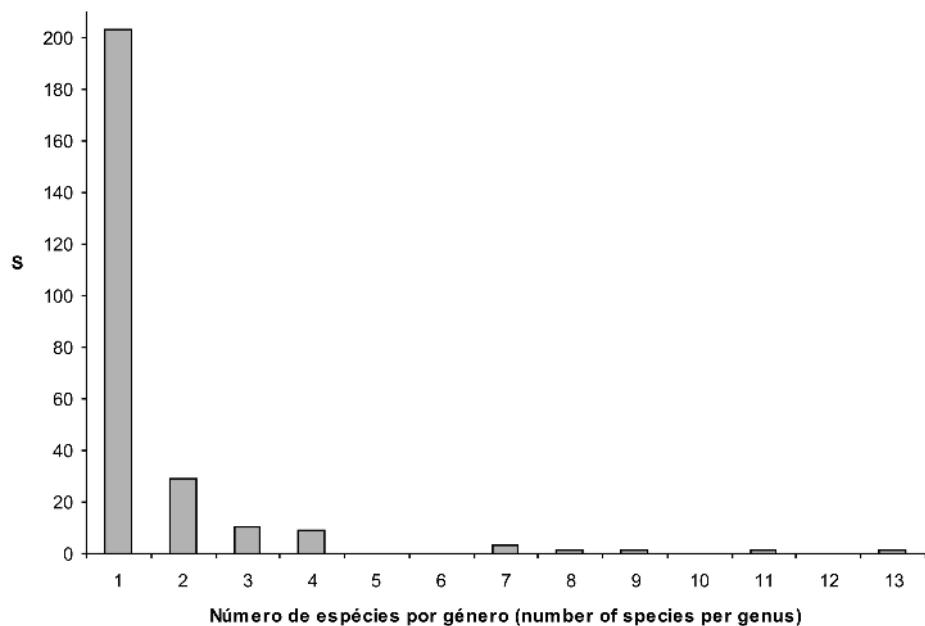


Figura 18. Distribuição de frequências do número de espécies (S) por género com espécies endémicas.
Figure 18. Frequency distribution of the number of species (S) per genus in genera with endemic species.

espécie ou subespécie (Fig. 18). Cerca de 57 géneros possuem pelo menos duas espécies e/ou subespécies, mas 16 géneros possuem mais do que três espécies e/ou subespécies, e sete géneros possuem mais do que sete taxa (Quadro 10).

Os géneros mais diversificados pertencem a animais, e em particular aos Gastropoda e Insecta. A história evolutiva destes géneros é basicamente desconhecida, mas a filogeografia já está sendo investigada para alguns, *e.g.* *Hipparchia* (Fujaco *et al.* 2005) e *Tarphius* e *Trechus* (Amorim *et al.* *em prep.*). Resultados preliminares mostram que todas as espécies endémicas pertencentes aos três géneros acima referidos são monofiléticas, o que significa que se originaram a partir de um único antepassado comum (Fujaco *et al.* 2005; Amorim *et al.* *em prep.*). Isto implica que chegar aos Açores constitui um evento raro e que a maior parte dos endemismos açorianos são espécies formadas *in situ*.

Tem sido reconhecido que os Açores, e em particular as ilhas mais jovens, não estão saturados com espécies (Martins 1993; Borges & Brown 1999). Esta constatação baseia-se nos seguintes aspectos: i) devido ao isolamento geográfico do arquipélago existem dificuldades reais das espécies

The most speciose genera in the Azores belong to animals, notably Gastropoda and Insecta. The evolutionary history of these genera is largely unknown, but for some, *i.e.* *Hipparchia* (Fujaco *et al.* 2005) and *Tarphius* and *Trechus* (Amorim *et al.* *in prep.*) the phylogeography is now being investigated.

Preliminary results show that all the endemic species belonging to each of those genera are monophyletic, which means that all species within a particular genus originated by speciation events after the arrival of one unique species (Fujaco *et al.* 2005; Amorim *et al.* *in prep.*). This implies that arrive to the Azores is an uncommon event and that most of the Azorean endemics are neo-endemics.

It has been recognized that the Azores are not saturated with species, especially the younger islands (Martins 1993; Borges & Brown 1999). As a consequence of (1) the dispersal difficulties imposed by the isolation of the archipelago, which are much greater than the dispersal abilities of a wide range of taxa; (2) the vicissitudes of the Pleistocene environment (Eason & Ashmole 1992), (3) as well as the destroying influence of

Quadro 10. Lista ordenada dos géneros com pelo menos três espécies e/ou subespécies endémicas.

