

**NAYARA FERNANDA HACHICH**

**RIQUEZA DE ESPÉCIES E ENDEMISMO EM ILHAS OCEÂNICAS DO ATLÂNTICO:**

**TESTANDO PREMISSAS DE BIOGEOGRAFIA DE ILHAS**

**FLORIANÓPOLIS – SC**

**2011**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA**

**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**NAYARA FERNANDA HACHICH**

**RIQUEZA DE ESPÉCIES E ENDEMISMO EM ILHAS OCEÂNICAS DO ATLÂNTICO:  
TESTANDO PREMISSAS DE BIOGEOGRAFIA DE ILHAS**

Trabalho de Conclusão de Curso  
apresentado ao Centro de Ciências  
Biológicas da Universidade Federal  
de Santa Catarina como requisito para  
obtenção do título de Bacharel em  
Ciências Biológicas.

**ORIENTADOR: DR. SERGIO RICARDO FLOETER**

**FLORIANÓPOLIS – SC**

**FEVEREIRO / 2011**

HACHICH, Nayara Fernanda

“Riqueza de espécies e endemismo em ilhas oceânicas do Atlântico: testando premissas de Biogeografia de Ilhas”: Nayara Fernanda Hachich – Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, 2011.

Orientador: Dr., Prof. Sergio Ricardo Floeter

42 pp. (Trabalho de Conclusão de Curso – Centro de Ciências Biológicas)

Palavras-chave: Biogeografia de Ilhas, Oceano Atlântico, Endemismo, Riqueza de espécies, Peixes recifais, Gastrópodes, Macroalgas.

I. Sergio Ricardo Floeter; II. Universidade Federal de Santa Catarina

**NAYARA FERNANDA HACHICH**

**RIQUEZA DE ESPÉCIES E ENDEMISMO EM ILHAS OCEÂNICAS DO ATLÂNTICO:  
TESTANDO PREMISSAS DE BIOGEOGRAFIA DE ILHAS**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à disciplina BIO7014 – Trabalho de Conclusão de Curso II, junto ao Centro de Ciências Biológicas da UFSC como requisito para obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas.

**BANCA EXAMINADORA:**

**ORIENTADOR:**

Dr., Prof. Sergio Ricardo Floeter

Universidade Federal de Santa Catarina

**MEMBROS:**

Dr., Maurício Eduardo Graipel

Universidade Federal de Santa Catarina

Dra., Profa. Barbara Segal

Universidade Federal de Santa Catarina

Dr., Prof. Alberto Lindner

Universidade Federal de Santa Catarina

**FLORIANÓPOLIS, 15 DE DEZEMBRO DE 2010**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu pai e à minha mãe pelo carinho e por toda forma de apoio que me ofereceram e que seria impossível agora enumerar, principalmente em relação à minha formação pessoal e intelectual que sempre me permitiu buscar e lutar por tudo aquilo que almejo de uma forma correta e justa. Agradeço ainda a eles e ao Rafa, meu irmão, pelas várias vezes que me instigaram, me chacoalharam e me animaram nos momentos em que tudo parecia um pouco sem sentido nesses cinco anos de dedicação praticamente exclusiva aos assuntos acadêmicos.

Ao meu orientador Dr. Sergio Floeter, agradeço primeiramente por ter me recebido em seu grupo de pesquisa e aceitado me orientar, me proporcionando uma grande oportunidade sem ao menos conhecer meu trabalho. Essa experiência está sendo fundamental para a escolha dos próximos passos de minha vida profissional! Agradeço também pelos dados fornecidos, os vários artigos sugeridos e pelo ânimo nas horas em que precisei. Ao pessoal do lab. (Laboratório de Biogeografia e Macroecologia Marinha) agradeço pelo apoio científico e pelo ambiente muito agradável naquela salinha - é uma pena ter passado tão pouco tempo lá com vocês! Em especial ao Juan, Renato e Diego, obrigado pelas revisões, seja do projeto, trabalho ou apresentação, e também pela discussão de idéias e metodologias. Agradeço também ao pesquisador e amigo Dr. Maurício Graipel pelo carinho, pela ajuda em bioestatística, pela revisão de meu TCC e pelas críticas e sugestões por ele apresentadas. Também aos professores Dra. Barbara Segal e Dr. Alberto Lindner agradeço pela revisão, críticas e sugestões; elas certamente farão de mim uma profissional melhor qualificada. À professora Dra. Andrea Freire agradeço pela revisão do projeto e respectivas sugestões, assim como ao professor Paulo Horta, que além de revisor do projeto se dispôs a me auxiliar na base de dados e me forneceu dados para a realização do trabalho. Agradeço também ao Dr. Craig Schneider pelos dados fornecidos e pelos emails respondidos com prontidão.

Ao meu namorado e grande amigo Edu agradeço pelos braços aconchegantes nos momentos de desespero, pela paciência com meus choros e pela força que me passou quando eu achava que meu trabalho estava perdido e que não conseguiria concluí-lo. Agradeço também por sua contribuição científica através de inúmeras críticas e revisões, que sem dúvida foram muitíssimo importantes para a melhora da qualidade e rigor científico do meu trabalho. Às meninas-irmãs com quem dividi lar, Flá e Mile (panteras), Cacá e Gala (da Biriba), e Thatá e Bar (da casa da Flor), agradeço pelos momentos de descontração, seja através de festas, bebedeiras, “cafézões”, ou passeios noturnos e de inverno à praia; foi muito importante a presença e apoio de vocês nessa longa jornada. Em especial à Thatá e Bar, agradeço pelos inúmeros momentos em que me agüentaram quando falava de minhas descobertas científicas, reclamava dos meus inúmeros afazeres, e lia ou explicava para vocês meu TCC; era sempre bom poder falar alto o que eu pensava, pois me ajudava a compreender o que estava falando.

Aos amigos Mick, Marina, Julia, Alyni e Diogo Tschoeke agradeço pelas contribuições no trabalho e também por me darem uma super força nessa reta final, e à Florzinha por ser minha parceirona nas caminhadas e passeios à praia nos momentos de relaxamento. De forma geral, agradeço ainda a todos os professores, técnicos e servidores da UFSC, em especial ao professor Dr. Alcir Dafré, coordenador do curso de Ciências Biológicas por longo período de minha graduação, à Ana, da secretaria do Curso de Ciências Biológicas, e à Salete da secretaria da Coordenação do Centro de Ciências Biológicas, por comporem uma equipe muito dedicada a garantir o bom funcionamento do meio acadêmico.

E por fim, agradeço a essa Força Maior que faz de todos os seres uma unidade, por todos e tudo que se passou em minha vida para que eu pudesse realizar um bom trabalho, conquistar o grau de bacharel em Ciências Biológicas, e crescer como ser que sou.

Muito obrigada!

Namastê.

