

REFLEXÕES SOBRE A ZOOGEOGRAFIA DOS ARQUIPÉLAGOS DA MADEIRA E DAS SELVAGENS (1)

Por J. A. Quartau (2)

Com 2 figuras

ABSTRACT

REFLECTIONS ON THE ZOOGEOGRAPHY OF THE ARCHIPELAGOS OF MADEIRA AND THE SALVAGES. This paper presents some historical and theoretical aspects of the biogeography of the islands of Madeira and the Salvages with emphasis on their insect faunas. Former theories such as land bridge connections between these islands and the mainland should be replaced by hypotheses of overseas dispersal on the origin of these faunas. These hypotheses are explained by predictive and heuristic models such as «The Theory of Island Biogeography» and «The Taxon Cycle». Peculiarities which frequently are found among insular insects are also treated. These are interpreted by phenomena such as adaptive radiation, niche expansion, character release and evolution from *r* to *K* selection, among others.

«Islands should be an excellent theatre in which to study evolution»

(MacArthur & Wilson, 1967).

I n t r o d u ç ã o

O estudo das faunas e das floras insulares desde há muito que tem atraído e fascinado zoólogos e botânicos. As observações de Charles Darwin nas ilhas dos Galápagos e as de Alfred Russel Wallace no arquipélago Malaio estiveram na base da teoria da evolução através da selecção natural, teoria que continua a ser o suporte fundamental da moderna concepção da evolução orgânica. Por outro lado, conceitos gerais, como, por exemplo, de que a alopatria é o processo mais comum na formação de novas espécies, ou recentes modelos matemáticos, como

(1) Comunicação apresentada no 2.º Congresso Internacional da Sociedade Portuguesa de Entomologia (Funchal, 1-7 de Outubro de 1981).

(2) Centro de Fauna Portuguesa da Universidade de Lisboa (PL2). Laboratório Zoológico e Antropológico (Museu Bocage), Faculdade de Ciências de Lisboa, 1200 Lisboa.

a teoria da biogeografia insular de MacArthur & Wilson, devem a sua descoberta e formulação a estudos de biologia insular.

Além destas notáveis contribuições para um melhor conhecimento do fenómeno evolutivo, pléiades de outros naturalistas têm-se sentido atraídos pelas ilhas. Estas têm actuado como fonte de inspiração de muitos outros estudos de grande interesse.

Também o autor se tem interessado por alguns aspectos de zoologia insular, em particular com os relacionados com a zoogeografia dos cicadelídeos (Insecta, Homoptera) das ilhas da Macaronésia. Por isso se aproveitou esta oportunidade para se tecerem vários considerandos sobre alguns aspectos da biogeografia madeirense, dando-se ênfase aos relacionados com a sua fauna entomológica. Os seguintes temas serão abordados nesta comunicação: (1) zoogeografia da Madeira e das Selvagens, (2) teoria da biogeografia insular, (3) ciclo de táxones, (4) adaptações insulares e (5) conclusões.

Z o o g e o g r a f i a d a M a d e i r a e d a s S e l v a g e n s

A zoogeografia é aqui considerada no seu sentido mais amplo, a saber, o estudo da distribuição geográfica dos animais e de todos os factores, quer biológicos, históricos ou outros que originaram tal distribuição. Assim definida, a zoogeografia compreende a zoogeografia descritiva, que pretende descrever e sistematizar a aparentemente confusa diversidade dos fenómenos zoogeográficos e, ainda, a zoogeografia causal, que tem por objectivo descortinar todos os factores que determinaram as áreas de distribuição das espécies animais (Müller, 1974).

Numerosos entomologistas têm visitado a Madeira e contribuído para um melhor conhecimento da sua fauna, tendo tratado, entre outros aspectos, a sua composição e origem. São de salientar alguns exemplos como Balachowsky (1838, 1946), China (1938) e Lindberg (1941, 1960, 1961), que abordaram a fauna madeirense de hemípteros, Chopard (1937, 1938, 1942, 1946), que tratou a sua fauna de dermápteros, ortópteros, dictiópteros e fasmídeos, Frey (1939, 1949), que estudou a referente a dípteros, Schmitz (1896) e Saunders (1903), que consideraram a de himenópteros, Wollaston (1854, 1857, 1858, 1862), que tratou a de coleópteros, (3) etc.

Considerando os diversos grupos de insectos, pode-se dizer que, como regra geral, têm-se encontrado espécies antigas, endémicas da Madeira ou da Macaronésia, espécies de distribuição paleárctica ocidental e, finalmente, espécies cosmopolitas ou subcosmopolitas (Princis, 1963; Nybom, 1965; Brindle, 1969; Strassen, 1965, 1977; Svensson, 1977).

(3) Para um conhecimento mais completo dos estudos entomológicos referentes à Madeira e Selvagens, vejam-se a lista bibliográfica de Vieira (1954) e diversos outros artigos publicados posteriormente àquela data, quer na revista *Bocagiana*, quer no *Boletim do Museu Municipal do Funchal*.

Têm-se posto diversas hipóteses sobre a origem dos insectos da Madeira e das outras ilhas macaronésicas. Estas hipóteses resumem-se basicamente a duas tendências, que podem ser assim enunciadas: (a) esses insectos teriam alcançado essas ilhas por dispersão transoceânica a longa distância (⁴), quer passiva, quer activa, ou (b) teriam imigrado através de pontes continentais que, no passado, teriam ligado essas ilhas ao continente euro-africano ou, então, teriam descendido dos povoados originais dum primitivo território pré-macaronésico de que as ilhas norte-atlânticas actuais são apenas resíduos. Estas tendências têm sido chamadas, respectivamente, as teorias migracionista e extensionista (Tavares, 1965).