Table 10. Ranked list of the genera with at least three endemic species and/or subspecies.

| Phylum | Classe | Ordem | Family | Genus | Number species and/or subspecies |
|---------------|---------------|-----------------|----------------|--------------|---|
| Mollusca | Gastropoda | Stylommatophora | Zonitidae | Oxychilus | 13 |
| Arthropoda | Insecta | Hemiptera | Cixiidae | Cixius | 11 |
| Arthropoda | Insecta | Coleoptera | Carabidae | Trechus | 9 |
| Arthropoda | Insecta | Coleoptera | Zopheridae | Tarphius | 8 |
| Mollusca | Gastropoda | Stylommatophora | Hygromiidae | Leptaxis | 7 |
| Mollusca | Gastropoda | Stylommatophora | Enidae | Napaeus | 7 |
| Mollusca | Gastropoda | Stylommatophora | Vitrinidae | Plutonia | 7 |
| Arthropoda | Insecta | Coleoptera | Staphylinidae | Atheta | 4 |
| Arthropoda | Insecta | Coleoptera | Carabidae | Calathus | 4 |
| Arthropoda | Insecta | Diptera | Dolichopodidae | Chrysotus | 4 |
| Arthropoda | Insecta | Diptera | Empididae | Clinocera | 4 |
| Arthropoda | Insecta | Lepidoptera | Nymphalidae | Hipparchia | 4 |
| Arthropoda | Insecta | Lepidoptera | Crambidae | Scoparia | 4 |
| Arthropoda | Malacostraca | Isopoda | Janiridae | Jaera | 4 |
| Mollusca | Gastropoda | Stylommatophora | Pupillidae | Leiostyla | 4 |
| Spermatophyta | Liliopsida | Poales | Poaceae | Agrostis | 4 |
| Arthropoda | Arachnida | Acari | Ceratozetidae | Melanozetes | 3 |
| Arthropoda | Chilopoda | Lithobiomorpha | Lithobiidae | Lithobius | 3 |
| Arthropoda | Insecta | Coleoptera | Curculionidae | Calacalles | 3 |
| Arthropoda | Insecta | Diptera | Dolichopodidae | Dolichopus | 3 |
| Arthropoda | Insecta | Lepidoptera | Crambidae | Eudonia | 3 |
| Arthropoda | Insecta | Lepidoptera | Noctuidae | Phlogophora | 3 |
| Arthropoda | Insecta | Lepidoptera | Stathmopodidae | Neomariania | 3 |
| Mollusca | Gastropoda | Stylommatophora | Hygromiidae | Moreletina | 3 |
| Spermatophyta | Liliopsida | Cyperales | Cyperaceae | Carex | 3 |
| Spermatophyta | Magnoliopsida | Araliales | Apiaceae | Ammi | 3 |

em chegar a estas ilhas; ii) devido às vicissitudes das glaciações pleistocénicas (Eason & Ashmole 1992); iii) devido aos efeitos destrutivos das actividades vulcânicas e mais recentemente das actividades humanas; finalmente, poder-se-á afirmar que as ilhas se encontram provavelmente num estado de não-equilíbrio (Borges & Brown 1999).

A ocorrência de 20 espécies de artrópodes troglóbios neo-endémicos, com diferentes graus de adaptação ao habitat cavernícola dos Açores (Borges & Oromí 2005) indica claramente que a evolução nestas ilhas é um processo também recente e que está ainda em curso. De facto, muitas das espécies troglóbias ainda possuem olhos rudimentares e estão obviamente num processo de adaptação ao ambiente cavernícola.

3. Considerações finais e perspectivas futuras

Neste capítulo fez-se o ponto da situação do conhecimento existente sobre a biodiversidade dos Açores, que resultou numa lista bastante completa das espécies conhecidas de flora e fauna (Capítulo 4). A riqueza global de espécies endémicas por ilha dos grupos taxonómicos estudados está representada na Figura 19a. As ilhas de maiores dimensões (São Miguel, Terceira e Pico) são as mais ricas em espécies. No entanto, quando observamos o que se passa com as espécies endémicas exclusivas (Fig. 19b) o padrão é diferente, sendo mais ricas as ilhas geologicamente mais antigas (S. Maria, São Miguel e Terceira). Como se pode ainda observar pela Figura 19c em que se relaciona a taxa de especiação (medida através da proporção de espécies endémicas exclusivas) com a idade geológica dos Açores, este padrão é extremamente interessante e reflecte a importância dos factores históricos na determinação da taxa de especiação em ilhas oceânicas (ver Borges & Brown 1999). É necessário testar este e outros padrões, recorrendo a esta base de dados, para clarificar os padrões biogeográficos nos Açores. A agenda para os estudos de biodiversidade dos Açores devem incluir a resposta às seguintes questões:

volcanic activity and more recently of human activities, the islands are probably in a non-equilibrium condition (Borges & Brown 1999).

The occurrence of 20 neo-endemic troglobian arthropod species in recent habitats like lava tubes and volcanic pits and with different levels of adaptation to the underground environment (Borges & Oromí 2005) indicates clearly that evolution in these islands is also recent and taking place in current times. In fact, many of the troglobites still have small eyes and obviously are in a process of adapting to the underground environment.

3. Final remarks and future research

In this chapter we summarized the avenues of Azorean biodiversity research, which has resulted in a fairly complete list of recorded flora and fauna (Chapter 4).

The overall richness per island of endemic species of the four studied plant and animal groups is showed in Figure 19a. The largest islands (São Miguel, Terceira and Pico) are the richest ones.

