

CAPÍTULO 9 | CHAPTER 9

OS MOLUSCOS (MOLLUSCA) DOS ARQUIPÉLAGOS DA MADEIRA E DAS SELVAGENS

THE MOLLUSCS (MOLLUSCA) OF THE MADEIRA AND SELVAGENS ARCHIPELAGOS

Cristina Abreu¹ & Dinarte Teixeira²

¹ Universidade da Madeira, Dep. Biologia/CEM, Edifício da Penteadá, 9000-399 Funchal, Portugal; e-mail: cristinaabreu@netmadeira.com

² Secretaria Regional do Ambiente e dos Recursos Naturais – Direcção Regional do Ambiente – Rua Pestana Júnior nº 6 3º Dto, 9064-506 Funchal, Madeira, Portugal; e-mail: dinarteteixeira.sra@gov-madeira.pt

Resumo

1. O arquipélago da Madeira pertence ao grupo de ilhas oceânicas com maior diversidade de moluscos terrestres por unidade de área no nosso planeta, a par dos arquipélagos do Havai e das Ilhas Maurícias.
2. Com base na revisão detalhada da bibliografia existente, foram listados 295 *taxa* de moluscos terrestres nos arquipélagos da Madeira e Selvagens, sendo que 187 ocorrem na ilha da Madeira, 104 na de Porto Santo, 37 nas Desertas e 8 nas Selvagens.
3. As ilhas da Madeira e das Selvagens são, sem dúvida, um *hotspot* de espécies endémicas de moluscos terrestres, apresentando cerca de 210 *taxa* endémicos. A maior parte destes *taxa* endémicos ocorre apenas numa ilha.
4. Comparando os valores dos *taxa* endémicos e não endémicos existentes nos arquipélagos do Atlântico com os de outras ilhas oceânicas que apresentam grande biodiversidade malacológica, verifica-se que o número de endemismos dos moluscos terrestres do arquipélago da Madeira é apenas ultrapassado pelas ilhas do Havai.
5. A fauna malacológica dos arquipélagos da Madeira e Selvagens, que se encontra catalogada como vulnerável, contribui com 69 *taxa* para o livro vermelho de espécies ameaçadas. A acção antropogénica directa ou indirecta teve consequências catastróficas para a fauna malacológica madeirense, já que das 14 espécies de moluscos terrestres extintas nos últimos 300.000 anos, 9 desapareceram após a colonização humana da ilha, ocorrida há cerca de 500 anos.

Abstract

1. The Madeira archipelago is one of the richest oceanic archipelagos in terms of mollusc diversity, to be likened with the archipelagos of Hawaii and Mauritius.
2. Based on a detailed literature survey, 295 *taxa* of terrestrial molluscs were recorded for Madeira and Selvagens; 187 occur in Madeira Island, 104 in Porto Santo, 37 in Desertas and 8 in Selvagens.
3. The Madeira and Selvagens archipelagos are clearly hotspots of endemic terrestrial molluscs, with 210 individual endemic *taxa*. Most of these *taxa* are single island endemics.
4. When comparing the diversity of endemic and non-endemic *taxa* occurring in the Atlantic islands with other archipelagos with a high diversity of terrestrial molluscs, only Hawaii surpasses the diversity of endemic *taxa* occurring in the Madeira archipelago.
5. The mollusc Fauna from Madeira and Selvagens that is listed as vulnerable, contributes with 69 *taxa* to the World Red Data List. The direct or indirect contribution of human activities had a major catastrophic impact on the mollusc Fauna of the Madeira archipelago; in fact, nine of the 14 species that became extinct in the past 300,000 years disappeared in the last 500 years after Human colonisation.

1. Introdução

Os arquipélagos da Madeira e Selvagens são constituídos por um conjunto de ilhas vulcânicas, caracterizadas por elevados índices de diversidade e de endemismos, relativamente aos moluscos terrestres.

A fauna de moluscos terrestres do arquipélago da Madeira tem, com excepção de poucas espécies introduzidas pelo Homem, pouco em comum com a fauna do Norte de África. Esta fauna apresenta afinidades com a fauna europeia do Terciário (Waldén 1983). A baixa diversidade e reduzido número de endemismos ao nível dos moluscos terrestres presentes na Europa Central e do Norte, pode ser explicada pela sua história Plistocénica, com extinções em massa e com deslocações de outros elementos faunísticos.

A percentagem de endemismos ao nível específico é superior a 70% (Waldén 1983, Bank *et al.* 2002), registando-se uma elevada especificidade intra-arquipélago, resultado da ocorrência de endemismos muito localizados e próprios de cada ilha do arquipélago da Madeira. A relevância da fauna malacológica madeirense é evidente, não só quando comparada com outras ilhas do Atlântico, mas também com as faunas malacológicas de outras ilhas oceânicas do Mundo.

A natureza específica do arquipélago da Madeira, aliada ao povoamento biológico a que foi sujeito (quer de forma natural, quer por interferência humana), criou especificidades ao nível da sua fauna que importa reconhecer. De facto, o arquipélago da Madeira pertence ao grupo de ilhas oceânicas com maior diversidade de moluscos terrestres por unidade de área no nosso planeta, a par dos arquipélagos do Havai e das Ilhas Maurícias (Waldén 1983).

2. Metodologia

A lista de moluscos terrestres apresentada refere-se a todos os *taxa* que constam na literatura publicada para os arquipélagos da Madeira e Selvagens. Os dados recentes não publicados não se encontram incluídos nesta lista. A classificação e nomenclatura utilizada neste trabalho, relativamente aos *taxa* endémicos, segue Bank *et al.* (2001), enquanto, para os *taxa* não endémicos, segue Falkner *et al.* (2001). As espécies de identificação duvidosa foram removidas da lista principal e compiladas no Apêndice I. Os *taxa* superiores estão ordenados numa sequência filogenética, dos grupos menos para os mais derivados, e com os *taxa* parentes mais próximos uns dos outros. As famílias e os géneros estão ordenados alfabeticamente. Todas as sinonímias de uma espécie, incluindo nomes substituídos por taxonomistas, erros tipográficos e identificações erradas, estão listadas no Índice, acopladas ao nome actualmente válido para a espécie ou subespécie.

Para a distribuição de todas as espécies de moluscos terrestres dos arquipélagos da Madeira e Selvagens, utilizamos as seguintes abreviações: M – Madeira; PS – Porto Santo; D – Desertas; S – Selvagens. † – *Taxon* extinto na natureza, num determinado território.