Se bem que tenham existido defensores da dispersão transoceânica para a Madeira (⁵) (e.g., D'Orchymont, 1936; Balachowsky, 1946), têm sido, porém, os defensores da segunda tendência que têm dominado este campo (Chopard, 1937; Badonnel, 1946; Jeannel, 1946; Uyttenboogaart, 1946; Mateu, 1961; Vandel, 1961). De facto, o descrédito do poder de dispersão a grande distância deve-se, sem dúvida, a um conjunto de peculiaridades da fauna macaronésica que estes autores não conseguiram explicar à luz da dispersão transoceânica. São exemplos dessas peculiaridades uma elevada percentagem de formas endémicas, a presença de formas endógeas e cavernícolas, a presença de insectos ápteros e braquípteros e, ainda, de insectos com poder de dispersão interinsular muito reduzido ou praticamente nulo. Mateu (1961) ao tratar a fauna coleopterológica da Madeira e das Canárias diz, por exemplo, que «La actual fauna de carábidos (y de coleópteros en general) por la diversidad de sus líneas, gran número de especies endémicas, por sus caracteres paleogenéticos unas veces y ultraevolucionados otras, por sus estrechas afinidades con las especies del sur de Europa (Península ibérica par el grupo maderense) y Africa del Norte (éstas últimas para el grupo canario), no puede suponerse derivada de las especies fortuitamente introducidas en las islas por los agentes pasivos y accidentales de la dispersión de los seres»; mais adiante diz: «Se impone pues, el aceptar el origen continental de la fauna madero-canariense».

A hipótese das migrações através de pontes continentais foi, sem dúvida, influenciada por um clima geral de opinião no qual pontes terrestres e vias migratórias eram fundamentalmente baseadas em con-

(4) «Long-distance overseas dispersal» ou «trans-oceanic migration» na bibliografia anglo-saxónica. A dispersão pode ser causada por movimento activo (dispersão activa) ou efectuada através dum agente como o vento, o mar, outro organismo incluindo o homem, etc. (dispersão passiva) (Udvardy, 1969).

(5) O próprio Darwin foi um defensor persistente da importância das migrações a grande distância na colonização das ilhas oceânicas, opondo-se às teorias extensionistas. No seu célebre livro «The origin of species» (1859) afirma: «The nature and relative proportions of the inhabitants of oceanic islands are likewise opposed to the belief of their former continuity with continents».

tinentes fixos (e. g., Schuchert, 1932; Darlington, 1957). Se bem que Wegener em 1915 já tivesse postulado a migração dos continentes, muitos paleontologistas e naturalistas rejeitaram tal hipótese, mostrando preferência por pontes terrestres, se bem que progressivamente mais modestas (Hallam, 1972).

Só nestes dois últimos decénios é que o conceito da deriva dos continentes definitivamente se infiltrou nos trabalhos de biogeógrafos e biossistematas (Marvin, 1973), tendo este conceito servido para explicar muitas das actuais distribuições de faunas e floras, em especial quando referidas a níveis taxonómicos superiores (e. g., Colbert, 1973; Raven & Axelrod, 1974).

Importa notar, contudo, que as modernas teorias de deslocação dos continentes não explicam nem as distribuições disjuntas de espécies ou de géneros actuais, nem a maioria das diversificações ou irradiações adaptativas ocorridas nos arquipélagos (Simpson, 1978). Este facto e os recentes progressos no domínio da biossistemática e da ecologia, acrescidos da ausência de dados geológicos que sugiram ligações continentais, apontam para a necessidade de se reanalisar à luz das novas descobertas o modo como se deu a colonização de muitos dos insectos que habitam a Madeira. Na verdade, a verificação experimental de modelos como a *Teoria da Biogeografia Insular* (MacArthur & Wilson, 1963, 1967) ou o *Ciclo de Táxones* (Wilson, 1959, 1961), assim como a observação do processo colonizador em ilhas formadas de novo, como Surtsey, na Islândia (Fridriksson, 1975), ou Cracatoa, em Java (Dammerman, 1948), têm mostrado que a dispersão transoceânica a grande distância é um facto. Mostram, além disso, que uma colonização com êxito é fundamentalmente um problema de flexibilidade ou valência ecológica do migrador e da probabilidade de o mesmo encontrar uma biocenose compatível. Na Madeira, tal como em quaisquer outros arquipélagos oceânicos, o vento, o voo activo, as jangadas de vegetação, as patas de aves, etc., e tempo evolutivo podem, na verdade, explicar satisfatoriamente a sua fauna e flora.

Elton (1925), Berland (1935), Glick (1939) ou Johnson (1950, 1969), entre muitos outros, demonstraram capazmente como um destes factores — o vento — pode actuar eficazmente na dispersão dos insectos até às ilhas. No respeitante à Madeira, Classey (1966), por exemplo, notou que surgiram várias espécies de Lepidópteros de distribuição etiópica após ter soprado o vento de origem africana localmente designado por «leste». Por sua vez, a recente colonização da Madeira por *Pieris rapae* (Lepidoptera, Pieridae) deve-se, de acordo com Wolff (1975), a ventos provenientes da Península Ibérica. Svensson (1977) sugere o voo, provavelmente combinado com ventos favoráveis, como origem da colonização dos ditiscídeos e girinídeos (Coleoptera) não endémicos da Madeira. Por outro lado, a sugestão de Lindroth (1960), de que os carabídeos endémicos dos Açores, braquípteros ou ápteros e, portanto, não voadores, devem ser descendentes de antepassados ala-

dos que chegaram através do voo àquele arquipélago, deve igualmente ser aplicável à grande maioria dos insectos braquípteros da Madeira.

O tempo, por sua vez, é um factor que pode tornar possível o que é altamente improvável. Por exemplo, no arquipélago dos Galápagos, com cerca de 3 milhões de anos, a chegada de uma planta de 8.000 em 8.000 anos é suficiente para explicar a sua flora indígena actual (Porter, 1967). Por outro lado, nalgumas ilhas do Hawaii, com cerca de 5 milhões de anos, as plantas vasculares apenas teriam precisado de ter chegado uma em cada 30.000 anos, os gasterópodes terrestres um em cada 200.000 anos e as aves uma em cada 350.000 anos (Gorman, 1979).