However, when we plot the richness in endemic species exclusive to each island (Fig. 19b), the pattern changes a little with the old islands (S. Maria, São Miguel and Terceira) ranking first. As can be observed in Figure 19c, in which we relate the speciation rate (measured as the proportion of exclusive endemic species) with the geological age of the islands, this interesting pattern reflects the importance of historical factors in setting the speciation rate of volcanic islands (see also Borges & Brown 1999). Further work should be performed to investigate this and other biogeographical patterns in the Azores.

The agenda for biodiversity studies in the Azores should include the investigation of the responses for the following questions:

- a) How many endemic species are there in the Azores?;
- b) How is the dispersal ability of different taxa

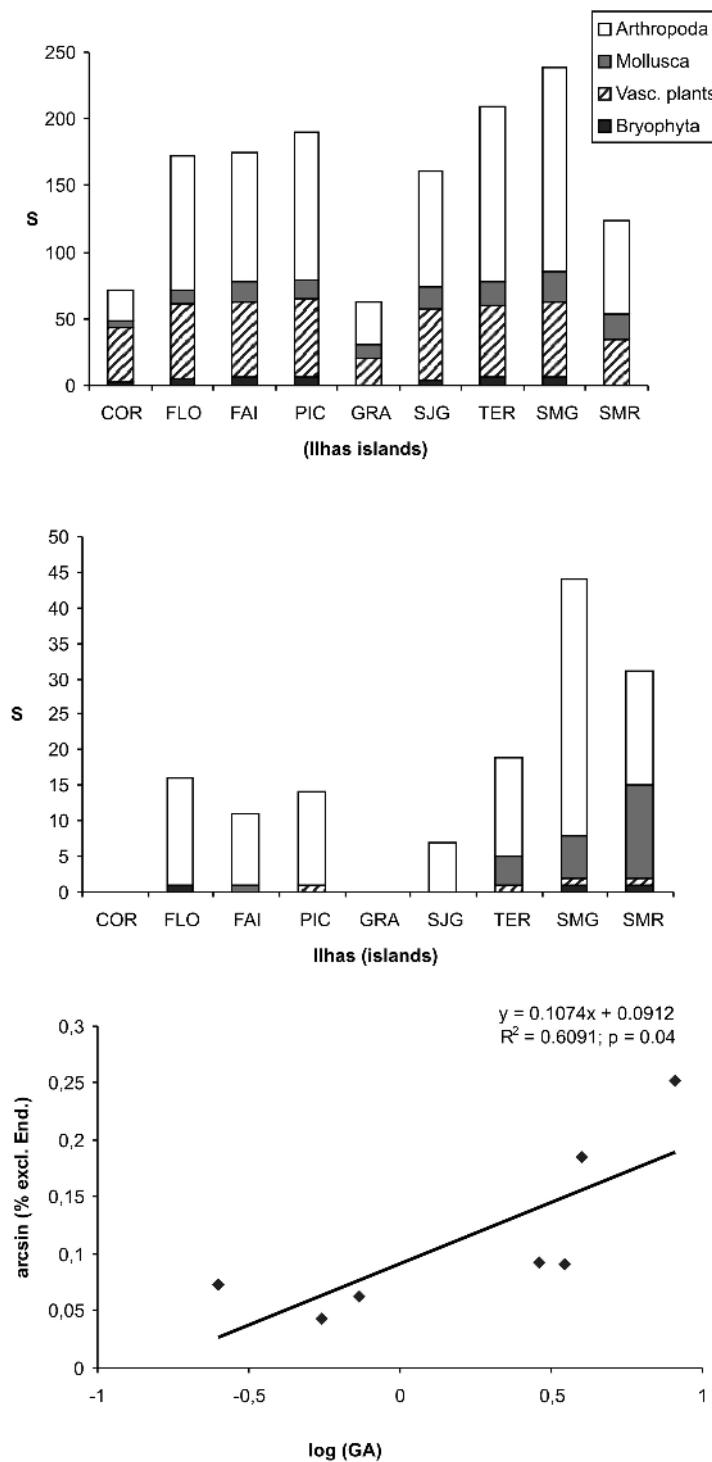


Figura 19. a) Riqueza total de espécies endémicas (S) por ilha, b) riqueza de espécies endémicas exclusivas (S) de cada ilha e c) relação entre arcsen da taxa de especiação (medida através da proporção de espécies endémicas exclusivas) e o logaritmo da idade geológica das ilhas. Note-se que apenas se avaliaram sete ilhas na análise de regressão, uma vez que não existem dados de confiança para as ilhas do Corvo e Graciosa.

Figure 19. a) Total richness of endemic species (S) per island, b) richness of endemic species exclusive (S) of each island per island, and c) relationship between the arcsen speciation rate (measured as the proportion of exclusive endemic species) and the logarithm of island geological age (GA) (only seven islands were used for the regression plot since for Corvo and Graciosa no reliable data is available).