1. Introduction

The Madeira and Selvagens archipelagos are composed of several volcanic islands characterised by a high diversity of non-endemic and endemic terrestrial molluscs. With the exception of some *taxa* introduced by humans, the terrestrial mollusc Fauna of the Madeira archipelago bears no similarity to the Fauna of North Africa. The Madeira Fauna has more similarities with the European Fauna from the Tertiary (Waldén 1983). Mass extinctions and movements of other faunal types during the Pleistocene may explain the low diversity and the small number of endemic forms of the terrestrial mollusc Fauna of North and Central Europe.

The percentage of endemic *taxa* at the species level is well above 70% (Waldén 1983, Bank *et al.* 2002) with high levels of intra-archipelago endemism due to the occurrence of many single island endemics. The mollusc Fauna of the archipelago of Madeira is highly relevant not only in comparison with the other Atlantic archipelagos but also when compared to oceanic archipelagos elsewhere.

In fact, the particularities of the archipelago of Madeira in addition to its colonisation patterns (both by natural long-dispersal and by human action) result in a remarkable faunal composition. Like the archipelagos of Hawaii and Mauritius (Waldén 1983), the Madeira archipelago is one of the most diverse oceanic archipelagos terrestrial molluscs per unit of area.

2. Methodology

The list of terrestrial molluscs of the archipelagos of Madeira and Selvagens is based on all known published literature. The most recent unpublished data are not included. The classification and nomenclature follow Bank *et al.* (2001) for the endemic *taxa* and Falkner *et al.* (2001) for the non-endemic *taxa*. All species of uncertain identification were removed from the main checklist and are included in Appendix I. Higher *taxa* are listed in a phylogenetic sequence from less to more derived groups, and with closely related *taxa* placed nearby. The families and genera are listed in alphabetical sequence.

Synonyms include true synonyms, as well as names resulting from misidentifications and typographical errors. Synonyms are listed in the index together with the valid species or subspecies name.

Information on the distribution of species and subspecies in the Madeira and Selvagens archipelagos is presented using the following abbreviations: M – Madeira; PS – Porto Santo; D – Desertas; S – Selvagens. † – *Taxon* currently extinct.

The colonisation status of each species is presented in the first column (D) of the checklist as follows:

A primeira coluna (D) apresenta o tipo de colonização da espécie:

END – Espécies endémicas da Madeira e Selvagens, *i.e.*, espécies que ocorrem apenas nos arquipélagos da Madeira e/ou Selvagens devido a processos de especiação (neo-endemismos) ou extinção de populações locais onde também ocorriam (paleo-endemismos). Os géneros endémicos estão assinalados com um asterisco (*);

MAC – Espécies endémicas da Macaronésia, *i.e.*, espécies que são apenas conhecidas de outros arquipélagos da Macaronésia (Açores, Canárias ou Cabo Verde) para além das ilhas da Madeira e/ou Selvagens;

3. Padrões de riqueza

De acordo com os trabalhos de Waldén (1983) e Bank *et al.* (2002), os mais extensos e profundos realizados sobre a malacofauna terrestre dos arquipélagos da Madeira e Selvagens nos últimos 30 anos, ocorrem 289 espécies e subespécies de moluscos terrestres pertencentes a 33 famílias e 81 géneros (25 dos quais endémicos).

Com base na revisão detalhada e completa da bibliografia existente, listámos 295 *taxa* (espécies e subespécies) de moluscos terrestres nos arquipélagos da Madeira e Selvagens, sendo que 187 ocorrem na ilha da Madeira, 104 na de Porto Santo, 37 nas Desertas e 8 nas Selvagens. Os números de famílias (35) e géneros (84) não se alteraram muito em relação às estimativas obtidas por Waldén (1983) e Bank *et al.* (2002).

Existe geralmente um padrão consistente na distribuição dos moluscos terrestres nas ilhas Atlânticas. As diferenças e os aspectos particulares, no todo, são explicados pelos factores climáticos e pela sua posição em relação ao continente europeu. No entanto, apesar de existirem aspectos comuns entre os arquipélagos, existem também sinais evidentes de isolamento entre estes e dentro do sub-arquipélago (Cook 1996). Na ilha da Madeira, em zonas de floresta Laurissilva, encontramos uma fauna malacológica característica, constituída por 46 *taxa* de moluscos terrestres, 29 dos quais endémicos do arquipélago da Madeira, onde dominam os géneros *Actinella*, *Plutonia* e *Leiostyla* (Nobre 1931; Cook *et al.* 1972; Cameron & Cook 1998, 2001; Bank *et al.* 2002).

Dos 57 *taxa* referenciados para a zona Norte da ilha da Madeira, 38 são endémicos (Cameron & Cook 1998, 2001). Alguns destes *taxa* endémicos são específicos desta zona, dos quais se destacam os pertencentes aos géneros *Spirorbula*, *Craspedopoma* e *Leiostyla*. Para além das condições climáticas específicas desta zona, o facto de a costa Norte da ilha ser menos povoada que a costa Sul contribui para que os moluscos terrestres fiquem menos sujeitos às pressões do meio envolvente.

Ao contrário da costa Norte, a costa Sul é densamente povoada e regista uma grande perturbação humana ao nível dos habitats preferenciais deste grupo faunístico. Para esta área encontram-se referenciados 64 *taxa* de moluscos terrestres, sendo 34 endémicos. É na faixa Sul da ilha da Madeira que se encontra a maioria dos *taxa* não endémicos.

END – Madeiran endemic species, *i.e.*, those that occur only in the archipelagos of Madeira and/or Selvagens as a result of either speciation events (neo-endemics) or extinction of the mainland populations (palaeo-endemics). Endemic genera are marked with an *;

MAC – Macaronesian endemic species, *i.e.*, species known only to exist in at least one archipelago of the Macaronesia region (Azores, Canary Islands or Cape Verde) aside from the Madeira or Selvagens archipelagos.

3. Patterns of richness

Based on the most detailed studies of the terrestrial molluscs of the archipelagos of Madeira and Selvagens, carried out in the last 30 years (Waldén 1983; Bank *et al.* 2002), approximately 289 species and subspecies belonging to 33 families and 81 genera (25 endemic) occur in these archipelagos.