## RESUMO

Grande parte dos estudos testando padrões biogeográficos utiliza organismos terrestres como modelo, todavia, os padrões identificados podem não ser aplicáveis a organismos marinhos. Uma minoria desses estudos se dá em ilhas oceânicas, que constituem melhores unidades de estudo, sendo que dentre os realizados no oceano Atlântico, todos são restritos a um único arquipélago. Há então a necessidade de estudos em grande escala com organismos marinhos no Oceano Atlântico a fim de verificar se os mesmos padrões biogeográficos são observados, assim como de estudos que contemplem diversos grupos de espécies, para que se possa testar a aplicabilidade e generalidade das premissas de biogeografia de ilhas. Para este estudo foram obtidos dados de riquezas de peixes recifais, gastrópodes e macroalgas e de porcentagem de endemismo de peixes recifais para 11 ilhas oceânicas do Atlântico: Santa Helena, Ascensão, São Tomé & Príncipe, Cabo Verde, Canárias, Açores, Madeira, Bermudas, Trindade, São Pedro e São Paulo, e Fernando de Noronha. Tais dados foram comparados através de regressões simples com as áreas de plataforma rasa, latitudes, idades geológicas e isolamentos das ilhas (distâncias ao ambiente recifal e continente mais próximos). Os resultados sustentam dois padrões de Biogeografia de Ilhas, a relação positiva endemismo-isolamento e a relação positiva espécie-área. Dentre as medidas de isolamento, distância ao ambiente recifal mais próximo explicou melhor a variação na porcentagem de endemismo do que distância ao continente mais próximo, provavelmente devido ao fato de qualquer outro ambiente recifal servir de fonte de espécies para a ilha em questão, mantendo o fluxo gênico e diminuindo a probabilidade de surgimento de neo-endêmicos. Para os três grupos foram calculadas as equações que melhor se ajustam à curva de relação espécie-área, sendo para os três casos a equação geométrica. Tal equação está de acordo com o Modelo Função Potência proposto pela Teoria de Biogeografia de Ilhas, reforçando ainda mais a generalidade da mesma. Não foram verificadas relações entre porcentagem de endemismo e área de plataforma rasa, latitude ou idade da ilha, e tampouco entre riqueza de espécies e latitude. Por fim, tampouco foi verificada relação entre riqueza e distância da ilha ao ambiente recifal mais próximo, mas apenas uma tendência (não significativa) de relação negativa entre elas. Todavia, as ilhas mais próximas do continente são também as mais velhas, e visto haver uma forte relação positiva entre idade da ilha e suas riquezas, é possível concluir que tal tendência é apenas consequência da relação idade-isolamento. Assim, para ilhas oceânicas do Atlântico, a riqueza de organismos marinhos costeiros parece responder melhor à variação na idade geológica da ilha do que no isolamento, ou seja, é provável que o tempo seja mais relevante que o espaço sobre os processos que determinam os padrões biogeográficos dos grupos marinhos costeiros, de forma que com o decorrer de milhares de anos as espécies consigam, de alguma maneira, sobrepor determinadas barreiras impostas pelas distâncias e colonizar as ilhas.

**PALAVRAS-CHAVE:** Biogeografia de Ilhas, Oceano Atlântico, Endemismo, Riqueza de espécies, Peixes recifais, Gastrópodes, Macroalgas.

## ABSTRACT

Most studies testing biogeographical patterns are conducted using terrestrial organisms as models, although recognized patterns may not apply to marine organisms. Moreover, just a few of these studies have been developed in oceanic islands, which constitute better units for biogeography studies. Nonetheless, all of those studies taken on the Atlantic Ocean are restricted to a single archipelago. Thus, large scale studies on Atlantic Ocean using marine organisms as models are required in order to test if the same biogeographical patterns are expressed. Also studies that examine different groups of species are required to enable testing the applicability and generality of island biogeography assumptions. Unlike previous studies, species richness data for three distinct marine groups - reef fish, gastropods and seaweeds - as well as percentage of reef fish endemism were compiled to 11 Atlantic oceanic islands: Saint Helena, Ascension, São Tomé & Príncipe, Cap Verde Island, Canaries, Azores, Madeira, Bermuda, Trindade Island, Saint Paul's Rocks and Fernando de Noronha. Richness and endemism data were regressed against islands shallow shelf surface (area), latitude, geological age and isolation (distance from nearest reef habitat and from mainland). Results corroborated with two substantial biogeographical patterns: the species-isolation and species-area positive relationships. Among the two isolation measures considered, distance from nearest reef habitat explained better the percentage of endemism levels than distance from mainland did. This might be an effect of other reef habitat acting as a source of species to the island, keeping gene flow and decreasing the neo-endemic emergence probability. For each of the three groups were calculated the mathematical model that best fits the regression curve of species richness against area, that were geometrical equations ( $S=C*A^z$ ) for all of them, as predicted by the Island Biogeography Theory. This result strengthens the generality of this theory. There were no significant relationships between percentage of endemism and islands shallow shelf surface, latitude or geological age, neither between species richness and latitude. Finally, no correlation between species richness and distance from the **nearest reef habitat** was found, but a trend (non-significant) of inverse relationship between richness and distance from **mainland** was verified. However, islands get older as they approach from mainland, so that the closest islands are also the oldest, and given that a highly significant positive relationship was detected between islands species richness and their geological age, it suggests that this trend is simply a consequence of the age-isolation relationship. The island's geological age seems to explain more properly the variation of marine organisms' richness when compared to isolation, that is, time is likely to play a more fundamental role than distance on the process that shape biogeographical patterns of shallow marine groups. So that, over thousands of years species are able, somehow, to overcome certain barriers imposed by distance and colonize the islands.

**KEY-WORDS:** Island biogeography, Atlantic Ocean, Endemism, Species richness, Reef fishes, Gastropods, Seaweeds.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Modelo da Teoria de Biogeografia de Ilhas.....	15
Figura 2 - Padrões biogeográficos de distribuição de riqueza de espécies apontados pela literatura.....	17
Figura 3 - Padrões biogeográficos de distribuição de endemismo apontados pela literatura.....	17
Figura 4 - Dispersão de propágulos de macroalgas, invertebrados e peixes marinhos (Kinlan & Gaines, 2003). ....	20
Figura 5 - Ilhas do Oceânico Atlântico compreendidas no estudo e respectivos grupos marinhos estudados.....	22
Figura 6 - Relação entre a porcentagem de endemismo de peixes recifais e distâncias do ambiente recifal mais próximo ou do continente mais próximo.....	27
Figura 7 - Relação entre riqueza de espécies e área de plataforma rasa para os três grupos marinhos.....	28
Figura 8 - Relação entre porcentagem de endemismo de peixes recifais e área de plataforma rasa.....	29
Figura 9 - Relação entre riqueza de espécies e as distâncias do ambiente recifal mais próximo ou do continente mais próximo para grupos marinhos de peixes recifais, gastrópodes e macroalgas.....	30
Figura 10 - Relação entre porcentagem de endemismo de peixes recifais e latitude.....	30
Figura 11 - Relação entre riqueza de espécies e latitude para peixes recifais, gastrópodes e macroalgas.....	31
Figura 12 - Relação entre porcentagem de endemismo de peixes recifais e idade geológica da ilhas.....	31
Figura 13 - Relação entre riqueza de espécies e idade geológica das ilhas, para peixes recifais, gastrópodes e macroalgas.....	32

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Características físicas e informações sobre as onze ilhas contempladas no estudo.....	23
Tabela 2 - Riqueza de espécies e porcentagem de endemismo para grupos de organismos marinhos.....	25
Tabela 3 - Teste-t entre grupo de ilhas que sofreram efeito das glaciações do pleistoceno e grupo das demais ilhas.....	27
Tabela 4 - Coeficientes de determinação e significância de equações de ajuste à curva de relação entre as áreas de plataforma rasa das ilhas e suas riquezas de espécies de peixes recifais, gastrópodes e macroalgas.....	29
Tabela 5 - Equação da relação entre riqueza de espécies e área de plataforma rasa para os três grupos de organismos marinhos.....	29