- a) Quantas espécies endémicas existem realmente nos Açores?;
- b) Como é que a capacidade de dispersão dos diferentes *taxa* está relacionada com a sua distribuição nas ilhas?;
- c) Estarão as espécies exóticas a seguir os mesmos padrões ecológicos e biogeográficos das espécies indígenas?;
- d) Mostrámos que uma grande proporção das espécies endémicas de briófitos e plantas vasculares ocorriam na maior parte das ilhas. Deste modo, será importante investigar a distribuição de frequências das suas abundâncias e relacionar os padrões observados com a raridade real ou a pseudo-raridade;
- e) Quais são os factores relacionados com a taxa de especiação nos Mollusca e Arthropoda? Serão os factores históricos realmente importantes? Qual é o papel da área e da diversidade de habitats?;
- f) Estará a diversidade dos vários *taxa* terrestres relacionada com as mesmas variáveis ecológicas e biogeográficas, e como é que esses padrões variam em escalas diferentes?

Para a primeira das questões, apresentámos já uma proposta de resposta neste capítulo. Enquanto que o número de endemismos se deve aproximar das 530 espécies para briófitos, plantas vasculares, moluscos e artrópodes (apenas cerca de 77% terão sido até à data descritas; ver Fig. 14), o número global de espécies será possivelmente um número de difícil estimação. De facto, conhecemos pouco acerca dos organismos mais pequenos e/ou taxonomicamente difíceis, quer nos Açores quer no resto do planeta, e a falta actual de taxonomistas torna o inventário da biodiversidade uma tarefa cada vez mais complexa. Muito trabalho haverá para efectuar até ser possível obter uma lista quase completa da fauna e flora terrestres dos Açores. De facto, grupos como os fungos, líquenes, nemátodos e anelídeos estão muito mal estudados (ver Apêndices 2 e 3) e muito mais trabalho precisa ainda de ser efectuado com os artrópodes (ver Fig. 12c). A ausência de informação básica sobre a história natural dos artrópodes endémicos dos Açores implica uma grande lacuna na

- related with their distribution?;
- c) Are exotic species following the same ecological and biogeographical rules of indigenous species?;
- d) We showed that a great proportion of endemic bryophytes and vascular plants occur in most islands. Therefore, it will be important to investigate the frequency distribution of their abundances and relate the observed patterns with real and pseudo-rarity;
- e) What are the factors related with speciation rate in Mollusca and Arthropoda? Are historical factors really important? What is the role of geographical area and habitat diversity?
- f) Are the diversity of the several terrestrial *taxa* related with the same ecological and biogeographical variables, and how does this vary with spatial scale?

For the first question we have already presented in this chapter a tentative response. Whilst the number of endemics will approximate the 530 species for bryophytes, vascular plants, molluscs and arthropods (only about 77% have been yet described; see Fig. 14), the overall number of species (including also the natives and exotics) will probably be a number of difficult estimation. In fact, we know little about small and taxonomically difficult organisms in the Azores and elsewhere on the planet, and the taxonomic impediment makes the inventory of the diversity even more difficult.

Much more work has to be performed to reach an almost complete list of the Azorean terrestrial biodiversity. In fact, groups like fungi, lichens, nematodes and annelids are poorly investigated (see Appendices 2 and 3) and more work needs to be done on arthropods (see Fig. 12c).

Fundamental data of natural history are lacking for most endemic arthropod species, which implies that we do not have sufficient information for optimising conservation management practices. This does not hold true for vascular plant species, as the work of LIFE programs (Dias *et al.* 2004) greatly improved the knowledge of the current

distribution and conservation management needs of endemic rare species.

Concerning the other questions, the raw data necessary for the modelling process are now becoming available (see Borges & Brown 1999, 2001, 2004; Borges *et al.* 2000, 2005 a, b, c; Gabriel 2000; Silva 2001; Silva & Smith 2004; Gabriel & Bates 2005; Ribeiro *et al.* 2005; Cardoso *et al.* subm.; Gaston *et al.* subm.; Hortal *et al.* subm.), and we think that addressing these and many related issues should keep the Azorean biodiversity research alive for many years to come.

Human colonization has driven many land-use changes in these islands in last 500 years and the consequences are dramatic in terms of proportion of non-native flora and fauna (see above, and also Silva & Smith 2004), and patterns of exotic species invasion in native pristine forests (Martins 1993; Borges *et al.* 2005a). Because of these patterns we suggest that invasion ecology studies should be a priority in the Azores.

Finally, invertebrates (*e.g.* arthropods, molluscs) are almost completely neglected in the management of native habitats in the Azores. We hope that the current work of the BALA ("Biodiversity of Arthropods from the Laurisilva of the Azores") group (see Borges *et al.* 2000, 2004, 2005 a, b, c; Ribes & Borges 2001; Platia & Borges 2002; Quartau & Borges 2003; Borges & Oromí 2005; Fujaco *et al.* 2005; Ribeiro *et al.* 2005; Cardoso *et al.* subm.; Gaston *et al.* subm.), will be able to improve the future regional conservation management of endemic invertebrates (*e.g.* Mollusca and Arthropoda).

As stated above, an important number of Azorean bryophyte species are considered of great importance for the conservation of bryophytes at European scale and deserve more special attention. The environmental and habitat needs for the preservation of most Azorean endemic species are only partially known (see Gabriel 2000; Borges *et al.* 2005a). It is also known that some endemic *taxa* have become confined (and adapted) to man-made habitats that were maintained by traditional forms of land management. This was

disponibilidade de informação relevante para a gestão e conservação deste grupo. Tal não sucede com as plantas vasculares, como aliás tem sido demonstrado pelo sucesso dos programas LIFE (Dias *et al.* 2004) que têm permitido a correcta gestão e conservação das plantas vasculares raras e endémicas do arquipélago.