As a result of a detailed literature survey, 295 *taxa* (species and subspecies) of terrestrial molluscs were recorded for the Madeira and Selvagens archipelagos: 187 occur on Madeira Island, 104 on Porto Santo, 37 on Desertas, and 8 on Selvagens. The number of families (35) and genera (84) did not change significantly in relation to the works of Waldén (1983) and Bank *et al.* (2002).

There is a consistent pattern on the distribution of terrestrial molluscs on the Atlantic islands. The main differences and particularities are well explained both by the climatic factors and the islands' position in relation to the European continent. However, in spite of some similarities among the Atlantic archipelagos, their isolation from each other has created marked differences between them and within sub-archipelagos (Cook 1996). In the Laurissilva forests of the large island of Madeira, a characteristic mollusc Fauna is observed, composed of 46 *taxa*, 29 of which are endemic to the Madeira archipelago, and dominated by the following genera: *Actinella*, *Plutonia* and *Leiostyla* (Nobre 1931; Cook *et al.* 1972; Cameron & Cook 1998, 2001; Bank *et al.* 2002).

Thirty-eight out of a total of 57 *taxa* recorded on the north side of Madeira Island are endemic (Cameron & Cook 1998, 2001). Moreover, some of these endemic *taxa*, namely from the genera *Spirorbula*, *Craspedopoma* and *Leiostyla*, occur only in this area of the island. In addition to specific climatic factors, the lower human population density on the North Coast of Madeira Island contributes to a lower human impact on terrestrial molluscs in this area of the island.

Contrary to the North Coast, the southern part of the island is densely populated by humans resulting in higher impact on critical habitats for the terrestrial molluscs. Thirty-four out of a total of 64 *taxa* recorded on the south side of Madeira Island are endemic. Moreover, most of the non-endemic *taxa* occur on this part of the island.

The Ponta de S. Lourenço, a very special area of the island not only for its terrestrial molluscs but also because of

Localizada no extremo Este da ilha da Madeira encontra-se a Ponta de S. Lourenço, área peculiar não só a nível malacológico como também geológico e em termos de composição da sua vegetação. Esta consiste numa península e dois ilhéus, o Ilhéu do Desembarcadouro e o Ilhéu do Farol. Estão referenciados 35 *taxa* de moluscos terrestres para a Ponta de São Lourenço, 24 dos quais endémicos (Nobre 1931; Cook *et al.* 1972, 1990; Teixeira & Abreu 2003). A peculiaridade apresentada por alguns destes *taxa*, fruto de processos de radiação adaptativa e não-adaptativa ocorridos nesta área, permite-lhes ocupar um lugar de destaque no panorama malacológico madeirense.

É ainda na Ponta de São Lourenço que se encontra o mais importante depósito de fósseis do arquipélago, referente ao período Quaternário. Este é constituído por areias calcárias de origem marinha, pertencentes a uma antiga praia, e que foram transportadas pelos ventos originando o que hoje designamos por dunas da Piedade (Zbyszewski 1972; Ziehen 1981; Mitchell-Thomé 1985). Desde o início dos estudos faunísticos na Madeira que estas dunas ocupam um lugar de destaque, encerrando, para além de moluscos terrestres, fósseis de moluscos marinhos, espículas de equinodermes, foraminíferos, algas calcárias e ainda ovos e secções de esqueletos de aves. A camada superior do depósito, onde podemos encontrar a maioria dos moluscos fossilizados encerrados nas dunas da Piedade, tem cerca de 5130 (± 70 anos) anos (Krejci-Graf 1964 *in* Waldén 1983). A maioria dos depósitos contém aglomerados de conchas de idades distintas, pelo que algumas densidades serão provavelmente mais antigas que o próprio depósito. A fauna malacológica encontrada nesta sequência de depósitos de areia permite identificar as mudanças ocorridas neste grupo de animais nos últimos 300.000 anos. As dunas da Piedade encerram um total de 54 espécies de moluscos terrestres fósseis, sendo que 14 estão extintas (Cook *et al.* 1993; Goodfriend *et al.* 1994; Abreu dados não publicados).

Na sequência da Ponta de S. Lourenço, e articuladas para sudoeste, encontram-se as ilhas Desertas. Embora conhecida, a fauna malacológica das Ilhas Desertas permanece menos estudada do que a da Madeira e Porto Santo. Em 1878, no Bugio, Thomas V. Wollaston catalogou um depósito fóssil cuja idade estará entre os 60-90 mil anos (Cameron & Cook 1999). No entanto, não existem dados estratigráficos que permitam a sua interpretação. A fauna malacológica das Ilhas Desertas apresenta maior afinidade com a da ilha da Madeira do que com a da ilha de Porto Santo, o que se explica pelo facto de estas ilhas terem estado ligadas à Península da Ponta de S. Lourenço durante o Plistocénico. Contudo, existem diferenças no que diz respeito aos moluscos terrestres das três ilhas deste pequeno sub-arquipélago. Um exemplo é a espécie *Amphorella producta* que habita o Bugio, que na Deserta Grande aparece substituída pela *Amphorella mitriformis*. Apesar de apenas se encontrarem referenciadas 37 espécies e subespécies para as ilhas Desertas (ver Quadro 1 no Cap. 1), de acordo com a informação mais recente existem cerca de 50 *taxa* de moluscos terrestres identificados para as mesmas, 44 dos

the composition of the vegetation and geology, is located on the east part of Madeira Island. This area consists of a peninsula and two islets, Ilhéu do Desembarcadouro and Ilhéu do Farol. Twenty-four out of a total of 35 *taxa* recorded in this area are endemic (Nobre 1931; Cook *et al.* 1972, 1990; Teixeira & Abreu 2003). As a consequence of non-adaptive and adaptive radiation processes that occurred in this area some of these *taxa* are noteworthy, which makes Ponta de S. Lourenço a special area for the mollusc terrestrial Fauna of Madeira Island.