Do exposto se conclui, portanto, que a origem da fauna entomológica da Madeira pode ser fundamentalmente explicada pelos diferentes métodos de dispersão transoceânica das suas espécies. Tal deverá ser o esquema geral aplicável à maioria das ilhas macaronésicas. É de ressaltar, contudo, excepções como a ilha de Lanzarote, nas Canárias, que parece ter estado de facto ligada, no passado, ao continente africano (Sauer & Rothe, 1972).

A Teoria da Biogeografia Insular

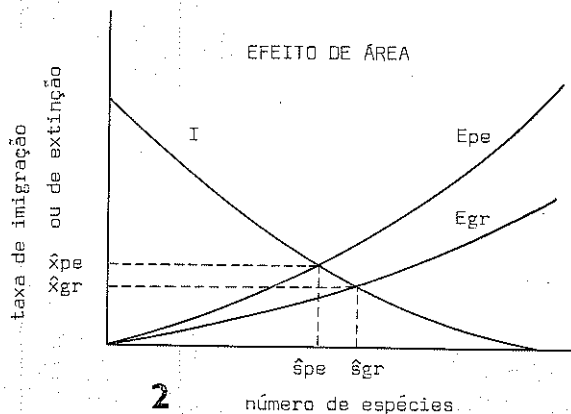
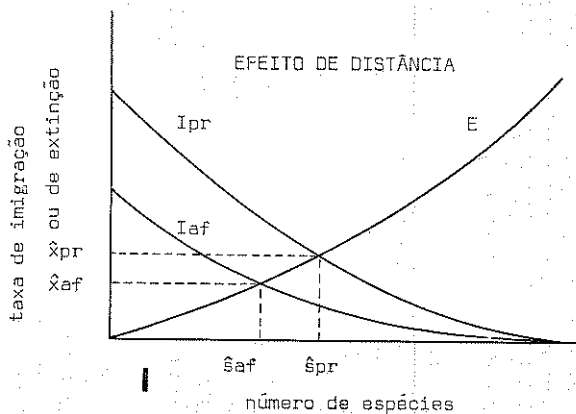
O estudo da dinâmica das comunidades insulares deve grande impulso ao célebre modelo da *Teoria da Biogeografia Insular*, proposto por MacArthur & Wilson (1963, 1967) (6), que veio responder a diversas interrogações que notáveis ecologistas como Charles Elton (7), já antes haviam posto.

Pode mesmo dizer-se que tal teoria lançou as bases da moderna biogeografia insular e transformou esta ciência (e a biogeografia em geral) numa ciência experimental.

Partindo dum modelo que pressupõe (a) uma velocidade de imigração constante e igual para todos os membros de dado grupo taxonómico (ou ecológico) e (b) que as ilhas para onde se dá a imigração possuem áreas constantes e estão a distâncias também constantes do continente, MacArthur & Wilson (1963, 1967) chegaram à conclusão de que o número de espécies desses grupos tende para um valor de equilíbrio constante em cada ilha, apesar da composição em espécies mudar. Este valor é dependente da área da ilha e da distância a que esta se encontra em relação ao território donde se fez a emigração, normalmente um continente (Figs. 1 e 2). Assim, ilhas grandes e próximas do continente possuirão uma taxa de imigração maior que as ilhas pequenas e mais afastadas. Além disso, a taxa de extinção será maior

(6) Veja-se igualmente Preston (1962a, 1962b).

(7) No seu ainda apaixonante livro «The Ecology of Invasions by Animals and Plants» (1958) este autor, ao tratar o destino ecológico das ilhas isoladas nos oceanos, interroga-se: «What is the full ecosystem on a place like Guam or Kauai or Easter Island? How many species can get along together in one place? What is the nature of the balance amongst them?».



Figuras 1 e 2. — Efeito de distância (Fig. 1): uma ilha próxima do território donde se fez a emigração possui um número superior de espécies (\hat{s}_{pr}) e uma taxa de inversão (\hat{x}_{pr}) também superior do que uma ilha mais afastada. Efeito de área (Fig. 2): uma ilha grande possui um número superior de espécies (\hat{s}_{gr}) e uma taxa de inversão menor (\hat{x}_{gr}) do que uma ilha mais pequena.

(Modificado de Simberloff, 1974).

nas ilhas pequenas do que nas grandes, visto as populações pequenas terem maior probabilidade de extinção devido a flutuações populacionais. Trata-se dum equilíbrio dinâmico que só é atingido quando as taxas de imigração e de extinção para cada ilha forem iguais.

O modelo tem, portanto, valor previsivo e as previsões são testáveis (ou podem ser sujeitas a *falsificação*)⁽⁸⁾ por observação de campo e por experimentação.

Sinteticamente podem-se resumir a quatro as previsões feitas pelo modelo (Gorman, 1979):

(i) O número de espécies que habita dada ilha tende a ser constante a partir de determinada altura, i. e., há um limite de saturação para cada ilha.

(ii) Apesar deste valor constante, há espécies que se vão extinguindo e novas espécies que vão colonizando a ilha, i. e., há uma mudança constante na sua composição taxonómica.

(iii) O número de extinções é equilibrado pelo das imigrações.

(iv) A taxa de inversão⁽⁹⁾ de espécies varia inversamente com a área da ilha e com a sua distância ao continente.

Por outro lado, uma série de experiências habilmente conduzidas por Simberloff (1969), Wilson & Simberloff (1969) e por Simberloff & Wilson (1970) num grupo de ilhas de mangal da Flórida, deram resultados em harmonia com as previsões do modelo. Estas ilhas, com diferentes áreas e a diferentes distâncias em relação à costa, foram depauperadas faunisticamente por fumigação, após o que, e durante alguns anos depois, se calcularam as taxas de imigração e de inversão das suas faunas de artrópodes (essencialmente insectos). O modelo foi confirmado, pois o número de espécies tendeu para um valor constante em cada uma das ilhas, tendo variado continuamente a sua composição faunística.

O modelo tem sido aperfeiçoado, de modo a poder ser aplicado às situações em que os táxones de dado grupo não apresentam iguais taxas de dispersão, como, entretanto, se verificou. O modelo também tem sido modificado para incluir casos em que as taxas de inversão são menores do que as teoricamente esperadas, em virtude de entrarem em cena espécies transitórias, ou sejam, falsas colonizadoras.