No que diz respeito às outras questões, os dados de base necessários para o processo de modelação estão já a ficar disponíveis (ver Borges & Brown 1999, 2001, 2004; Borges *et al.* 2000, 2005 a, b, c; Gabriel 2000; Silva 2001; Silva & Smith 2004; Gabriel & Bates 2005; Ribeiro *et al.* 2005; Cardoso *et al.* subm.; Gaston *et al.* subm.; Hortal *et al.* subm.), e pensamos que com estas e outras questões relacionadas, a investigação no campo da biodiversidade nos Açores se irá manter por muitos mais anos. A colonização humana dos Açores provocou muitas alterações do uso do solo nos últimos 500 anos, e a consequência é dramática em termos de proporção da fauna e flora não nativa (ver acima e ainda Silva & Smith 2004), e de padrões de invasão dos habitats nativos bem preservados pelas espécies exóticas (Martins 1993; Borges *et al.* 2005a). Em consequência destes padrões, sugere-se que estudos de ecologia de invasões devem ser prioritários nestas ilhas.

Finalmente, os invertebrados (*e.g.* artrópodes e moluscos) têm sido completamente negligenciados na gestão e conservação dos habitats nativos dos Açores. Esperamos que com este trabalho e com o esforço recente do projecto BALA ("Biodiversity of Arthropods from the Laurisilva of the Azores") group (see Borges *et al.* 2000, 2004, 2005 a, b, c; Ribes & Borges 2001; Platia & Borges 2002; Quartau & Borges 2003; Borges & Oromí 2005; Fujaco *et al.* 2005; Ribeiro *et al.* 2005; Cardoso *et al.* subm.; Gaston *et al.* subm.) se possa melhorar a gestão e conservação dos artrópodes e moluscos endémicos dos Açores. Como foi referido acima, um número importante de espécies de briófitos dos Açores são extremamente relevantes para a conservação da brioflora à escala da Europa, pelo que merecem uma especial atenção. As necessidades em termos ambientais e de habitat para a preservação da maior parte das espécies endémicas é só parcial-

mente conhecida (ver Gabriel 2000; Borges *et al.* 2005a). É igualmente conhecido que alguns *taxa* endémicos ficaram confinados (e adaptados) a habitats criados pelo Homem, que têm sido mantidos através de formas tradicionais de uso da terra. É o caso de alguns coleópteros adaptados a troncos (Borges 1991) e ainda dos moluscos. Deste modo, devem ser estudadas em detalhe as necessidades ecológicas de um grupo seleccionado de invertebrados e briófitos, de forma a aplicar esses conhecimentos em gestão e conservação da natureza nos Açores. Pelo que conhecemos essa tarefa foi apenas parcialmente realizada para algumas espécies de briófitos (ver Gabriel 2000). O uso de modelação ecológica do nicho com base na distribuição actual conhecida poderá também ser usada (ver Capítulo 3). A agenda para a conservação da biodiversidade dos Açores deverá incluir os seguintes objectivos:

- a) Melhorar os dados sobre a distribuição dos *taxa* endémicos não só nos habitats nativos mas também nos criados pelo Homem;
- b) Obter uma lista das espécies exóticas (não apenas das plantas vasculares mas igualmente de invertebrados) que estão a invadir os habitats nativos colocando a fauna e flora indígena em risco (e.g. Silva 2001; Borges *et al.* 2005a);
- c) Obter a primeira “LISTA VERMELHA” para a flora e fauna dos Açores;
- d) Com a ajuda do programa ATLANTIS (ver Capítulo 1), seleccionar novas áreas necessárias para a conservação da fauna e flora indígena dos Açores (ver por exemplo Borges *et al.* 2000, 2005b).

Os Açores constituem o arquipélago da Macaronésia geologicamente mais recente e situado mais a norte desta região biogeográfica. As suas nove ilhas isoladas no meio do oceano Atlântico e com uma grande diversidade de histórias geológicas constituem laboratórios ecológicos e evolutivos extraordinários. Torna-se cada vez mais importante um esforço adicional nos estudos de taxonomia e ecologia de comunidades que envolva o estudo de grupos taxonómicos mal conhecidos (fungos, líquenes, muitos grupos de artrópodes) mas também a revisão taxonómica de muitas espécies de briófitos e plantas vasculares.

the case of some saproxylic beetles (Borges 1991) and also molluscs. Therefore, the exact ecological requirements of selected invertebrate and bryophyte species should be carefully studied and used for conservation management purposes. To our knowledge this was only partially performed for some species of bryophytes (see Gabriel 2000). A modelling approach can also be used to get the niche of a species using know current distributions (see Chapter 3). The agenda for conservation of the Azorean biodiversity should include the following aims:

- a) Improve distributional data on the Azorean endemic *taxa* both in native and human-made habitats;
- b) Obtain a list of exotic species (not only vascular plants but also invertebrates) that are spreading in native habitats and eventually putting indigenous fauna and flora at risk (e.g. Silva 2001; Borges *et al.* 2005a);
- c) Get the first RED LIST for the Azorean fauna and flora;
- d) With the help of ATLANTIS software (see Chapter 1), select additional areas needed for the conservation of Azorean indigenous fauna and flora (see for instance Borges *et al.* 2000, 2005b).