Moreover, Ponta de São Lourenço harbours the single most important Quaternary deposit of invertebrate fossils in the archipelago of Madeira. This deposit is composed of calcareous sands of marine origin were an ancient beach that was transported by the wind, a phenomenon which created the Piedade dunes (Zbyszewski 1972; Ziehen 1981; Mitchell-Thomé 1985). These dunes were particularly relevant in all of the faunistic studies undertaken on Madeira Island, since they have a high diversity of marine mollusc fossils, alongside spiculae of equinoderms, Foraminifera, calcareous algae, and even eggs and sections of bird bones. The upper level of the deposits, where most of the fossilised molluscs occur, has been dated at app. 5,130 (± 70 years ago) (Krejci-Graf 1964 *in* Waldén 1983). Most of the deposits have shells of varying ages, which may imply that some of the layers are older than the deposit. These sand deposits are also important in describing the changes in the terrestrial molluscs of Madeira Island over the past 300,000 years. In fact, 14 out of the 54 terrestrial mollusc fossils found in the deposits of Piedade dunes are now extinct (Cook *et al.* 1993; Goodfriend *et al.* 1994; Abreu unpublished data).

The sub-archipelago of Desertas is in the Southwest near Ponta de S Lourenço. In spite of some previous studies, less is known about the mollusc Fauna of Desertas than that of the Madeira and Porto Santo islands. Thomas V. Wollaston recorded a fossil deposit in Bugio in 1878, dated at 60-90,000 BP (Cameron & Cook 1999). However, not only are the stratigraphic data lacking but also their interpretation is difficult. The mollusc Fauna of Desertas is similar to Madeira in terms of species composition and less similar to Porto Santo, which can be explained by the fact that Desertas was connected to Ponta de S. Lourenço during the Pleistocene period. However, there are differences in species composition within Desertas; *Amphorella producta* occurs only in Bugio and is replaced by *Amphorella mitriformis* in Deserta Grande. Even though only 37 species and subspecies are listed for Desertas (see Table 1 in Chapter 1), recent studies indicate the presence of at least 50 *taxa* of terrestrial molluscs for these islands, 44 of which are endemic with a few exclusive molluscs such as *Leptaxis groviana leonina* (Cameron & Cook 1999; Bank *et al.* 2002; Teixeira & Abreu in prep.).

The island of Porto Santo, the oldest island of the Madeira archipelago, is the richest in terms of species and subspecies per unit area (104 *taxa* in a small area of 43 km²), 80% of which are endemic. In spite of the fact that some

quais endêmicos e alguns deles exclusivos, como *Leptaxis groviana leonina* (Cameron & Cook 1999; Bank *et al.* 2002; Teixeira & Abreu em prep.).

A ilha de Porto Santo, a mais antiga do arquipélago da Madeira, é a que contém maior número de espécies e subespécies de moluscos terrestres por unidade de área (104 *taxa* numa pequena área de 43 km²), sendo que 80% destes são endêmicos. Contudo, embora existam aspectos comuns, existem também sinais evidentes de isolamento entre os sub-arquipélagos. São poucas as espécies endêmicas comuns a mais do que um grupo de ilhas (Madeira, o grupo de Porto Santo e das Desertas). Alguns endemismos são exclusivos de pequenos ilhéus, como é o caso de *Geomitra turricula* (Lowe, 1831), exclusiva do Ilhéu de Cima (Porto Santo).

Para além dos endemismos, há a salientar a presença de espécies de introdução recente, que se caracterizam por uma estreita associação a ambientes antropogénicos (culturas agrícolas, jardins e fruticulturas).

No arquipélago das Selvagens, dos cerca de 8 *taxa* referenciados, apenas uma espécie é endêmica, *Theba macandrewiana* (Pfeiffer, 1853) (Backuys 1972; Gittenberger & Ripken 1987). A ocorrência de inúmeras conchas no estado subfóssil, constituindo uma zona denominada chão dos caracóis, na Selvagem Grande, indica-nos que em tempos esta espécie foi muito abundante, assim como poderá indicar um clima mais húmido no passado (Baez & Sánchez-Pinto 1983).

4. Evolução em ilhas hiperdiversas

As ilhas da Madeira e das Selvagens são, sem dúvida, um *hotspot* de espécies endêmicas de moluscos terrestres, apresentando cerca de 210 *taxa*. A maior parte destes *taxa* endêmicos ocorre apenas numa ilha.

Os processos evolutivos geraram radiações (adaptativas ou não-adaptativas) na fauna de moluscos terrestres do arquipélago da Madeira (Cook & Cameron 1996; Cook 2008). A radiação de espécies que ocorreu dentro do arquipélago deu-se a partir de poucos propágulos e foi facilitada pela existência de uma grande diversidade topográfica, de microclimas e de habitats (Waldén 1983; Cameron & Cook 1992). Cook (2008) sugere que uma certa instabilidade geológica e climática nas ilhas do arquipélago da Madeira criou as condições favoráveis para a ocorrência de radiações não-adaptativas através de processos de especiação alopátrica e parapátrica. Pelo menos 20 colonizações devem ter ocorrido, e as afinidades com os géneros europeus extintos sugerem que as colonizações ocorreram em várias ocasiões na história geológica do arquipélago (Cook & Cameron 1992). O elevado número de endemismos de moluscos terrestres nas ilhas da região macaronésica teve origem na fauna europeia do Terciário. Gradualmente, a fauna tropical foi sendo substituída por géneros Paleárticos durante o Terciário (Waldén 1983; Cameron & Cook 1989, 1992). No arquipélago da Madeira, a colonização biótica teve lugar no Miocénico médio, há cerca de 15 milhões de anos. A persistência de um carácter antigo na fauna de

species occur on several islands, there is also some evidence of isolation between the groups of islands. In fact, few endemic *taxa* are common to more than one of the islands (Madeira, Porto Santo and Desertas). Some, like *Geomitra turricula* (Lowe, 1831), which is exclusive to Ilhéu de Cima (Porto Santo), are single island endemics of small islets. In addition to endemic *taxa*, there are some species that have been recently introduced in the Madeira archipelago, mostly associated with human-made habitats (agricultural fields, gardens and orchards).

In the Selvagens archipelago only one out of the eight recorded *taxa* is endemic: *Theba macandrewiana* (Pfeiffer, 1853) (Backuys 1972; Gittenberger & Ripken 1987). The occurrence of subfossil shells in the “chão dos caracóis” in Selvagem Grande indicates that this species was abundant in an earlier age and also suggests that the climate was more humid in the past (Baez & Sánchez-Pinto 1983).

4. Evolution in hyperdiverse islands

The Madeira and Selvagens archipelagos are clearly hotspots of endemic terrestrial molluscs, with 210 individual *taxa*. Most of these *taxa* are single-island endemics.