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>13</b>
Teoria de Biogeografia de Ilhas .....	13
Pós-teoria .....	14
Padrões e processos em Biogeografia de Ilhas .....	15
O Oceano Atlântico.....	18
Glaciações .....	18
Peixes recifais, gastrópodes e macroalgas .....	19
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>21</b>
Objetivo geral.....	21
Objetivos específicos .....	21
<b>METODOLOGIA</b> .....	<b>22</b>
Área de estudo.....	22
Dados de espécies .....	23
Peixes recifais .....	24
Gastrópodes .....	24
Macroalgas .....	24
Análise dos dados .....	25
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>27</b>
Influência das Glaciações .....	27
Relação Endemismo x Isolamento.....	27
Relação Riqueza x Isolamento.....	28
Relação Endemismo x Área.....	28
Relação Riqueza x Área.....	29
Padrões latitudinais .....	30
Idade geológica da ilha .....	31

<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>33</b>
Efeito das glaciações do pleistoceno sobre os ecossistemas das ilhas.....	33
Endemismo x Isolamento.....	34
Riqueza x Isolamento.....	34
Endemismo x Área.....	35
Riqueza de espécies x Área.....	36
Padrões latitudinais de riqueza e endemismo .....	36
Idade geológica da ilha .....	37
Isolamento e idade geológica: esclarecimento da variação na riqueza de espécies de organismos marinhos bentônicos em ilhas oceânicas.....	38
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>39</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>40</b>

## INTRODUÇÃO

Compreender como a diversidade biológica está distribuída no globo é essencial para a priorização de esforços de conservação, e é a biogeografia que se encarrega de tal função; assim, a biogeografia é a ciência que estuda a distribuição geográfica das espécies.

Em seu princípio a Biogeografia carregava consigo um aspecto descritivo, de observação e registro das diferentes espécies na superfície terrestre (Floeter *et al.*, 2009; Lomolino *et al.*, 2006), e vinha sendo desenvolvida há centenas de anos pelos então chamados naturalistas, como Linnaeus, Darwin e Wallace, que em suas viagens pela Terra descreviam diferentes espécies e as áreas em que elas ocorriam. Porém, a partir da segunda metade do século XX, a biogeografia incorporou também um aspecto ecológico, que agregava aos estudos descritivos uma abordagem especulativa e preditiva dos processos que determinam essa distribuição da biodiversidade, agregando ecologia e evolução a essa ciência, e nascendo assim a biogeografia ecológica (Floeter *et al.*, 2009; Lomolino *et al.*, 2006).

### ***Teoria de Biogeografia de Ilhas***

A Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI), desenvolvida por Robert H. MacArthur e Edward O. Wilson no final da década de 60, revolucionou esse novo momento da biogeografia (Lomolino *et al.*, 2006). Ela serviu de base e estímulo para a compreensão dos processos que determinam a distribuição geográfica da diversidade biológica. Na TBI (MacArthur & Wilson, 1967), os processos ecológicos de imigração e extinção são apontados como chave para compreender a diversidade de espécies em ilhas, e associados a esses processos estão duas variáveis principais: o tamanho da ilha e seu grau de isolamento.

Em uma ilha sob processo inicial de colonização, a imigração e extinção apresentam taxas opostas. A princípio a taxa de imigração é máxima enquanto que a de extinção é nula - visto não haver espécies nas ilhas para que possam se extinguir. Assim, a imigração diminui em função do aumento do número de espécies da ilha, enquanto a extinção aumenta em função do mesmo (MacArthur & Wilson, 1967) (Fig. 1). As taxas de imigração em uma ilha estão intimamente relacionadas ao grau de isolamento da mesma, sendo que quanto mais isolada, menor a taxa de imigração, e relacionada às taxas de extinção está o tamanho da ilha, numa relação também negativa, na qual quanto menor a área, maior a taxa de extinção (MacArthur & Wilson, 1967).

MacArthur & Wilson (1967) afirmam que a área por si só não regula a presença de espécies, todavia defendem que ilhas com maiores áreas compreendem uma maior riqueza de habitats, que por sua vez exerce um papel fundamental sobre a regulação da riqueza de espécies nas ilhas. Assim, frente à dificuldade de se obter informações

precisas sobre a diversidade de habitats dessas ilhas, elas poderiam ser avaliadas a partir de suas áreas insulares. Os autores inclusive afirmam que a “área [da ilha] por si só esclarece a maioria das variações no número de espécies em ilhas”. Assim, as relações acima mencionadas desencadeiam os padrões:

I. Espécie-área (Fig. 2a); com ilhas maiores apresentando maior riqueza de espécies. O modelo que retrata o efeito da área sobre riqueza é o Modelo Função Potência, representado pela equação  $S=C \cdot A^z$ , na qual S é a riqueza de espécies, A é a área da ilha, e C e z são duas constantes. O parâmetro C varia de acordo com o táxon, região biogeográfica e densidade populacional e o parâmetro z determina a inclinação da curva de diversidade, variando pouco entre os táxons e sendo mais elevado em ilhas mais isoladas (MacArthur & Wilson, 1967).

II. Espécie-isolamento (Fig. 2c); com ilhas mais isoladas apresentando menor riqueza de espécies.

Outra previsão do modelo é o alcance de um limiar no qual não há variação significativa do número de espécies da ilha devido a um equilíbrio das taxas opostas de imigração e extinção (MacArthur & Wilson, 1967), de forma que o número de espécies que chega por imigração é o mesmo número de espécies que se extingue. Esse equilíbrio é considerado dinâmico, visto que mesmo havendo a manutenção da riqueza de espécies da ilha, há uma mudança na constituição de espécies da mesma, pois as espécies que se extinguem não são necessariamente as mesmas que acabaram de chegar por imigração. Esse fenômeno de mudança na constituição das espécies é denominado *turnover* (MacArthur & Wilson, 1967) (Fig.1). Assim, de acordo com o modelo a taxa de *turnover* (T) será maior quanto maior forem as taxas de imigração e extinção, seguindo tal ordem de grandeza:  $T_{PP'} > T_{LP'} > T_{GP} > T_{GL}$ , na qual P representa ilhas próximas; L, ilhas distantes (longe); P', ilhas pequenas; e G representa ilhas grandes (Lomolino *et al.*, 2006) (Fig.1).

### ***Pós-teoria***

Visto a simplicidade dessa teoria, ela tornou-se alvo de inúmeras críticas, entre elas:

I. Graus de isolamento de ilhas não são medidas fáceis de mensurar (Lomolino *et al.* 2006). Identificar a fonte de uma biota insular é considerado desafiador, visto que muitas são as variáveis que podem influenciar a conectividade entre determinada área e a ilha em questão, tais como: antigas conexões com outras terras, variações nos níveis de terra e mar, correntes, barreiras biogeográficas, afinidades ecológicas das espécies, distância do continente, distância de outras ilhas, ventos, etc. (Lomolino *et al.*, 2006; Whittaker, 1998). Além do mais, uma ilha pode ter mais de uma fonte de espécies (Lomolino *et al.*, 2006) e a medida de isolamento normalmente refere-se a apenas uma possível fonte.