The Azores is the northernmost and the most recent Macaronesian archipelago. The nine islands, isolated in the middle of the Atlantic, with different geological histories, are wonderful ecological and evolutionary laboratories. An additional effort on taxonomic and community-level research implies the detailed examination of poorly studied groups (fungi, lichens, many arthropod groups), but also a revision of the taxonomic status of many bryophyte and vascular plants is also deeply needed.

4. Acknowledgements

We wish to thank Regina Meneses for her kind review of writing and style of the English version. The biological investigations that form the basis for this chapter have been facilitated by the support of many organizations and individuals. First and foremost, we would like to acknowledge the continuous support of Eduardo Carqueijeiro, “Director Regional do Ambiente” (Secretaria Regional do Ambiente e do Mar do Governo Regional dos Açores). The financial support was from the Project ATLÂNTICO – EU Program INTERREG III B (2003-2005) under the coordination of “Dirección General de Política Ambiental del Gobierno de Canarias” (Canary Islands).

University of the Azores supported most of the research work of the authors of this chapter, and deserves a special mention as the institution that performs the most relevant research activities in biodiversity in the Azores.

The entomological scientific expeditions to the several Azorean islands in the last years (project BALA) were made possible by the generous support of Manuel Loureiro, “Director dos Serviços Florestais” (1998-2000), as well as by Dalberto Teixeira Pombo (CJN - S. Maria) one of the few Naturalists that ever lived in these islands.

4. Agradecimentos

Os autores expressam aqui o seu agradecimento pela disponibilidade e saber que Regina Meneses colocou na revisão e correção da versão inglesa deste capítulo. As investigações biológicas, que constituem a base deste capítulo, só foram possíveis devido ao apoio de muitas organizações e indivíduos. Em primeiro lugar gostaríamos de agradecer ao Eduardo Carqueijeiro, Director Regional do Ambiente (Secretaria Regional do Ambiente e do Mar do Governo Regional dos Açores) pelo seu contínuo apoio às nossas iniciativas. O apoio financeiro recente veio através do projecto ATLÂNTICO – EU Program INTERREG III B (2003-2005) coordenado pela “Dirección General de Política Ambiental del Gobierno de Canarias” (Ilhas Canárias).

A Universidade dos Açores tem suportado a maior parte da investigação dos autores deste capítulo, e merece uma especial menção como a única instituição que realiza investigação relevante na área da biodiversidade no arquipélago.

As expedições científicas entomológicas às várias ilhas dos Açores (projeto BALA) só foram possíveis devido ao apoio generoso de Manuel Loureiro como Director dos Serviços Florestais (1998-2000), e ainda de Dalberto Teixeira Pombo (CJN - S. Maria), um dos poucos Naturalistas que alguma vez viveram nestas ilhas.