The evolutionary processes generated adaptive and non-adaptive radiations in the terrestrial mollusc Fauna of the Madeira archipelago (Cook & Cameron 1996; Cook 2008). The species radiation that occurred within the archipelago was based on a few propagules and was facilitated by a diverse topography, as well as diverse microclimates and habitats (Waldén 1983; Cameron & Cook 1992). Cook (2008) suggests that non-adaptive radiations throughout parapatric and alopatric speciation were enhanced by geological and climatic instability in the Madeiran islands. At least 20 independent colonisations occurred, and the affinities with European genera suggest that those colonisations occurred on different occasions in the geological history of the islands (Cook & Cameron 1992). The high number of endemic terrestrial molluscs in the Macaronesian region can be traced back to the European Fauna of the Tertiary when the tropical Fauna was gradually replaced by Palaearctic genera (Waldén 1983; Cameron & Cook 1989, 1992). In the Madeira archipelago, the colonisation started in the middle Miocene, 15 m.y. BP. The fact that the terrestrial mollusc Fauna of the archipelago of Madeira maintains an ancient character suggests that few of the original colonists arrived before the most advanced Tertiary (Waldén 1983). The dominance of *taxa* that bear affinities to the Fauna of the

moluscos terrestres do arquipélago da Madeira sugere que deverão ter ocorrido poucas chegadas no Terciário mais avançado (Wálden 1983). A dominância de elementos com afinidades ao Terciário Europeu, contrastando com a completa ausência de moluscos terrestres da região Noroeste de África, pode ser explicada pela posição paleogeográfica do arquipélago, e traduz provavelmente a ocorrência de uma colonização anterior, quando a Madeira se encontrava mais distante de África (Wálden 1983).

Os elementos nativos de moluscos terrestres mais recentes são representativos dos *taxa* do Paleártico, que provavelmente chegaram pela primeira vez no Plistocénico (ou até mais tarde) e que revelam pouca ou nenhuma evidência de diferenciação taxonómica (Wálden 1983).

5. Padrões biogeográficos

A grande percentagem de moluscos terrestres que ocorrem nos arquipélagos do Atlântico, apresentados na Figura 1, tendo por base o total dos moluscos, é endémica. O arquipélago da Madeira destaca-se dos restantes arquipélagos, com elevados valores de endemismo.

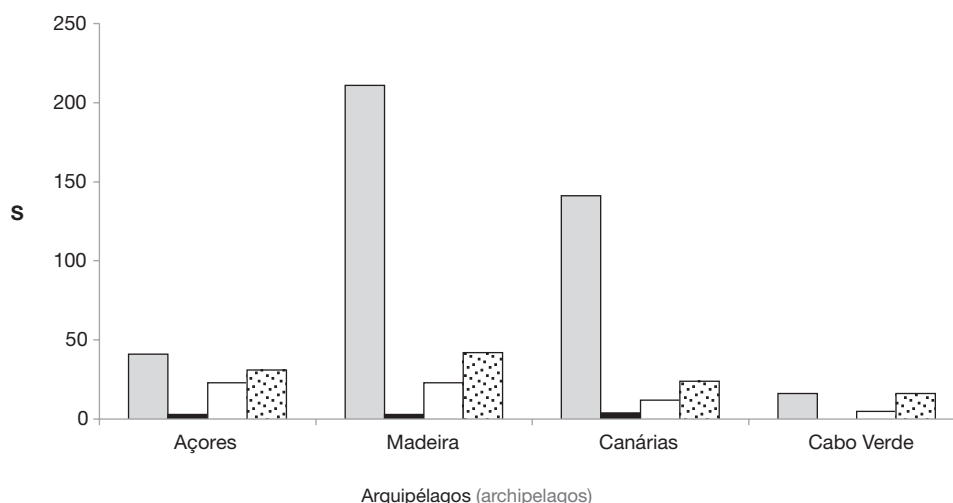


Figura 1. Padrões de riqueza de *taxa* (S) de moluscos terrestres nos arquipélagos do Atlântico Norte, com indicação do número de *taxa* endémicas de cada arquipélago (barras cinzentas), do número de *taxa* endémicas do Atlântico Norte (barras negras), do número de *taxa* nativos não endémicas (barras brancas) e do número de *taxa* introduzidos (barras ponteadas).

Figure 1. Patterns of terrestrial mollusc *taxa* richness (S) in the archipelagos of North Atlantic. The bars represent the number of endemic *taxa* (in grey), the number of North Atlantic endemic *taxa* (dark), the number of native non-endemic *taxa* (white) and the number of introduced *taxa* (pointed bars)

Comparando os valores das espécies endémicas e não endémicas existentes nos arquipélagos do Atlântico com os de outras ilhas oceânicas que apresentam grande biodiversidade malacológica, verifica-se que o número de endemismos dos moluscos terrestres da Madeira é apenas ultrapassado pelo das ilhas do Havai (Fig. 2). Em geral, o número de espécies e subespécies endémicas nos vários arquipélagos analisados é elevado (Fig. 2). Relativamente às espécies não endémicas, as ilhas Maurícias e a ilha da Reunião apresentam os valores mais elevados (Fig. 2).

European Tertiary is in clear contrast with the absence of faunistic elements with affinities to the Fauna of Northwest Africa. This could be explained by the palaeogeography of the region, and probably is a consequence of an ancient colonisation that occurred when Madeira Island was more distant from Africa (Wálden 1983).

The most recent elements of native terrestrial molluscs bear affinities to Palaeartic *taxa* which probably arrived for the first time during the Pleistocene (or even later), and that reveal little evidence of taxonomic differentiation (Wálden 1983).

5. Biogeographical patterns

Most of the terrestrial molluscs that occur in the Atlantic archipelagos are endemic. In the archipelago of Madeira the endemic *taxa* are particularly dominant (Fig. 1).

When comparing the values of endemic and non-endemic *taxa* occurring in the Atlantic archipelagos and elsewhere in other oceanic archipelagos that are particularly rich in terrestrial molluscs, remarkably only the Hawaiian Islands have more endemic *taxa* than the Madeira archipelago (Fig. 2). In general, the number of endemic species and subspecies is very high on several archipelagos (Fig. 2). Mauritius and Reunion are islands with the highest diversity in non-endemic *taxa* (Fig. 2).