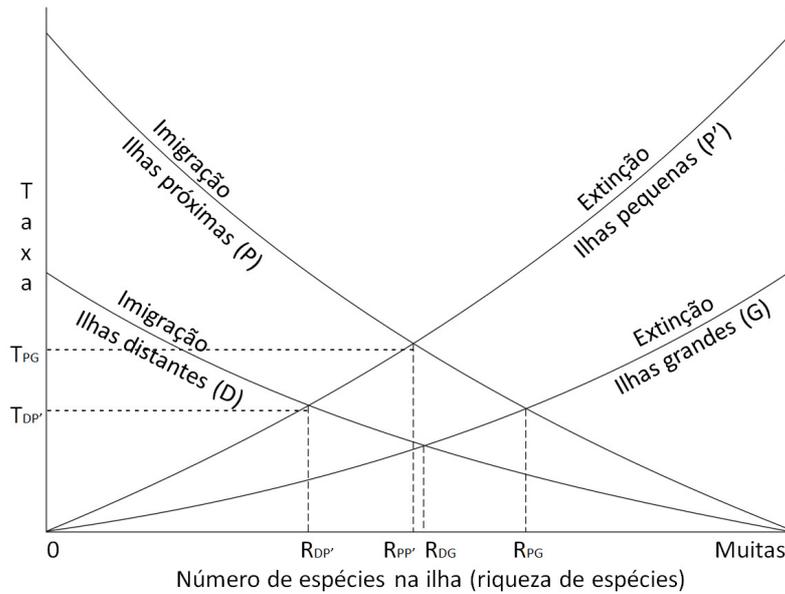


Figura 1. Modelo da Teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson, 1967). Taxa de imigração varia com o grau de isolamento da ilha e a taxa de extinção varia com o tamanho da ilha. Taxas semelhantes de imigração e extinção estabelecem uma riqueza de espécie (R) para a ilha, na qual ocorre o *Turnover* (T), caracterizado pela mudança na constituição de espécies da mesma.

II. A capacidade de suporte das ilhas varia muito em relação às diferentes espécies e suas exigências de habitat, sendo que as áreas das ilhas são uma medida muito geral e indireta dessas capacidades de suporte. Assim, o modelo espécie-área deve ser mais elaborado, de forma a considerar a complexidade de habitats de uma ilha (Lomolino *et al.*, 2006).

III. O processo de especiação é muito importante em ilhas mais isoladas (Heaney, 2000 *apud* Lomolino *et al.*, 2006) ou maiores (Losos & Schluter, 2000). Losos & Schluter (2000), em estudos com lagartos nas ilhas do Caribe detectaram um limiar de 3 mil km<sup>2</sup> a partir do qual a taxa de especiação *in situ* ultrapassa a taxa de imigração, ou seja, torna-se o processo mais importante a acrescentar espécies nas ilhas. Assim, o modelo de TBI deveria incorporar o processo de especiação.

Mesmo sendo alvo dessas e outras críticas, a Teoria de Biogeografia de Ilhas serviu e ainda serve de sustentação ou estímulo para muitas, senão todas, as teorias recentes em biogeografia de ilhas (Lomolino *et al.*, 2006) negando, alterando, complementando, ou mesmo defendendo suas bases.

### ***Padrões e processos em Biogeografia de Ilhas***

Muitos são os processos e padrões de distribuição da biodiversidade atualmente estudados em Biogeografia de Ilhas. Abaixo estão apresentados alguns desses padrões e possíveis processos que poderiam determiná-los, de forma que, sendo esses processos amplamente discutidos, não se pretende aqui indicar qual ou quais deles é mais

importante na determinação de um padrão biogeográfico; por isso todos os processos explicando padrões encontrados na literatura consultada estão apresentados abaixo.

O padrão espécie-área (Fig. 2.a) mencionado acima pode ser explicado tanto pela diminuição da extinção em ilhas maiores, visto que ilhas maiores comportam populações também maiores e por isso menos propícias a se extinguirem, como pelo aumento da riqueza de espécies com o aumento da riqueza de habitats, que por sua vez é maior em ilhas maiores (MacArthur & Wilson, 1967). Já o padrão espécie-isolamento (Fig. 2.c), também mencionado acima, pode ocorrer devido a uma menor probabilidade das ilhas mais isoladas de receberem imigrantes (MacArthur & Wilson, 1967).

Um padrão global de distribuição da diversidade muito conhecido e aceito é o padrão latitudinal, sendo que os aspectos que determinam esses gradientes latitudinais da diversidade biológica ainda são amplamente discutidos (Rohde, 1992). Alguns dos possíveis determinantes apontados são: competição, tamanho de nicho, produtividade, tempo efetivo de evolução, inclinação dos raios solares sobre a superfície terrestre, temperatura, epidemias, estabilidade do clima, acumulação da faixa de distribuição das espécies nos trópicos, etc. Em geral esses gradientes apresentam maior riqueza de espécies (Fig. 2.d) e porcentagem de endemismo (Fig. 3.d) nos trópicos e diminuição gradual da mesma à medida que se aproxima dos pólos.

Outro padrão muito verificado na natureza é o endemismo-isolamento (Fig. 3.c), no qual ilhas mais isoladas apresentam maior porcentagem de endêmicos. Tal padrão pode ocorrer devido ao baixo fluxo gênico entre as populações das ilhas e de outros ambientes, imposto pelo isolamento geográfico. Tal diminuição do fluxo gênico facilita o surgimento de novas espécies por especiação alopátrica, que provavelmente ficarão restritas à ilha, visto sua dificuldade de dispersão também imposta pelo isolamento.

Tem sido detectado também um padrão da distribuição de endêmicos em relação à área das ilhas (Fig. 3.a.), no qual o número de endêmicos será maior em ilhas maiores (*vide* Roos *et al.*, 2004; Green & Ostling, 2003; Green *et al.*, 2003; Werner & Buszko, 2005; Ulrich, 2005), visto que essas ilhas poderiam propiciar maior diversidade de nichos e poderiam conter mais barreiras biogeográficas, permitindo o isolamento geográfico das espécies e a especiação *in situ*. Outra explicação encontrada na literatura que justifica maior porcentagem de endêmicos em ilhas maiores é o fato dessas ilhas contemplarem uma maior riqueza de espécies que permitiria uma maior taxa de especiação e conseqüentemente maior porcentagem de endemismo (Emerson & Kolm, 2005).

Por fim, ilhas mais velhas devem exibir maior porcentagem de endêmicos (Fig. 3.b) devido ao maior tempo para especiação *in situ* ou especiação por diferenciação (Emerson & Oromi, 2005), assim como devem conter maior riqueza de espécies (Fig. 2.b) por estarem a mais tempo susceptíveis tanto à colonização como à especiação.