Seria muito interessante aplicar este modelo às faunas entomológicas das ilhas dos arquipélagos da Madeira e das Selvagens de modo a verificar-se quais os grupos que o seguem e, em caso negativo, investigar porquê, tal como tem sido feito noutros casos (e.g., Solem, 1973).

(8) *Sensu* Karl Popper (cf. Magee, 1978).

(9) «Turnover rate» na bibliografia anglo-saxónica. A taxa de inversão parece, de facto, estar directamente relacionada com a percentagem de espécies não endémicas de cada ilha. Sendo assim, como a taxa de inversão varia inversamente com a área da ilha, e com a sua distância ao continente, a teoria prevê ainda que a percentagem de endemismos deverá variar na razão directa da área de dada ilha e da distância a que esta se encontra em relação ao continente (MacArthur & Wilson, 1967).

A *Teoria da Biogeografia Insular* é de importância considerável visto ter-se verificado que a mesma explica grande número de situações continentais, onde muitos dos *habitats* são de distribuição descontínua, i. e., funcionam como ilhas. Assim, cavernas, charcos de água, árvores isoladas, culturas, etc., parecem obedecer e seguir o mesmo modelo básico. Isto irá permitir a aplicação deste modelo não só a problemas de ecologia geral, mas também a aspectos aplicados como no controlo de pragas e na conservação de reservas naturais (Terborgh, 1974; Wilson & Willis, 1975).

O C i c l o d e T á x o n e s

Outra teoria desenvolvida a par com a *Teoria da Biogeografia Insular* é a que Wilson (1959, 1961) designou por *Ciclo de Táxones*.⁽¹⁰⁾ Segundo esta teoria, as espécies restringidas às florestas das montanhas interiores das ilhas serão as espécies mais antigas e as que estarão mais próximas da sua própria extinção. Nas zonas de baixa elevação, em particular nos *habitats* junto à costa, é que se encontrarão as espécies mais recentes, menos especializadas ecologicamente e, portanto, com menor probabilidade de extinção. Este modelo pressupõe que os imigrantes com êxito em dada ilha possuem vantagens adaptativas em relação às espécies residentes, pois deixaram no continente os seus parasitas e predadores normais. Deste modo, «empurram» as espécies residentes para os *habitats* do interior, únicos locais onde estas ainda conseguem manter superioridade competitiva. É, portanto, a pressão da competição interespecífica que conduz à evolução das espécies residentes, ou seja, promove a sua diversificação. Na sua generalidade o *Ciclo de Táxones* é consistente com dados geográficos e ecológicos referentes a aves, répteis e insectos de vários grupos de ilhas (Simberloff, 1974).

A aplicação deste modelo à Madeira faz prever que a maioria dos seus insectos endémicos deverá habitar as florestas interiores da *Laurisilva*. Seria interessante fazer-se um estudo comparativo dos diversos grupos de insectos da Madeira e relacionar o seu grau de endemismo com os *habitats* desta ilha. Apenas como observação provisória, é curioso notar que, no respeitante aos homópteros auquenorrincos da Madeira, das 6 espécies indicadas como endémicas (China, 1938; Lindberg, 1961), *Erythroneura madeirensis*, *Typhlocyba maderae*, *Cixius verticalis* e *C. madeirensis* aparecem preferencialmente na *Laurisilva* das montanhas.

Um apaixonante aspecto da ecologia insular e em estreita ligação com o *Ciclo de Táxones* é o que se relaciona com o êxito das imigrações. Na verdade, das espécies que chegam a determinada ilha, apenas uma minoria a coloniza efectivamente. As espécies residentes formam comunidades de tal modo coadaptadas que se tornam difíceis novas co-

(10) Vejam-se, igualmente, MacArthur & Wilson (1967) e Ricklefs & Cox (1972).

lonizações. Estas, quando ocorrem, são realizadas geralmente por espécies com elevados potenciais de multiplicação (estrategistas do tipo *r*) que, ao fim de algum tempo de estabelecidas, tendem a evoluir para estrategistas do tipo *K*. São, além disso, espécies com elevada capacidade de integração com as comunidades residentes. Essa integração é feita quer pela colonização de nichos ecológicos ⁽¹¹⁾ desocupados, quer pela eliminação de outras espécies. Este último aspecto, da chamada exclusão competitiva, tem sido observado em muitas ilhas, entre as quais a Madeira. As formigas, que pelo menos por duas vezes já substituíram a fauna residente, fornecem um exemplo bem conhecido. Primeiramente foi a espécie africana *Pheidole megacephala* que, ao estabelecer-se na Madeira, eliminou a fauna de formigas então existente. Mais tarde, foi a vez da formiga argentina *Iridomyrmex humilis* invadir aquela ilha, onde havia de substituir a *P. megacephala* (Elton, 1958; Skaife, 1964; Gorman, 1979). Fenómeno semelhante parece ter sucedido com os Dermápteros da Madeira (Brindle, 1969).

O resultado de dada imigração deve depender, portanto, do número de espécies já presentes nas ilhas e dos tipos ecológicos dessas espécies. Pelo menos em alguns casos, a colonização deve também corresponder a um processo fundamentalmente determinístico, no qual um dos raros elementos estocásticos presentes é a ordem de chegada dos primeiros imigrantes (cf. Gorman, 1979).

A d a p t a ç õ e s i n s u l a r e s

Desde há muito que se notou que as faunas das ilhas possuem caracteres distintos e peculiares, o que tem atraído a atenção dos naturalistas. Darwin, por exemplo, ficou deveras impressionado com a diversidade e peculiaridade da fauna dos Galápagos, ilhas que oferecem exemplos clássicos da extraordinária divergência que pode ocorrer a seguir a dada colonização (irradiação ou diversificação adaptativa). Um exemplo notável desta diversificação parece ter sucedido com o género *Drosophila* nas ilhas do Hawai. Na verdade, este género e um outro muito próximo possuem ali cerca de 400 espécies, que devem ter divergido a partir duma única espécie ancestral, proveniente do Japão e que, por sua vez, deve ter chegado àquelas ilhas há não mais de 5 milhões de anos (Edwards, 1977).