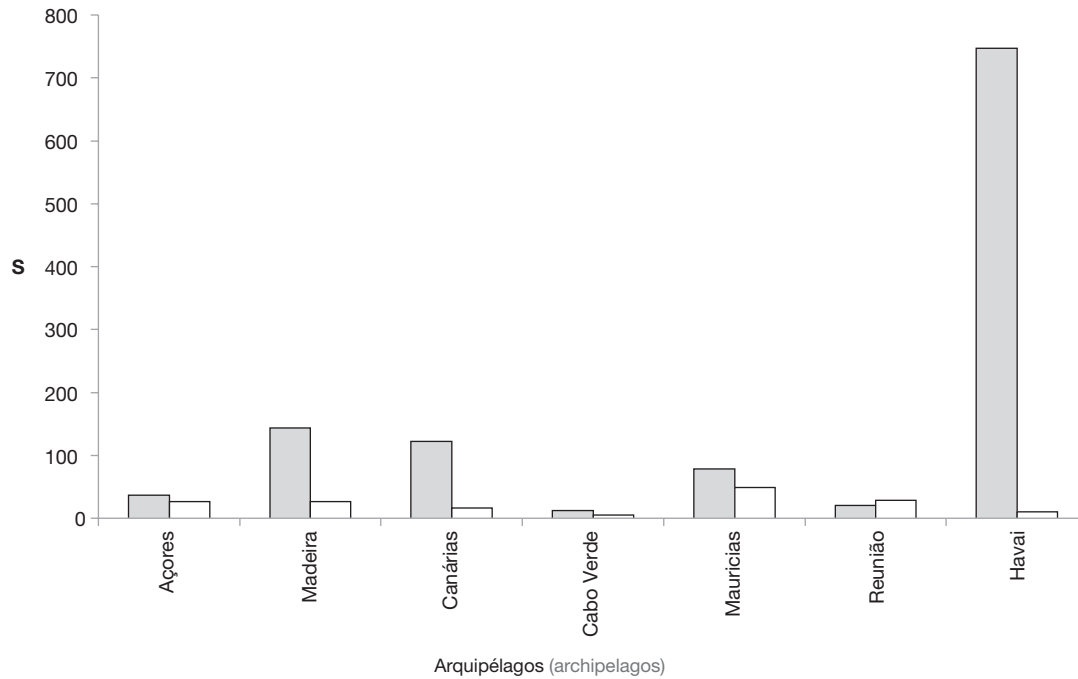


Figura 2. Total de espécies e subespécies (S) de moluscos terrestres endémicos (barras escuras) e não endémicos (barras claras) dos arquipélagos do Atlântico Norte e de outros arquipélagos oceânicos.

Figure 2. Total number of species and subspecies (S) of endemic (dark bars) and non-endemic (light bars) terrestrial molluscs on the archipelagos of the North Atlantic and on other oceanic archipelagos.

Tendo em consideração a área dos diferentes arquipélagos estudados e o número de espécies endémicas, verifica-se que o arquipélago da Madeira apresenta o valor mais elevado de endemismos por unidade de área (Fig. 3).

Taking into consideration the area of the studied archipelagos and their diversity in endemic taxa, the archipelago of Madeira has the highest diversity of endemic taxa per unit of area (Fig. 3).

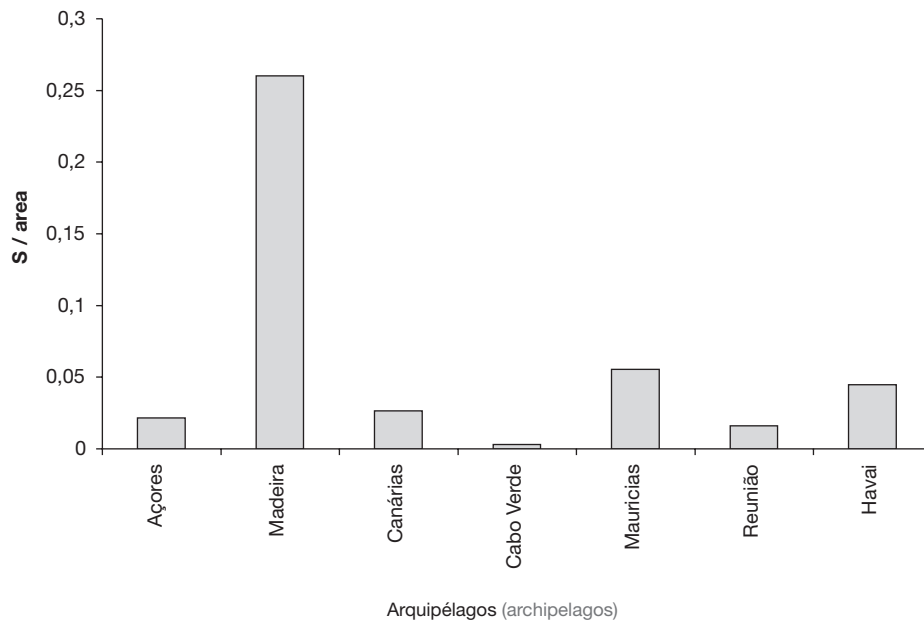


Figura 3. Comparação do número de taxa endémicos por unidade de área (S/area) para os arquipélagos do Atlântico Norte e outros arquipélagos oceânicos.

Figure 3. Comparison of the number of endemic taxa per unit area (S/area) for the North Atlantic archipelagos and other oceanic archipelagos.

6. Considerações acerca da conservação

De acordo com os estudos mais recentes, estima-se que existam cerca de 24.000 espécies de moluscos terrestres descritas em todo o mundo e 10.000 não descritas (Van Bruggen 1995). No entanto, aos moluscos terrestres cabe a ingrata honra de possuir o maior número de extinções documentadas de todos os grupos taxonómicos existentes. Dos 693 registos de espécies animais extintas desde o ano 1500, 42% são moluscos (Lydeard *et al.* 2004). De acordo com a versão de 2007 do Livro Vermelho para as espécies ameaçadas da União Internacional para a Conservação da Natureza, um total de 1930 espécies de moluscos terrestres encontra-se ameaçado (IUCN 2007). Para percebermos a magnitude deste número, este representa metade do número de todas as espécies de anfíbios conhecidas, mais do dobro das espécies de tubarões e raias e cerca de sete vezes mais que o número de espécies de tartarugas. Em contraste, apenas 99 espécies de moluscos marinhos se encontram ameaçadas, apesar de existirem mais de 120.000 espécies (Lydeard *et al.* 2004, IUCN 2007).