5. Bibliografia (References)

- Allorge, P. & Allorge, V. (1950) Hépatiques recoltées par P. et V. Allorge aux îles Açores en 1937. *Révue Bryologique et Lichénologique*, **19**, 90-118.
- Allorge, P. & Allorge, V. (1952) Mousses recoltées par P. et V. Allorge aux îles Açores en 1937. *Révue Bryologique et Lichénologique*, **21**, 50-95.
- Allorge, P. & Persson, H. (1938) Contribution à la flore hepaticologique des îles Açores. *Annales Bryologici*, **11**, 6-14.
- Bates, J. W. & Gabriel (1997) Sphagnum cuspidatum and S. imbricatum ssp. affine new to Macaronesia, and other new island records for Terceira, Azores. *Journal of Bryology*, **19**, 645-648.
- Barreto, S., Borges, P.A.V. & Guo, Q. (2003) A Typing error in the Tokeshi's test of bimodality. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 173-174.
- Borges, P.A.V. (1991) Two new species of *Tarphius* Erichson, 1848 (Coleoptera, Colydiidae) from the Azores. *Bocagiana*, **143**, 1-11.
- Borges, P.A.V., Aguiar, C., Amaral, J., Amorim, I.R., André, G., Arraiol, A., Baz A., Dinis, F., Enghoff, H., Gaspar, C., Ilharco, F., Mahnert, V., Melo, C., Pereira, F., Quartau, J.A., Ribeiro, S., Ribes, J., Serrano, A.R.M., Sousa, A.B., Strassen, R.Z., Vieira, L., Vieira, V., Vitorino, A. & Wunderlich, J. (2005b) Ranking protected areas in the Azores using standardized sampling of soil epigean arthropods. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 2029-2060.
- Borges, P.A.V., Azevedo, E.B. & Borba, A. (2005c) Biodiversidade e conservação da natureza em ilhas oceânicas: o caso dos Açores. In *Millenium Ecosystem Assessment - Portuguese Edition* (ed H. M. Pereira *et al.*), pp. in press. Gradiva, Lisboa.
- Borges, P.A.V. & Brown, V.K. (1999) Effect of island geological age on the arthropod species richness of Azorean pastures. *Biological Journal of the Linnean Society*, **66**, 373-410.
- Borges, P.A.V. & Brown, V.K. (2001) Phytophagous insects and web-building spiders in relation to pasture vegetation complexity. *Ecography*, **24**, 68-82.
- Borges, P.A.V. & Brown, V.K. (2004) Arthropod community structure in pastures of an island archipelago (Azores): looking for local-regional species richness patterns at small-scales. *Bulletin of Entomological Research*, **94**, 111-121.
- Borges, P.A.V., Lobo, J.M., Azevedo, E.B., Gaspar, C., Melo, C. & Nunes, L.V. (2005a) Invasibility and species richness of island endemic arthropods: a general model of endemic vs. exotic species. *Journal of Biogeography*, in press.
- Borges, P.A.V. & Oromí, P. (2005) The Azores. In *Encyclopaedia Biospeleologica. Tome Ia Amérique et Europe*. (eds C. Juberthie & V. Decu) pp. in press. Société de Biospéleologie, Moulis.
- Borges, P.A.V., Serrano, A.R.M. & Amorim, I.R. (2004) New species of cave-dwelling beetles (Coleoptera: Carabidae: Trechinae) from the Azores. *Journal of Natural History*, **38**, 1303-1313.
- Borges, P.A.V., Serrano, A.R.M. & Quartau, J.A. (2000) Ranking the Azorean Natural Forest Reserves for conservation using their endemic arthropods. *Journal of Insect Conservation*, **4**, 129-147.
- Brown, J.H. (1995) *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Cardoso, P., Borges, P.A.V. & Gaspar, C. (submitted) The development of an Index of Biotic Integrity for Azorean natural forests arthropods. *Ecological Indicators*.
- Casas, C. (1991) New checklist of Spanish mosses. *Orsis*, **6**, 3-26
- Casas, C. (1998) The Anthocerotae and Hepaticae of Spain and Balearic Islands: a preliminary checklist. *Orsis*, **13**, 17-26.
- Churchill, S.P. (1986) A revision of Echinodium Jur. (Echinodiaceae: Hypnobryales). *Journal of Bryology*, **14**, 117-133.
- Crundwell, A.C., Greven, H.C. & Stern, R.C. (1994) Some additions to the bryophyte flora of the Azores. *Journal of Bryology*, **18**, 329-337.
- Dias, E., Elias, R.B. & Nunes, L.V. (2004) Vegetation mapping and nature conservation: a case study in Terceira Island (Azores). *Biodiversity and Conservation*, **13**, 1519-1539.
- Eason E.H. & Ashmole N.P. (1992) Indigenous centipedes (Chilopoda: Lithobiomorpha) from Azorean caves and lava flows. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **105**, 407-429.
- ECCB (1995) *Red data book of European bryophytes*. European Committee for the Conservation of Bryophytes. Trondheim.
- Eggers, J. (1982) Artenliste der Moose Makaronesiens. *Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie*, **3**, 283-335.
- Feldberg, K., Groth, H., Wilson, R., Schäfer-Verwimp, A. & Heinricks, J. (2004) Cryptic speciation in *Herbertus* (Herbertaceae, Jungermanniopsida): Range and morphology of *Herbertus sendtneri* inferred from nrITS sequences. *Plant Systematics and Evolution*, **249**, 247-261.