Algumas das interessantes transformações que podem ocorrer nos insectos que colonizaram as ilhas compreendem a perda da capacidade de voar, a redução da capacidade de competir e diversas outras alterações no tamanho, forma e cor. Na verdade, apterismo, braquipterismo, gigantetismo, nanismo, alterações nas proporções do corpo e

(11) No sentido de Odum (1959), ou seja, «The ecological niche as the position or status of an organism within its community and ecosystem resulting from the organism's structural adaptations, physiological responses and specific behavior (inherited and/or learned)». Para uma introdução à discussão do conceito veja-se, por exemplo, Pianka (1978).

melanismo são adaptações comumente referidas como ocorrendo nos insectos que colonizaram as ilhas (Sacchi, 1961; Carlquist, 1974).

A perda da capacidade do voo corresponde, basicamente, a uma diminuição da capacidade de dispersão. Desde há muito que a ausência das asas ou a redução das mesmas tem sido observada nos insectos insulares, e.g., em coleópteros, dípteros, himenópteros, homópteros e até lepidópteros. Darwin (1859), baseando-se nas observações de Wollaston (1854) sobre os coleópteros da Madeira, Darlington (1943) ao tratar os carabídeos das montanhas e das ilhas, ou Perkins (1913) e Zimmerman (1948) ao considerarem a fauna entomológica do Hawai, focaram, entre outros, este interessante fenómeno. O próprio autor (Quartau, 1975; no prelo) encontrou nas ilhas Selvagens alguns homópteros auquenorrincos braquípteros (dois flatídeos e um cicadelídeo), se bem que a maioria dos cicadelídeos da Madeira e das Selvagens sejam normalmente alados.

De acordo com Darwin (1859) ⁽¹²⁾ o braquíptero, ou mesmo a ausência de asas, corresponderia a uma adaptação que permitiria aos insectos persistirem nas pequenas ilhas e não se perderem no mar, pela acção do vento. Portanto, a selecção actuarial no sentido dos insectos não voadores, geralmente braquípteros ou ápteros.

Darlington (1943) considerou tal explicação demasiado simplista. Segundo este autor, a maioria das ilhas é mais estável e homogénea ecologicamente do que os continentes, pelo que as suas faunas tendem a evoluir para uma elevada estabilidade populacional. Será esta estabilidade populacional que, por sua vez, tenderá a desfavorecer a persistência da capacidade do voo. Assim, os insectos tornar-se-ão ápteros nas ilhas não porque o voo lhes é prejudicial, mas porque este deixa de lhes oferecer vantagens adaptativas (Scholtz, 1981). É natural, também, que a ausência ou diminuição de predadores nas ilhas acelere o processo conducente ao apterismo.

Por outro lado, a redução da capacidade de competir é outra alteração que parece caracterizar muitas espécies insulares. Na verdade, a capacidade de competir deve depender duma pressão selectiva constante, que, por via de regra, está abundantemente representada nos continentes. Esta pressão pode baixar consideravelmente quando uma espécie migra, visto esta deixar atrás os seus competidores durante a colonização. Além disso, a depauperação genética que ocorre durante o processo colonizador deve acelerar esta alteração.

No que se refere ao nanismo, é de salientar que formas pequenas reflectem uma maior capacidade de dispersão, o que foi amplamente

(12) «For during many successive generations each individual beetle which flew least, either from its wings having been ever so little less perfectly developed or from indolent habit, will have had the best chance of surviving from not being blown out to sea; and on the other hand, those beetles which most easily took to flight would oftenest have been blown to sea, and thus destroyed» («Laws of Variation», Chapter V).

confirmado, por exemplo, por Gressitt e colaboradores (e. g., Gressitt *et. al.*, 1958; 1960; 1961). Dimensões pequenas são ainda uma adaptação a menos alimento disponível, o que de facto se verifica nas ilhas em relação aos continentes.

Em oposição ao nanismo, há abundante documentação que sugere que muitos insectos terão evoluído no sentido do gigantetismo. Há diversas citações, como, por exemplo, de carabídeos (Coleoptera) do Porto Rico, drosofilídeos (Diptera) do Hawai ou de coleópteros da Madeira (Carlquist, 1965, 1974). Factores como a diminuição da competição interespecífica e da predação, que pode conduzir à ampliação dos nichos ecológicos, assim como a redução da capacidade de dispersão devem estar na origem deste processo. ⁽¹³⁾

Alterações nos hábitos e no *habitat* ⁽¹⁴⁾ são outras intrigantes adaptações insulares que, decerto, ainda nos oferecem vasto campo de investigação na Madeira e nas Selvagens. Carlquist (1974), citando diversas fontes referentes a ilhas oceânicas, dá exemplos de larvas de libélulas (Odonata) que se adaptaram à vida terrestre, de heterópteros (Hemiptera) dulçaquícolos que se tornaram arborícolas, de larvas de tipulídeos (Diptera) que enveredaram pelo hábito mineiro em folhas de plantas, etc. Algumas destas notáveis alterações do comportamento e do *habitat* típicos de dado grupo podem ser interpretadas como consequência da considerável flexibilidade ou valência ecológica que caracteriza o migrador com êxito, quando em presença de novos competidores. É esta flexibilidade que lhe vai permitir ocupar determinado nicho ecológico ainda desocupado, mesmo quando este não corresponde ao seu *habitat* normal.

C o n c l u s õ e s

Como se pode ver pelas considerações atrás feitas, a ilha da Madeira pode ser encarada como uma ilha oceânica típica, pois a origem da sua fauna entomológica é susceptível de ser explicada por dispersão transoceânica a longa distância, quer activa, quer passiva (nesta última incluindo-se a acção humana).