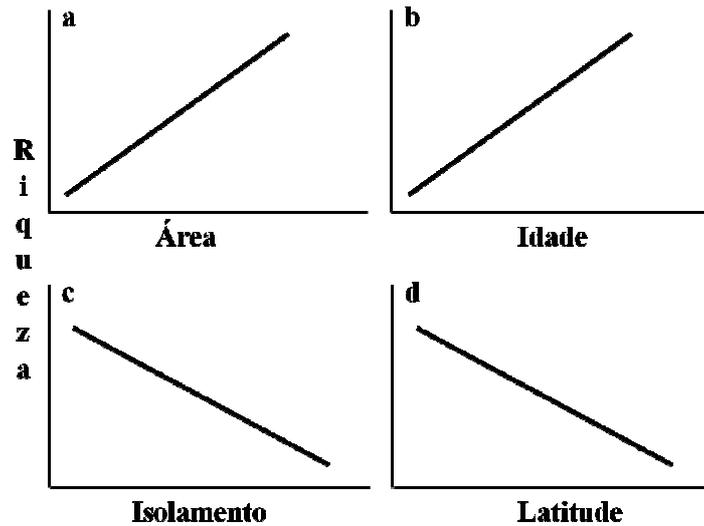


Figura 2. Padrões biogeográficos de distribuição de riqueza de espécies apontados pela literatura. a. Relação positiva riqueza-área; b. Relação positiva riqueza-idade; c. Relação negativa riqueza-isolamento; d. Relação negativa riqueza-latidade.

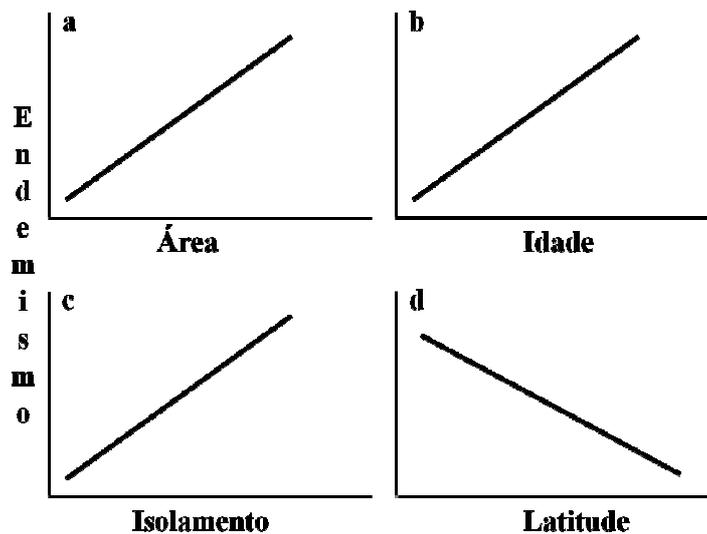


Figura 3. Padrões biogeográficos de distribuição de endemismo apontados pela literatura. a. Relação positiva endemismo-área; b. Relação positiva endemismo-idade; c. Relação positiva endemismo-isolamento; d. Relação negativa endemismo-latidade.

Assim sendo, além das predições fundamentais da biogeografia de ilhas, que indicam uma relação positiva entre riqueza de espécies e área da ilha (Fig. 2.a) e uma relação negativa entre riqueza de espécies e grau de isolamento da ilha (Fig. 2.c), se prevê também: relação negativa entre riqueza e latitude (Fig. 2.d), e entre endemismo e latitude (Fig. 3.d); e relação positiva entre endemismo e isolamento (Fig. 3.c), endemismo e idade (Fig. 3.b), entre riqueza e idade (Fig. 2.b), e endemismo e área (Fig. 3.a).

## ***O Oceano Atlântico***

As ilhas oceânicas constituem ótimos “laboratórios” para estudo de biogeografia de ilhas. Elas possuem as mesmas características de outras unidades experimentais - tais como tamanhos e graus de isolamento variados - e possuem a vantagem de, frente à complexidade ecológica dos ecossistemas, constituírem unidades discretas, melhores de serem estudadas se comparado às “ilhas” terrestres (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). O oceano Atlântico possui uma grande diversidade de ilhas com diferentes formas, tamanhos, distâncias dos continentes e idades geológicas, constituindo um ótimo universo para estudo de Biogeografia em ilhas verdadeiras. Além dessas características, esse oceano abarca muita variedade de espécies e outros táxons, dos quais uma boa parcela é endêmica.

Embora haja muitos trabalhos apresentando padrões de biogeografia de ilhas, a maioria deles foram realizados em ilhas continentais (e.g. Green *et al.*, 2003; Frey *et al.*, 2007) ou no oceano Pacífico (e.g. Simison, 2006; Mora *et al.*, 2003). No oceano Atlântico a maioria dos estudos são restritos a um único arquipélago, como o arquipélago de Açores (e.g. Borges, 1999), Caribe (e.g. Sandin *et al.*, 2008; Losos & Schluter, 2000) ou o arquipélago Macaronésico (e.g. Emerson & Oromi, 2005). Assim, não há estudos de Biogeografia de Ilhas testando padrões em grande escala nas ilhas oceânicas do Atlântico com diferentes grupos de espécies marinhas.

## ***Glaciações***

Ainda em relação às ilhas oceânicas do Atlântico, há uma teoria postulada por Briggs em 1966, denominada Teoria da Temperatura Pleistocênica, que afirma que as ilhas da porção norte do Atlântico - Açores, Canárias, Bermudas e Madeira - foram fortemente influenciadas pela queda acentuada da temperatura nos períodos glaciários do Pleistoceno. De acordo com Briggs (1966) essa queda de temperatura teria acarretado uma extinção em massa da biodiversidade dessas ilhas. Assim, elas teriam sido repovoadas após as últimas glaciações, a partir de 12 mil anos atrás, sem ter decorrido tempo suficiente para que houvesse muita mudança evolutiva e conseqüente surgimento de novos endêmicos (Briggs, 1966), porém com tempo suficiente para que recuperassem sua riqueza de espécies. Algumas evidências apontadas por Briggs (1966) são:

I. a medida da temperatura dos oceanos no pleistoceno, baseada no método de isótopo de oxigênio, que indica que a porção norte do Atlântico tropical e Caribe sofreram fortes oscilações em suas temperaturas (entre 6 a 9° C); e

II. o fato dessas ilhas do norte terem porcentagens de endemismo muito inferiores às ilhas do sul que estão nas mesmas isothermas (linhas de igual temperatura).

Todavia, estudos mais recentes são pouco precisos sobre o fato de a ilha Madeira ter sido ou não influenciada pelas glaciações (e.g. Floeter *et al.*, 2008; Domingues *et al.*,

2006). Assim, há a hipótese de que essa ilha teria sido menos atingida devido à sua posição geográfica, não estando tão ao norte como Açores - e por isso menos atingida por correntes frias no sentido norte-sul -, e estando mais distante do continente se comparada a Canárias (Domingues *et al.*, 2006) - sendo portanto menos influenciada pelas terras continentais congeladas.

Embora estudos mais recentes sustentem a extinção em massa durante o Pleistoceno para alguns grupos de organismos das ilhas do Norte do Atlântico (e.g. Santos *et al.*, 1995 in Ávila *et al.*, 2008), há também aqueles que não a sustentam, como por exemplo os estudos de Ávila *et al.* (2008 e 2009) que afirmam não ter ocorrido extinção em massa dos gastrópodes costeiros, mas apenas extinção local das espécies de sedimento fino ou de afinidade tropical. Assim sendo, tanto a influência ou não das glaciações nas ilhas da porção mais setentrional do Atlântico, como a amplitude das possíveis extinções em massa para diferentes grupos de espécies ainda não são bem conhecidos. A possibilidade de essas ilhas terem sofrido influência das glaciações do Pleistoceno, acarretando alteração na sua porcentagem atual de endemismo, pode levar a conclusões errôneas sobre a distribuição de endêmicos de acordo com outras variáveis físicas das ilhas, daí a importância de se ressaltar esse fenômeno para que os padrões observados sejam mais bem interpretados.