A fauna malacológica do arquipélago da Madeira, que se encontra catalogada como vulnerável (Wells 1995), contribui com 69 *taxa* para o livro vermelho de espécies ameaçadas da IUCN (Seddon 1995, 1998; Waldén 1995; IUCN 2007). A acção antropogénica directa ou indirecta teve consequências catastróficas para a fauna malacológica madeirense, já que das 14 espécies de moluscos terrestres extintas nos últimos 300.000 anos, 9 desapareceram após a colonização humana da ilha, ocorrida há cerca de 500 anos (Cook *et al.* 1993). Estas extinções resultaram essencialmente da perturbação e ocupação do habitat dos moluscos terrestres pelos humanos. Este problema é tanto mais grave se atendermos à elevada taxa de ocupação de habitats naturais por parte do homem, o que implica a destruição de manchas de vegetação e conseqüente extinção local e regional da fauna malacológica terrestre. Se atendermos ao facto de que algumas das espécies de moluscos terrestres possuem uma distribuição extremamente limitada, por vezes circunscrita a uma só ilha ou área, podendo ser totalmente eliminadas por um pequeno projecto de construção, perceberemos facilmente a magnitude do problema em apreço.

Por forma a inverter esta tendência crescente de extinções registadas nos últimos séculos, é imperativo iniciar um processo de protecção efectiva a este grupo de animais nos arquipélagos da Madeira e Selvagens. Para tal, é urgente a congregação de esforços entre as autoridades governamentais, institutos de conservação da natureza, universidades e especialistas na área, com o objectivo de delinear um conjunto de procedimentos básicos e medidas de conservação que permitam estancar o processo galopante de extinções entre a malacofauna madeirense.

Essa protecção terá obrigatoriamente de passar pela identificação de *hotspots* da malacofauna da Madeira, tendo por base os estudos de distribuição efectuados até à actualidade, e que servirão de base para a criação de reservas malacológicas no arquipélago da Madeira, sobretudo em

6. Conservation remarks

The most recent studies indicate the existence of about 24,000 species of terrestrial molluscs and an estimated additional 10,000 yet to be discovered (Van Bruggen 1995). However, the terrestrial molluscs are the taxonomic group with the highest number of documented extinctions. Of the 693 extinct species documented since 1500, about 42% are molluscs (Lydeard *et al.* 2004). The 2007 version of the IUCN Red Data Book lists 1,930 terrestrial molluscs as threatened (IUCN 2007). This is an enormous number; it represents half of all the known amphibians, more than double of the sum of all sharks and rays together, and about seven times the number of known species of turtles. In comparison, only 99 out of the 120,000 known species of marine molluscs are at risk (Lydeard *et al.* 2004; IUCN 2007).

The terrestrial mollusc Fauna of the archipelago of Madeira that is listed as vulnerable (Wells 1995) includes 69 *taxa* from the Red Data Book of threatened species of the IUCN (Seddon 1995, 1998; Waldén 1995; IUCN 2007). The direct or indirect contribution of human activities has had a catastrophic impact on the mollusc Fauna of the Madeira archipelago; in fact, nine of the 14 species extinct in the past 300,000 years disappeared in the last 500 years after human colonisation (Cook *et al.* 1993). These extinctions were mainly the consequence of the occupation of important habitats for terrestrial molluscs by humans. When the increasing rate of occupation of natural habitats by humans is considered, with the consequent destruction of the native vegetation, the problem gets significantly worse. For instance, taking into account the fact that many of the terrestrial mollusc species are single-island endemics or even endemics of a very restricted area, many species are at risk of being extirpated by a small construction project.

It is crucial to start a systematic program to protect the terrestrial mollusc Fauna of the Madeira and Selvagens archipelagos. Local regional government, nature conservation agencies, universities and specialists in the field need to collaborate to delineate basic conservation management procedures in order to stop the increasing rate of extinctions in the mollusc Fauna of these islands.

The first task is to identify “hotspots of diversity” for the terrestrial mollusc Fauna of the Madeira and Selvagens archipelagos. The historical distribution of the species will be needed to form the basis for the creation of mollusc reserves in Madeira and Selvagens. Monitoring and management projects are also needed in existing protected areas. These projects should be carefully adapted to the characteristics of each area on the Madeira and Selvagens islands, thereby facilitating the identification and resolution of problems. The creation of micro-reserves will be beneficial since the most important areas for the terrestrial mollusc Fauna of Madeira are located inside regional protected areas (“Parque Natural da Madeira”) and nationally and internationally managed areas (Natura 2000 network and Habitats Directive). In addition, it is important to raise the general public awareness of the pressing issue of mollusc conservation and to create

áreas protegidas já existentes, por forma a definir as áreas de interesse e iniciar projectos de monitorização e conservação. Estes projectos deverão estar adaptados às características específicas de cada área ou sub-arquipélago, de forma a detectar os problemas existentes, efectuar o acompanhamento dos mesmos e solucioná-los de forma mais eficaz. A criação destas micro-reservas encontra-se já de alguma forma facilitada, uma vez que a malacofauna madeirense habita, na sua maioria, áreas protegidas por legislação regional (Parque Natural da Madeira), nacional e internacional (Rede Natura 2000, Directiva Habitats). Paralelamente a estas, deverão ser desenvolvidas acções de sensibilização ambiental de forma a dar a conhecer à comunidade local a malacofauna existente e procurar envolvê-la directamente na sua conservação.

A valorização e protecção deste património mundial riquíssimo que é a fauna malacológica do arquipélago da Madeira depende da congregação de muitas vontades, mas essencialmente do que cada um de nós está disposto a fazer. Nessa medida, todos somos poucos para protegermos este grupo de animais. A sua participação é imprescindível.

7. Agradecimentos

Agradecemos a António Domingos Abreu a análise crítica que efectuou ao trabalho, bem como ao Duarte R. Manica Nunes, pela colaboração na compilação da informação na base de Dados ATLANTIS.

conditions for engaging people in the conservation of this important Fauna.

The enhancement and protection of the diversity of the terrestrial mollusc Fauna of the Madeira and Selvagens archipelagos is dependent on the joint efforts of the institutions involved as well as on individual efforts.

7. Acknowledgements

We wish to thank António Domingos Abreu for his critical review of this chapter as well as Duarte R. Manica Nunes for the compilation of the information in the ATLANTIS database.