Por outro lado, as ilhas que constituem os arquipélagos da Madeira e das Selvagens oferecem-nos amplo material que poderá confirmar, completar e até mesmo corrigir os conceitos e modelos que se têm desenvolvido sobre dispersão e evolução insular. No dizer, por exemplo, de Carlquist (1974) as ilhas são autênticos laboratórios evolutivos e uma melhor compreensão da dinâmica das suas comunidades é de gran-

(13) O gigantetismo pode ser interpretado como um exemplo do chamado «character release», i. e., da fixação de determinados caracteres que correspondem à invasão de nichos ecológicos ampliados. Por sua vez a expansão do nicho ecológico de dada espécie («ecological release» ou «niche expansion») pode ser o resultado da redução ou ausência da competição e da predação (MacArthur & Wilson, 1967).

(14) «Ecological shifts» na bibliografia anglo-saxónica.

de importância não só para a ecologia insular, mas também para a ecologia em geral.

Na verdade, se muitos *habitats* continentais forem algo insulares, como parece suceder (Simberloff, 1974), então as suas comunidades estão em equilíbrio dinâmico tal como as ilhas oceânicas, podendo-se fazer nos continentes as mesmas previsões que nas ilhas.

SUMMARY

Since the observations by Charles Darwin in the Galapagos Islands and Alfred Wallace in the islands of the East Indies, the studies of island communities have played a major role in the development of evolutionary and ecological thought.

This paper presents some theoretical aspects of the biogeography of the islands of Madeira and the Salvages with emphasis on their insect faunas. The subject is approached considering the following aspects: (1) Zoogeography of Madeira and the Salvages; (2) The Theory of Island Biogeography; (3) The Taxon Cycle; (4) Insular Adaptations; and (5) General Conclusions.

Part 1 presents a brief reference to some of the most important studies which have been carried out on the insect fauna of Madeira and the Salvages. Concerning the origin of the fauna of these islands two main theories have been considered, i. e., overseas or long-distance dispersal *versus* land bridge migrations.

Advocates for long-distance dispersal and for land bridge migrations had their supporters but the land bridge sympathizers seemed to have dominated the scene during the first half of this century.

However, new progress on ecological and biosystematic thought as well as the observation of dispersal over new islands such as Surtsey in Iceland and Krakatau, between Java and Sumatra, stress the fact that the presence of the majority of the Madeiran insects can be explained by long-distance dispersal and insular evolution that followed colonization.

Part 2 deals with the Theory of Island Biogeography as proposed by MacArthur and Wilson. This theory is based on a model that states that the number of species of a taxonomic (or ecologically similar) group reaches a constant, or equilibrium value, on a given island. This equilibrium is dynamic and is reached when the rate of immigration equals the rate of extinction. They reasoned that as the number of species on an island increases (a) the rate of immigration of new species to that island decreases and (b) the rate of extinction of the species already present on that island increases.

Such equilibrium value is determined by the size of the island and the distance of this latter from the source areas of colonizing organisms (often a continent). The model was confirmed by a series of experiments conducted on several man-made mangrove islands off the

coast of Florida and suggestions are made for its application and eventual alteration with the insect fauna of Madeira and the Salvages.

Part 3 refers to the theory which Wilson named as the Taxon Cycle. This gives an hypothesis for the direction of island evolution and states that the taxa restricted to montane forest habitats are the older taxa on a given island as against the taxa inhabiting the low elevation and marginal habitats which are the younger colonists.

The newcomers in an island in order to be successful immigrants must be aggressive taxa which would push progressively the older residents to the montane forests. Therefore, the Taxon Cycle sets the stage for development of endemic species, which are to be found preferably on the montane forests or other restricted habitats of the islands. Eventually the older species decline towards extinction.

In order to test or submit to falsification this theory, suggestions are made for finding correlations between endemisms and *habitats* in Madeira.

It is also emphasized that the problem of colonization is not equal for all immigrants. The outcome of colonization will depend on the numbers and types of species already inhabiting the island. The successful immigrants must show capability to integrate with the species already present which generally means considerable ecological flexibility (or ecological valency). Examples are the ability to change aspects of their way of life such as their *habitat* or diet (ecological shifts), depending on the competitors they encounter on an island.

Part 4 deals with the main peculiarities which frequently are found among insular insects, which correspond mainly to adaptive changes that often follows colonization (insular evolution), sometimes by the production of closely related but adaptively very different species (adaptive radiation). These responses include loss of dispersability by flightlessness, reduction of the capability to compete and a series of other changes, such as in size, shape, as well as in habitat and diet.

As proposed by Darwin, flightlessness has traditionally been interpreted as a result of severe selection through wind action, for insects with ability to fly are more prone to be blown into the sea. This may well be true for small level islands where strong winds prevail. On larger islands, such as Madeira, other factors such as stability of environment and reduced pressure from competitors must predominantly act for selection of flightlessness among insects, which may give atrophy of the wings.

Dwarfism is mainly a result of the fact that small insects are those more prone to long-distance dispersal. Gigantetism must originate as a decrease of interspecific competition and predation.

Also references to habitat and dietary shifts by insects in islands are given.

Finally in part 5 emphasis is given to the fact that it is unnecessary to postulate special land bridges between Madeira and the mainland to explain its insect fauna. The insect fauna of Madeira and the Salvages may be seen as a result of long-distance dispersal and the smaller of its islands may offer small laboratories for evolutionary and ecological studies.