### ***Peixes recifais, gastrópodes e macroalgas***

Sandin *et al.* (2008) apontam a necessidade de estudos a partir da compilação de dados de diversos grupos de organismos para que se possa entender melhor sobre a estruturação de comunidades recifais. Peixes recifais, gastrópodes e macroalgas constituem grupos muito distintos de organismos marinhos, que se dispersam predominantemente através do plâncton, em formas jovens do desenvolvimento. Em estudos realizados com peixes, macroalgas e invertebrados marinhos a partir de revisão da literatura, Kinlan & Gaines (2003) perceberam que a dispersão difere bastante entre esses grupos, sendo maior em peixes do que em macroalgas, e variando amplamente entre os invertebrados (Fig. 4). Os autores limitaram sua pesquisa às espécies desses grupos nas quais os propágulos constituem o principal agente de dispersão, ou seja, àquelas que apresentam adultos sedentários, tais como são os peixes recifais, gastrópodes e macroalgas contemplados neste estudo, visto serem por definição (*vide* Metodologia) organismos bentônicos.

Enquanto macroalgas são organismos produtores primários, estando na base das cadeias tróficas, peixes recifais e gastrópodes possuem hábitos alimentares muito variados, dentre eles herbívoros, planctívoros, carnívoros, detritívoros e omnívoros. Quanto à reprodução, macroalgas podem apresentar reprodução assexuada ou sexuada, enquanto peixes recifais e gastrópodes apresentam apenas reprodução sexuada. Esses grupos são também muito distintos em relação a outros aspectos ecológicos, tais como nicho que ocupam, funcionalidade no ecossistema, etc.

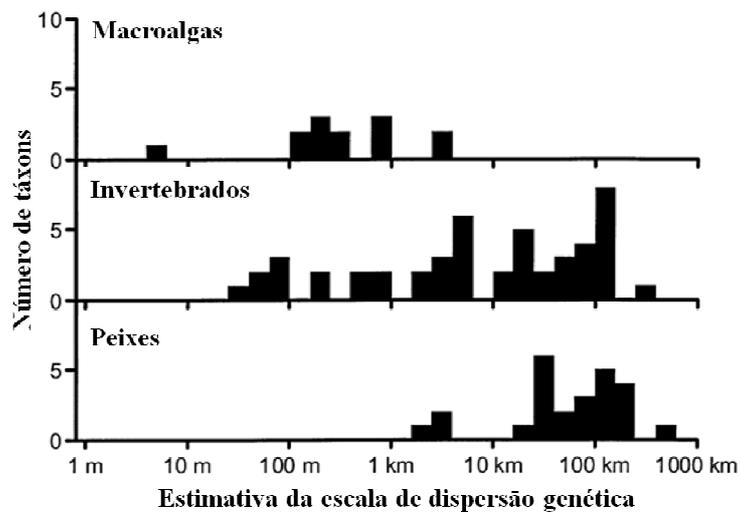


Figura 4. Dispersão de propágulos de macroalgas, invertebrados e peixes marinhos (Kinlan & Gaines, 2003).

Assim, estudar algumas premissas da biogeografia de ilhas a partir desses três grupos distintos de organismos marinhos é contribuir para a avaliação da aplicabilidade e generalidade de seus modelos e teorias.

## OBJETIVOS

### *Objetivo geral*

Testar premissas de biogeografia a partir de dados de ilhas oceânicas do Atlântico referentes a três grupos distintos de organismos marinhos: peixes recifais, gastrópodes e macroalgas.

### *Objetivos específicos*

Analisar como as riquezas de espécies de peixes recifais, gastrópodes e macroalgas variam em função da área de plataforma rasa, do isolamento, da idade geológica e da latitude das ilhas.

Analisar como a porcentagem de endemismo de peixes recifais varia em função da área de plataforma rasa, do isolamento, da idade geológica e da latitude das ilhas.

## METODOLOGIA

### Área de Estudo

A área de estudo compreendeu onze ilhas oceânicas do Atlântico (Fig.5), localizadas aproximadamente entre as latitudes 40°N e 20°S, em uma extensão de cerca de 6680 km de águas oceânicas. As ilhas estudadas foram: Santa Helena, Ascensão, São Tomé e Príncipe, Cabo Verde, Canárias, Açores, Madeira, Bermudas, e as ilhas oceânicas brasileiras Trindade, São Pedro e São Paulo, e Fernando de Noronha.