8. Referências bibliográficas | References

- Backhuys, W. (1972) Notes on *Theba pisana ustulata* (Lowe, 1852), the land-snail of the Salvages Islands. *Basteria*, **26**, 2-5, 117-129.
- Baez, M. & Pinto, L. (1983) *Islas de Fuego y Agua, Canarias, Azores, Madeira, Salvajes, Cabo Verde*, Macaronesia: 65-100; Edirca 1983.
- Bank, R.A., Bouchet P., Falkner, G., Gittenberger, E., Hausdorf, B., Proschwitz, T.V. & Ripken, T.E.F. (2001) CLECOM-PROJECT: Supraspecific classification of European non-marine Mollusca (CLECOM Sections I & II). *Heldia*, **4**: 77-128.
- Bank, R.A., Groh, K. & Ripken, T.E.J. (2002) Clecom Project: catalogue and bibliography of the non-marine Mollusca of Macaronesia. In *Colectanea Malacologic* (eds M. Falkner, K. Groh & M.C.D. Speight), 547 pp., Verlag der Friedrich-Held-Gesellschaft.
- Cameron, R.A.D. & Cook, L.M. (1989) Shell size and shape in Madeiran land snails: do niches remain unfilled? *Biological Journal of the Linnean Society*, **36**, 79-96.
- Cameron, R.A.D. & Cook, L.M. (1992) The development of diversity in the land snail fauna of the Madeiran archipelago. *Biological Journal of the Linnean Society*, **46**, 105-114.
- Cameron, R.A.D. & Cook, L.M. (1998) Forest and scrub snail faunas from northern Madeira. *Malacologia*, **39**, 29-38.
- Cameron, R.A.D. & Cook, L.M. (1999) Land snail faunas of the Desert islands, Madeiran archipelago, past and present. *Journal of Conchology*, **26**, 1-15.
- Cameron, R.A.D. & Cook, L.M. (2001) Madeiran Snails: Faunal differentiation on a small island. *Journal of Molluscan Studies*, **67**, 257-267.
- Cook, L.M. (1996) Habitat, isolation and the evolution of Madeiran landsnails. *Biological Journal of the Linnean Society*, **59**, 457-470.
- Cook, L.M. (2008) Species richness in Madeiran land snails, and its causes. *Journal of Biogeography*, **35**, 647-653.
- Cook, L.M., Goodfriend, G.A. & Cameron, R.A.D. (1993) Changes in the land snail fauna of eastern Madeira during the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B. **339**, 83-103.
- Cook, L.M., Cameron, R.A.D. & Lace, L.A. (1990) Land snails of eastern Madeira: speciation, persistence and colonization. *Proceedings of the Royal Society of London*, B. **239**, 35-79.
- Cook, L.M., Jack, T. & Pettit, C. (1972) The distribution of land molluscs in the Madeiran archipelago. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **26**, 1-29.
- Gittenberger, E. & Ripken, T.E.J. (1987) The genus *Theba* (Mollusca Gastropoda: Helicidae), systematics and distribution. *Zoologische Verhandelingen*, **241**, 3-59.
- Goodfriend, G.A., Cameron, R.A.D. & Cook, L.M. (1994) Fossil evidence of recent human impact on the land snail fauna of Madeira. *Journal of Biogeography*, **21**, 309-320.
- Falkner, G., Bank, R.A. & Von Proschwitz, T. (2001) CLECOM Project. Checklist of the non-marine Molluscan Species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I). *Heldia*, **4**, 1-76.
- IUCN (2007) *2007 IUCN Red List of Threatened Species*. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 2 February 2008.
- Lydeard, C., Cowie, R.H., Ponder, W.F., Bogan, A.E., Bouchet, P., Clarck, S.A., Cummings, K.S., Frest, T.J., Gargominy, O., Herbert, D.G., Hershler, R., Perez, K.E., Roth, B., Seddon, M., Strong, E.E. & Thompson, F.G. (2004) The Global Decline of Non-marine Mollusks. *Bioscience*, **54**, 321-330.
- Mitchell-Thomé, R.C. (1985) Radiometric studies in Macaronesia. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **37**, 52-85.
- Nobre, A. (1931) *Moluscos terrestres fluviais e das águas salobras do arquipélago da Madeira*. Porto, 211 pp.
- Seddon, M. (1995) Endangered land snails of Porto Santo (Madeira Island Archipelago): monitoring changes in species diversity and implications for their conservation. *Biodiversity and Conservation*, **4**, 171-204.
- Seddon, M. (1998) Red Listing for Molluscs: a tool for conservation? *Journal of Conchology Special Publication*, **2**, 27-44.
- Teixeira, D. (2002) *Moluscos terrestres da Ponta de São Lourenço e Ilhéus Adjacentes*. Relatório de estágio para a conclusão da licenciatura em biologia. Universidade da Madeira. 40 pp.
- Teixeira, D. & Abreu, C. (2003) *Moluscos terrestres da Ponta de São Lourenço e Ilhéus Adjacentes, Biodiversidade Madeirense: Avaliação e Conservação*. Direcção Regional do Ambiente, 122 pp.
- Teixeira, D. & Abreu, C. (in prep.) New records of land snails in Desertas Islands (Madeiran Archipelago).
- Van Bruggen, A.C. (1995) Biodiversity of Mollusca: Time for a new approach. In *Biodiversity and Conservation of the Mollusca* (eds. A.C. van Bruggen, S.M. Wells & T.C.M. Kemperman), pp. 1-19. Backhuys, Oegstgeest-Leiden, The Netherlands.
- Waldén, H.W. (1983) Systematic and biogeographical studies of the terrestrial Gastropoda of Madeira. With an annotated Check-list. *Annales Zoologica Fennici*, **20**, 255-275.
- Waldén, H.W. (1995) Endangered species of land molluscs in Sweden and Madeira. *Occasional paper of the IUCN Species Survival Commission*, **9**, 19-24.
- Wollaston, T.V. (1878) *Testacea atlantica or the land and freshwater shells of the Azores, Madeiras, Salvages, Canaries, Cape Verdes, and Saint Helena*, London. Reeve.
- Zbyszewski, G. (1972) Levantamentos geológicos na parte oriental da Ilha da Madeira e nas ilhas Desertas. *Memórias da Academia de Ciências Lisboa*, **16**, 29-40.
- Ziehen, W. (1981) The sand-pacth of Ponta de São Lourenço, Madeira. *Bocagiana*, **57**, 1-12.
-