A final point mentioned is the realization that many continental *habitats* are somewhat insular and that their biotas are in equilibrium just as are those of oceanic islands. Therefore, the Theory of Island Biogeography may add much to our understanding of a variety of evolutionary and ecological phenomena. Furthermore, it may be of great usefulness in the designing of Pest Management Programs as well as of Nature Preserves.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Badonnel, A. :
1946. Les Psoques des Iles Atlantides. In Contribution à l'étude du peuplement des Iles Atlantides. *Mémoires de la Société de Biogéographie*, VIII: 239-243.
- Balachowsky, A. :
1938. Les cochenilles de Madère. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France*, XXV (2): 144-145.
1946. Étude Biogéographique des Coccoidea des Iles Atlantides (Canaries et Madère). In Contribution à l'étude du peuplement des Iles Atlantides. *Mémoires de la Société de Biogéographie*, VIII: 209-218.
- Berland, L. :
1935. Premiers résultats de mes recherches en avion sur la faune et la flore atmosphériques. *Annales de la Société Entomologique de France*, 104: 73-96.
- Brindle, A. :
1969. The Dermaptera of the Azores and Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, XXIII (103): 5-24.
- Carlquist, S. :
1965. *Island life: a natural history of the islands of the world*. Natural History Press, Garden City, New York.
1974. *Island Biology*, Columbia University Press, New York.
- China, W. E. :
1938. Die Arthropodenfauna von Madeira nach den Ergebnissen der Reise von Prof. Dr. O. Lundblad, Juli — August 1935. III. Terrestrial Hemiptera (Hemiptera and Homoptera Auchenorrhyncha). *Arkiv för Zoologi*, 30A (2): 1-68.
- Chopard, L. :
1937. Origine et affinités de la faune des Orthoptères de Madère. *Compte Rendu Sommaire des Séances. Société de Biogéographie*, XIV (115): 1-4.
1938. Les Dermaptères et Orthoptères de Madère. *Revue Française d'Entomologie*, IV (4): 219-239.
1942. Insectes Orthoptéroïdes (Blattidae, Mantidae, Gryllidae, Plasmidae, Dermaptera) récoltés dans les Iles Atlantiques. *Commentationes Biologicae*, VIII (4): 1-13.
1946. Les Orthoptéroïdes des Iles Atlantides. In Contribution à l'étude du peuplement des Iles Atlantides. *Mémoires de la Société de Biogéographie*, VIII: 199-208.
- Classey, E. W. :
1966. The «Leste» and Migration. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, XX (92): 38.
- Colbert, E. H. :
1973. *Wandering lands and animals*. Dutton, New York.

- Dammerman, K. W. :
 1948. The fauna of Krakatau 1883-1933. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen*. Amsterdam. Afdeling Natuurkunde, 44: 1-594.
- Darlington, P. J., Jr.
 1943. Carabidae of mountains and islands: Data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings, *Ecological Monographs*. 13: 37-61
 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. Wiley, New York.
- Darwin, C. :
 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. Reprint of first edition, 1958, The New American Library, New York.
- D'Orchymont, A. :
 1936. Porto-Santo, ses sables calcaires, L'Atlantide. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, XII (43): 1-24.
- Edwards, K. J. R. :
 1977. *Evolution in Modern Biology*. Studies in Biology no 87, Edward Arnold, London.
- Elton, C. S. :
 1925. The dispersal of insects to Spitzbergen. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1925: 289-299.
 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Frey, R. :
 1939. Die Arthropodenfauna von Madeira nach den Ergebnissen der Reise von Prof. Dr. O. Lundblad Juli - August 1935. XIX — Diptera: Brachycera (excl. Phoridae, Muscidae, Tachinidae). *Arkiv för Zoologi*, 31A, No. 20.
 1949. Die Dipterenfauna der Insel Madeira. *Commentationes Biologicae*, VIII (16): 1-47.
- Fridriksson, S. :
 1975. *Surtsey, evolution of life on a volcanic island*. Butterworths, London.
- Glick, P. A. :
 1939. The distribution of insects, spiders, and mites in the air. *Technical Bulletin of the United States Department of Agriculture*, 673: 1-150.
- Gorman, M. :
 1979. *Island Ecology*. Chapman & Hall, London.
- Gressitt, J. L., Leech, R. E. & O'Brien, C. W. :
 1960. Trapping of air-borne insects in the Antarctic area. *Pacific Insects* 2: 245-250.
- Gressitt, J. L. & Nakata, S. :
 1958. Trapping of air-borne insects on ships on the Pacific. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 16: 363-365.
- Gressitt, J. L., Sedlacek, J., Wise, A. & Yoshimoto, C. M. :
 1961. A high-speed airplane trap for air-borne organisms. *Pacific Insects*, 5: 549-555.
- Hallam, A. :
 1972. Continental drift and the fossil record. *Scientific American*, 227 (5): 56-66.
- Jeannel, R. :
 1946. Les îles atlantiques. In *Contribution à l'étude du peuplement des îles Atlantiques*. *Mémoires de la Société de Biogéographie*, VIII: 59-65.
- Johnson, C. G. :
 1950. The Dispersal of Insects by Wind. *New Biology*, 9: 76-89.
 1969. *Migration and dispersal of insects by flight*. London, Methuen and Co.
- Lindberg, H. :
 1941. Anhang: Zur Kenntnis der Hemipterenfauna von Madeira. *Commentationes Biologicae*, 8 (8): 28-32.
 1960. Hemiptera from the Azores and Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, XIII (33): 85-94.
 1961. Hemiptera Insularum Madeirensium. *Commentationes Biologicae*, XXIV (1): 1-82.
 1962. Die Gattung *Cyphopterus* (Hom., Flatidae) und ihre atlantische Verbreitung. *Notulae Entomologicae*, XLII: 85-93.