- Fujaco A., Mendonça, D., Borges, P.A.V., Laimer, M. & Câmara Machado, A. da (2005) Interpreting the taxonomy and biogeography of *Hipparchia azorina* complex based on mtDNA analysis (Lepidoptera, Nymphalidae). *Arquipélago*, in press.
- Gabriel, R. (1994) *Briófitos da Ilha Terceira (Açores)*. Ecologia, distribuição e vulnerabilidade de espécies seleccionadas. M. Sc. thesis. Departamento de Ciências Agrárias. Universidade dos Açores. Angra do Heroísmo.
- Gabriel, R. (2000) *Ecophysiology of Azorean forest bryophytes*. Ph. D. thesis. Department of Biology. Imperial College of Science, Technology and Medicine. University of London. London.
- Gabriel, R. & Bates, J.W. (2005) Bryophyte community composition and habitat specificity in the natural forests of Terceira, Azores. *Plant Ecology*, **177**, 125-144.
- Gabriel, R. & Sérgio, C. (1995) Bryophyte survey for a first planning of conservation areas in Terceira (Açores). *Criptogamica Helvetica*, **18**, 35-41.
- Gaston, K.J. (1994) *Rarity*. Chapman & Hall, London.
- Gaston, K.J., Borges, P.A.V., He, F & Gaspar, C. (submitted) Abundance, spatial variance, & occupancy: species distribution in the Azores. *Journal of Animal Ecology*.
- Hallingbäck, T. (2001) Globally Endangered Bryophytes Species in Europe. *Novitates Botanicae Universitatis Carolinae*, **15**, 9-26.
- Henderson, P.A. & Seaby R.M.H. (2004) *CAP – Community Analysis Package, Version 3.0*. Pisces Conservation Ltd. www.pisces-conservation.com.
- Heywood, V.H. & Watson, R.T. (1995) *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, Great Britain.
- Hortal, J., Borges, P.A.V. & Gaspar, C. (submitted) Fitting species accumulation curves in arthropod data at different spatial scales. *Journal of Animal Ecology*.
- Izquierdo, I., Martín, J.L., Zurita, N. & Arechavaleta, M. (eds.) (2001) *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres) 2001*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias.
- Losada-Lima, A., Dirkse, G. M. & Rodríguez-Núñez, S. (2001) División Bryophyta. In *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)* (eds I. Izquierdo, I., J.L. Martín, N. Zurita & M. Arechavaleta) pp. 88-97. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente Gobierno de Canarias.
- Martins, A.M.F. (1989a) O Complexo “*Napaeus pruininus*” em São Miguel e na Terceira. *Açoreana*, **7**, 41-54.
- Martins, A.M.F. (1989b) Espécies novas do Género *Oxychilus* (Gastropoda: Zonitidae) na Ilha Terceira. *Açoreana*, **7**, 55-71.
- Martins, A.M.F. (1993) The Azores - Westernmost Europe: Where evolution can be caught red-handed. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Sup. **2**, 181-198.
- May, R.M. (1999) What we do and do not know about the diversity of life on earth. In *Perspectives in Ecology* (ed. A. Farina) pp. 33-40. Backhuys Publisher, Leiden, NL.
- Moore, R., Clark, W.D. & Stern, K.R. (1995) *Botany*. Toronto: Wm. C. Brown Publishers.
- Platia, G. & Borges, P.A.V. (2002) Description of a new species of *Athous* and record of the female of *A. azoricus* Platia & Gudenzi from the Azores (Coleoptera, Elateridae). *Elytron*, **16**, 91-95.
- Quartau, J.A. & Borges, P.A.V. (2003) A new species of the genus *Aphrodes* Curtis from the Azores (Hemiptera, Cicadellidae). *Bocagiana*, **213**, 1-11.
- Ribeiro, S.P., Borges, P.A.V., Gaspar, C., Melo, C., Serrano, A.R.M., Amaral, J., Aguiar, C., André, G. & Quartau, J.A. (2005) Canopy insect herbivores in the Azorean Laurisilva forests: key host plant species in a highly generalist insect community. *Ecography*, **28**, 315-330.
- Ribes, J & Borges, P.A.V. (2001) A new subspecies of *Orthotylus junipericola* Linnauvori, 1965 (Heteroptera; Miridae) from the Azores. *Arquipélago. Life and Marine Sciences*, **18A**, 1-4.
- Santos, A.M.C., Borges, P.A.V. & Lopes, D.J.L (2005) Parasitic Hymenoptera (Hymenoptera, Parasitica) diversity in fruit orchards from Terceira island (Azores). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, in press.
- Schumacker, R. (2001) The liverwort flora of the Azores: brief historical outline, present knowledge, endemics and phytogeographical aspects. *Belgium Journal of Botany*, **134**, 51-63.
- Sérgio, C. (1985) Notulae Bryoflorae Macaronesiae I. *Portugaliae Acta Biologica, Série B*, **14**, 161-180.
- Sérgio, C. (1991) Notulae Bryoflorae Macaronesiae II. *Portugaliae Acta Biologica, Série B*, **15**, 419-424.
- Sérgio, C. (1997) Notulae Bryoflorae Macaronesiae IV. *Portugaliae Acta Biologica, Série B*, **17**, 265-269.
- Sergio, C. & Carvalho, S. (2003) Annotated catalogue of Portuguese bryophytes. Separata da *Portugaliae Acta Biologica*, **21**, 5-230.

- Silva, L. (2001) *Plantas vasculares invasoras no arquipélago dos Açores*. Ph. D. thesis, Universidade dos Açores, Ponta Delgada.
- Silva, L. & Smith, C.W. (2004) A characterization of the non-indigenous flora of the Azores Archipelago. *Biological Invasions*, **6**, 193-204.
- Sjörgren, E. (1978) Bryophyte vegetation in the Azores Islands. *Memórias da Sociedade Broteriana*, **26**, 1-273.
- Sjörgren, E. (1990) Bryophyte flora and vegetation on the island of Graciosa (Azores) - with remarks on floristic diversity of the Azorean islands. *Arquipélago. Life and Earth Sciences*, **8**, 63-96.
- Sjörgren, E. (1993) Bryophyte flora and vegetation on the island of Corvo (Azores). *Arquipélago. Life and Marine Sciences*, **11**, 17-48.
- Stech, M., Ros, R.M. & Werner, O. (2001) The taxonomic status of *Thamnobryum maderense* (Kindb.) Hedenäs (Bryopsida) as inferred from molecular data. *Nova Hedwigia*, **72**, 251-257.
- Wilson, E.O. (1997) Introduction. In: *Biodiversity II – Understanding and Protecting Our Biological resources* (eds. M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson & E.O. Wilson), pp. 1-3. Joseph Henry Press, Washington, D.C.