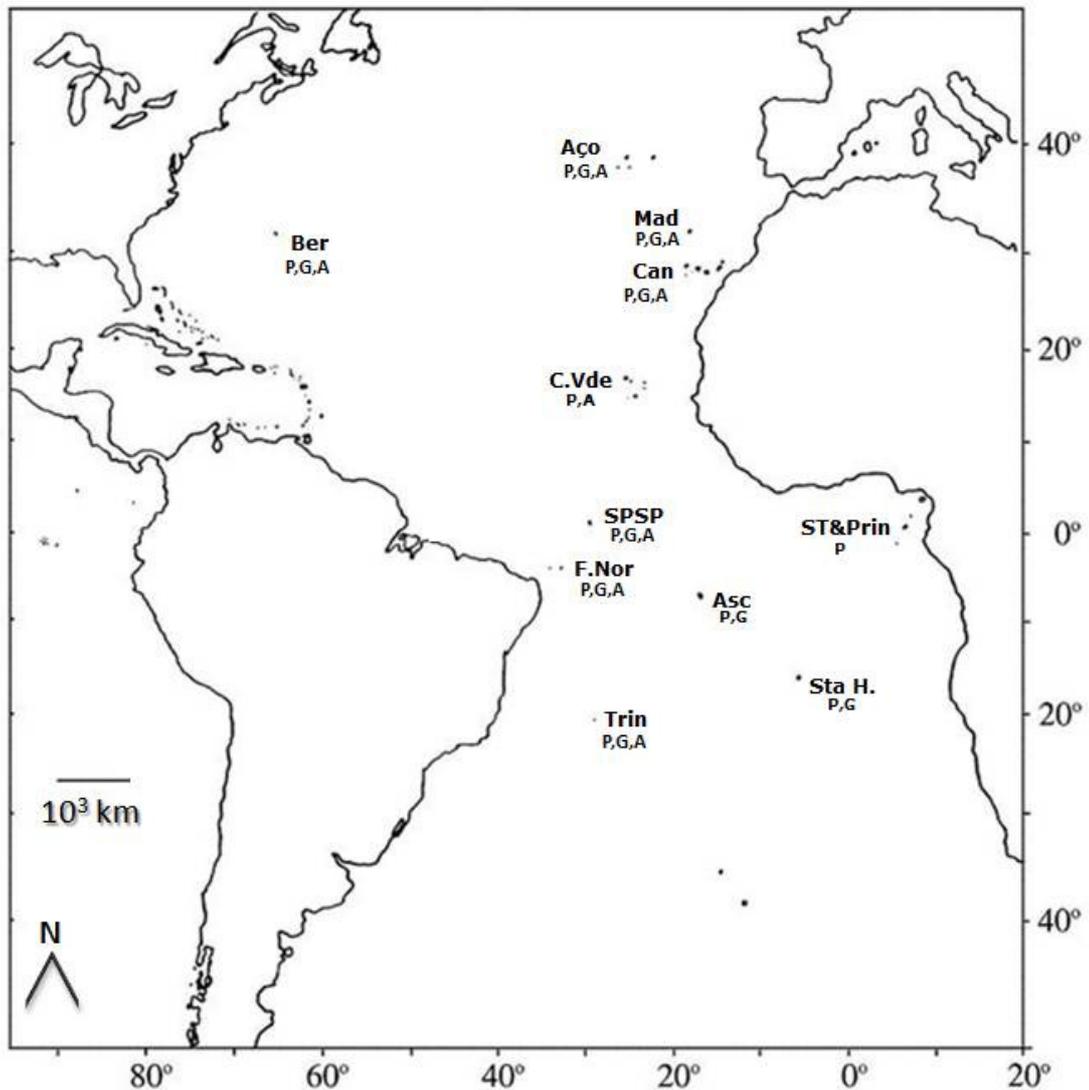


Figura 5. Ilhas do Oceânico Atlântico compreendidas no estudo e respectivos grupos marinhos estudados, sendo eles peixes recifais (P), gastrópodes (G) e macroalgas (A). Zona intertropical: Santa Helena (Sta H.); Ascensão (Asc); São Pedro e São Paulo (SPSP); Cabo Verde (C.Vde); Trindade (Trin); Cadeia de Montanhas de Fernando de Noronha (F.Nor); São Tomé e São Príncipe (ST&Prin). Zona temperada do norte: Bermudas (Ber); Canárias (Can); Açores (Aço); Madeira (Mad).

Essa área abrange praticamente toda a zona intertropical atlântica e parte de sua zona temperada do norte, e é constituída por quatro províncias biogeográficas marinhas: a província Brasileira, Caribenha, a Cordilheira Meso-Atlântica e a província do Atlântico Leste (Briggs, 1974). As ilhas estudadas possuem entre 100 e 1870 km de distância do continente mais próximo, sendo que o máximo de isolamento em relação ao ambiente recifal mais próximo (outras ilhas) é de 1290 km; elas variam aproximadamente de 1 a 14000 km<sup>2</sup> de área de plataforma rasa. Todas possuem origem vulcânica, com idades geológicas entre 0,2 a 60 milhões de anos, sendo que três ilhas da zona temperada do norte (Açores, Bermudas e Canárias), muito provavelmente, sofreram em seus ecossistemas influências de temperatura das glaciações do Pleistoceno (Floeter *et al.*, 2008).

A tabela 1 apresenta as características físicas e informações sobre as ilhas, obtidas de Floeter *et al.* (2008). São elas: nome das ilhas, latitude, distância do continente mais próximo, distância do ambiente recifal mais próximo, área de plataforma rasa, idade geológica da ilha, e influência das glaciações do Pleistoceno na temperatura da água. Note que, visto tratar de grupos marinhos de águas rasas, a área de plataforma rasa das ilhas foi utilizada como correspondente à área terrestre das ilhas quando do estudo de organismos terrestres.

**Tabela 1.** Características físicas e informações sobre as onze ilhas contempladas no estudo (Floeter *et al.*, 2008).

Ilha	Latit.	Distância do continente (km)	Distância do amb. recifal (km)	Área de plataf. rasa (km <sup>2</sup> )	Idade (Ma)	Efeitos das glaciações*
Santa Helena	16° S	1870	1290†	156	10,0	Não
Ascensão	8° S	1536	1290††	106	1,5	Não
S. Pedro e S. Paulo	1° N	1010	630‡	1	9,3	Não
Cabo Verde	16° N	560	560	13991	10,3	Não
Trindade	20° S	1160	300‡‡	32	3,6	Não
F. de Noronha	4° S	350	350	27	12,0	Não
S. Tomé e Príncipe	1° N	250	210‡	860	31,0	Não
Bermudas	32° N	1049	1049	1204	60,0	Sim
Canárias	28° N	100	100	8027	20,5	Sim
Açores	38° N	1300	740‡‡	5363	7,0	Sim
Madeira	33° N	630	285§	810	15,0	Sim?

\*Apenas efeitos de temperatura; Ambiente recifal mais próximo: † Ascensão; †† Sta Helena; ‡ F. de Noronha; ‡‡ montanhas submarinas da cadeia Vitória-Trindade; † Fernando Poo (=Bioko); †† Madeira; § Ilhas Selvagem.

### **Dados de espécies**

Utilizou-se dados de três grupos de organismos marinhos: peixes recifais, gastrópodes e macroalgas (Tabela 2).

### *Peixes recifais*

Compreende o grupo de peixes recifais os peixes de afinidade tropical, bentônicos ou bentopelágicos, de águas rasas (até 100 metros), que se associam a substratos rígidos de recifes coralíneos, algais ou rochosos, ou ainda, a substrato arenoso próximo a tais recifes (Floeter *et al.*, 2008). Para este grupo obteve-se dados de riqueza de espécies e sua respectiva porcentagem de endemismo para as onze ilhas, provenientes de Floeter *et al.* (2008).

### *Gastrópodes*

De maneira distinta aos demais grupos estudados, os gastrópodes constituem um grupo de organismos monofiléticos, classificado como uma classe do filo Mollusca (Brusca & Brusca, 2003), sendo que neste estudo apenas gastrópodes marinhos foram considerados. Devido à dificuldade em encontrar na literatura dados precisos para esse grupo, foram utilizados apenas dados de riqueza de espécies para nove das ilhas estudadas: Açores, Ascensão, Santa Helena, Bermudas, Canárias, Madeira, São Pedro e São Paulo, Fernando de Noronha e Trindade, sendo que não foram encontrados dados para as ilhas Cabo Verde e São Tomé e Príncipe. Todas essas ilhas contaram com dados provenientes do banco de dados virtual Malacolog (Rosenberg, 2009), sendo esta a única fonte de dados para Bermudas. Já os dados de gastrópodes utilizados para as demais ilhas foram resultado de uma compilação dos dados do Malacolog (Rosenberg, 2009) com outras fontes bibliográficas, sendo que as fontes utilizadas foram: Gomes *et al.* (2006) para as ilhas oceânicas brasileiras – Trindade, São Pedro e São Paulo, e Fernando de Noronha -; Cervera *et al.* (2004) para Canárias e Açores; e Rosewater (1975) para Ascensão e Santa Helena.

Os dados de gastrópodes disponíveis foram compilados, incluindo espécies que não habitam ambientes de plataforma rasa. Em seguida as sinonímias foram eliminadas de acordo com Rosenberg (2009) e espécies terrestres e de ambiente profundos, quando indicadas pelos autores, foram removidas. Entretanto, é possível que algumas espécies que habitam ambientes profundos e que não foram indicadas pelos autores tenham permanecido na base de dados, todavia aquelas espécies que certamente habitam a plataforma rasa das ilhas - segundo indicação de profundidade de coleta dos exemplares na bibliografia consultada - representam mais de 75% dos dados de gastrópodes.