- Lindroth, C. H. :
 1960. The Ground-Beetles of the Azores (Coleoptera: Carabidae) with some Reflexions on Over-seas Dispersal. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, XIII (31): 5-48.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. :
 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in population biology, I. Princeton University Press, Princeton.
- Magee, B.
 1978. *Popper*. Fontana Modern Masters, Collins, London.
- Marvin, U. B. :
 1973. *Continental drift: the evolution of a concept*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Mateu, J. :
 1961. Sobre el origen de la fauna entomológica de los archipiélagos de Canarias y Madeira. In *Le peuplement des isles méditerranéennes et les problèmes de l'insularité*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris: 65-73.
- Müller, P. :
 1974. *Aspects of Zoogeography*. Dr. W. Junk b.v., Publishers, Haya.
- Nybom, O. :
 1965. Trichoptera from Madeira and the Azores. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* XIX (83): 88-94.
- Odum, E. P. :
 1959. *Fundamentals of ecology*. (2nd ed.). Saunders, Philadelphia.
- Perkins, R. C. L. :
 1913. *Fauna Hawaiiensis: Introduction*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Pianka, E. R. :
 1978. *Evolutionary Ecology*. (2nd ed.). Harper & Row, New York.
- Porter, D. M. :
 1976. Geography and dispersal of Galapagos Islands vascular plants. *Nature*, 264: 745-746.
- Preston, F. W.
 1962 a. The canonical distribution of commonness and rarity. I. *Ecology*, 43: 185-215.
 1962 b. The canonical distribution of commonness and rarity. II. *Ecology*, 43: 410-432.
- Princis, K. :
 1963. On the Blattariae of the Azores and Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, XVII (59): 19-24.
- Quartau, J. A. :
 1975. On the origin of two flatids (Homoptera Auchenorrhyncha) of the Salvage Islands. *Bocagiana*, 37: 1-8.
 (no prelo). On a new species of the genus *Goldeus* (Ribaut) (Homoptera, Cicadellidae) from the Salvage Islands. *Arquivos do Museu Bocage, Notas*, I, (10).
- Raven, P. H. & Axelrod, D. I. :
 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 61: 539-673.
- Ricklefs, R. E. & Cox, G. W. :
 1972. Taxon cycles in the West Indian avifauna. *American Naturalist*, 106: 195-219.
- Sacchi, C. F. :
 1961. Considérations sur les phénomènes microévolutifs animaux des petites îles Méditerranéennes. In *Le peuplement des îles méditerranéennes et les problèmes de l'insularité*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris: 321-337.
- Sauer, E. G. F. & Rothe, P. :
 1972. Ratite Eggshells from Lanzarote, Canary Islands. *Science*, 176: 43-45.

- Saunders, E. :
1903. Hymenoptera aculeata collected by the Rev. A. E. Eaton in Madeira and Tenerife, in the spring of 1902. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1903: 207-218.
- Schmitz, E. :
1896. As formigas da Madeira. *Annaes de Sciencias Naturais*. Porto, III.
- Scholtz, C. H. :
1981. Aptery in *Trox* (Coleoptera: Trogidae): morphological changes and their relationship to habitat. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 44 (1): 83-87.
- Schuchert, C. :
1932. Gondwana land bridges. *Bulletin of the Geological Society of America* 43: 875-916.
- Simberloff, D. S. :
1969. Experimental zoogeography of Islands: a model for insular colonization. *Ecology*, 50: 296-314.
1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 161-182.
- Simberloff, D. S. & Wilson, E. O. :
1970. Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization. *Ecology*, 51: 934-937.
- Simpson, B. B. :
1978. Biosystematics and biogeography. In *Beltsville symposia in agricultural research*, 2. *Biosystematics in agriculture*. Allenheld, Osmun and Company, Montclair, New Jersey: 151-172.
- Skaife, S. H. :
1964. *Las hormigas*. Aguilar, S. A. de Ediciones.
- Solem, A. :
1973. Island size and species diversity in Pacific island land snails. *Proceedings of the Fourth European Malacological Congress, Malacologia*, 14: 397-400.
- Strassen, R. :
1965. Fransenflügler von den Azoren (Ins., Thysanoptera). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, XIX (80): 50-54.
1977. Studie zur Frühjahrsfauna der Fransenflügler auf den Madeira — Inseln im Atlantik nebst Daten zur Abundanz und Faunistik (Insecta: Thysanoptera). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, XXXI (134): 5-78.
- Svensson, Bo W. :
1977. Dytiscidae and Gyrinidae (Coleoptera) from the Azores and Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, XXXI (137): 87-99.
- Tavares, C. N. :
1965. Ilha da Madeira — O Meio e a Flora. *Revista da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa*, 2.^a série (C), XIII (1): 51-174.
- Terborgh, J. :
1974. Faunal equilibria and the design of wildlife preserves. In F. Golley & E. Medina. (Eds.), *Tropical ecological systems trends in terrestrial and aquatic research*. Springer — Verlag, New York.
- Udvardy, M.D.F. :
1969. *Dynamic zoogeography with special reference to land animals*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Uyttenboogaart, D. L. :
1946. Le peuplement des Iles Atlantides: Conclusions à tirer de la composition de la Faune des Coléoptères. In *Contribution à l'étude du peuplement des Iles Atlantiques*. *Mémoires de la Société de Biogéographie*, VIII: 135-152.

- Vandel, A. :
1961. L'archipel Madérien et le problème de l'insularité. In **Le peuplement des îles méditerranéennes et les problèmes de l'insularité**, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris: 55-56.
- Vieira, R. :
1954. Lista de trabalhos sobre insectos do arquipélago da Madeira. **Boletim do Museu Municipal do Funchal, VII** (19): 63-77.
- Wegener, A. :
1915. **Die Entstehung der Kontinente und Ozeane**. Sammlung Vieweg No. 23, pp. 144, Brunswick. (Translation 1924 & 1966. **The origin of continents and oceans**. Methuen, London).
- Wilson, E. O. :
1959. Adaptive shift and dispersal in a tropical ant fauna. **Evolution**, 13: 122-144.
1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. **American Naturalist**, 95: 169-193.
- Wilson, E. O. & Simberloff, D. S. :
1969. Experimental zoogeography of islands. Defaunation and monitoring techniques. **Ecology**, 50: 267-278.
- Wilson, E. O. & Willis, E. O. :
1975. Applied biogeography. Chapter 18 (pp. 522-534) in M. L. Cody and J. M. Diamond (Eds.), **Ecology and evolution of communities**. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, J. T. (Ed.). :
1973. **Continents adrift. A collection of articles from Scientific American**. Freeman, San Francisco.
- Wolff, N. L. :
1975. On the sudden mass occurrence in 1974 of *Pieris rapae* L. (Lepidoptera, Pieridae) in Madeira. **Boletim do Museu Municipal do Funchal, XXIX** (129): 26-32.
- Wollaston, T. V. :
1854. **Insecta maderensia**. London.
1857. **Catalogue of the Coleopterous Insects of Madeira**. London.
1858. On additions to the Madeiran Coleoptera. **Annals and Magazine of Natural History**, 1858: 407-415.
1860. On the Coleoptera from the Salvages. **Journal of Entomology**, I: 84-93.
- Zimmerman, E. C. :
1948. **Insects of Hawaii**, vol. 1: **Introduction**. Honolulu, University of Hawaii Press.