### *Macroalgas*

Foram consideradas como macroalgas aquelas de ambiente marinho bentônico, pertencentes aos grupos *Rhodophyta*, *Chlorophyta* e *Phaeophyta*. Assim como para gastrópodes os dados sobre endemismos de macroalgas não foram considerados, devido à detecção de uma grande diferença no número de espécies endêmicas apontadas pelas diversas fontes pesquisadas. Assim sendo, apenas dados de riqueza de espécies foram

utilizados, sendo eles referentes a oito das ilhas estudadas: Açores, Cabo Verde, Bermudas, Canárias, Madeira, São Pedro e São Paulo, Fernando de Noronha e Trindade.

Os dados das ilhas Açores, Cabo Verde, Bermudas, Canárias e Madeira foram obtidos com o Dr. Craig Schneider (comunicação pessoal), do departamento de biologia do *Trinity College*, EUA, e são resultado de uma compilação realizada pelo pesquisador em 2008. Já para as ilhas oceânicas brasileiras, os dados de riqueza de macroalgas foram resultado de uma compilação de dados de listas não publicadas, fornecidas pelo Dr. Paulo Horta (comunicação pessoal), do departamento de Botânica da Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil, e de dados extraídos do trabalho de Villaça *et al.* (2006), sendo que as espécies apontadas como duvidosas por Oliveira Filho (1974 e 1977 *apud* Villaça *et. al.*, 2006) para Fernando de Noronha foram desconsideradas caso em nenhum outro censo posterior houvesse registro destas algas na ilha.

**Tabela 2. Riqueza de espécies e porcentagem de endemismo para grupos de organismos marinhos.**

<b>Ilha</b>	<b>Riq. peixes recifais</b>	<b>Endem. peixes recifais (%)</b>	<b>Riqueza de gastrópodes</b>	<b>Riqueza de macroalgas</b>
Santa Helena	76	13,2	141	-
Ascensão	82	11,0	67	-
S. Pedro e S. Paulo	52	9,3	18	36
Cabo Verde	207	8,3	-	317
Trindade	85	5,7	107	138
F. de Noronha	120	5,0	238	168
S. Tomé e Príncipe	221	3,0	-	-
Bermudas	280	1,6	417	442
Canárias	182	1,6	247	649
Açores	95	1,1	138	130
Madeira	133	0,0	109	318

### **Análise dos dados**

A princípio comparou-se o grupo das ilhas que sofreram efeito das glaciações do pleistoceno (Açores, Canárias e Bermudas) com o grupo das demais ilhas (exceto Madeira) em relação à variável porcentagem de endemismo. Essa análise foi realizada através de um teste de diferença entre as médias (teste-t) (Zar, 2010), a fim de testar a hipótese nula ( $H_0$ ) de não haver diferença na porcentagem média de endemismo entre esses grupos. A mesma análise foi realizada para a variável riqueza de espécies, a fim de testar a hipótese nula de não haver diferença significativa na riqueza média desses dois grupos. A ilha Madeira foi excluída desses testes de diferença entre médias, pois a

literatura não é precisa quanto ao fato dela ter sofrido ou não as influências das glaciações (*vide* Briggs, 1966; Domingues *et al.*, 2006).

Visto que a diferença entre as porcentagens médias de endemismo dos dois grupos se mostrou significativa ( $p < 0,050$ ), rejeitando  $H_0$ , o grupo das ilhas que sofreram influências das glaciações foi excluído das análises subsequentes de porcentagem de endemismo, por se mostrar fortemente alterado pelas glaciações e por isso não representativo para a análise das demais variáveis explicativas (outras características físicas das ilhas, como isolamento, área, etc.). Nessas análises em que o grupo de ilhas que sofreu influência das glaciações foi excluído, também foi excluída a ilha Madeira, visto que nesses casos o fato de ter sofrido ou não influência das glaciações poderia alterar os resultados e que não há certeza sobre a qual desses dois grupos essa ilha faz parte.

As variáveis área de plataforma rasa e idade geológica da ilha apresentaram uma amplitude muito grande de valores, por isso, no intuito de evitar consequentes desvios nas análises, seus dados foram logaritimizados. As relações entre porcentagem de endemismo e distâncias do ambiente recifal ou continente mais próximo, assim como as relações entre riqueza de espécies e área de plataforma rasa, apresentaram relação logarítmica, de forma que nessas análises os dados de ambas as distâncias e da riqueza de espécies também foram logaritimizados, a fim de permitir a aplicação de modelos lineares (Zar, 2010). Em seguida foram realizados testes estatísticos de regressão linear simples (Triola, 2005) entre cada uma das variáveis dependentes – riqueza de espécies e porcentagem de endemismo – e cada uma das variáveis físicas das ilhas (variáveis explicativas) – área de plataforma rasa, distância do continente ou do ambiente recifal mais próximo, latitude e idade geológica das ilhas -, sendo que a  $H_0$  testada é de não haver relação entre cada par de variáveis, e a hipótese alternativa ( $H_A$ ) é de haver relação entre elas, com a variável dependente variando em função da variável explicativa. Por fim, no intuito de testar se o Modelo Função Potência proposto na Teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson, 1967) se aplica às ilhas e grupos de organismos estudados, foi apresentada a equação que melhor se ajusta à curva de relação entre as variáveis área de plataforma rasa e riqueza de espécies, assim como seu respectivo coeficiente de determinação e significância.

## RESULTADOS

### *Influência das Glaciações*

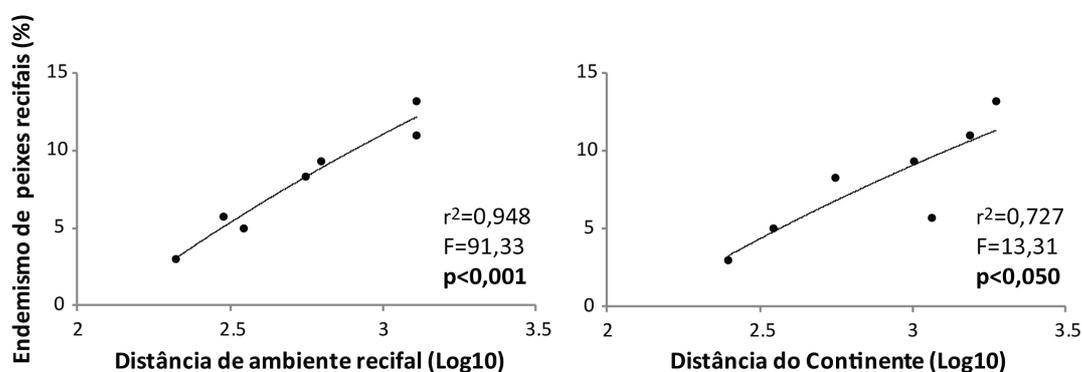
Não foi observada diferença significativa entre as ilhas que sofreram influência das glaciações e as demais ilhas em relação às suas riquezas de peixes recifais, gastrópodes e macroalgas (Tabela 3). Contudo, foi observada uma diferença significativa entre as porcentagens médias de endemismo de peixes recifais desses dois grupos de ilhas (Tabela 3), sendo inferior no grupo de ilhas que sofreram influências das glaciações (1,4%) do que no grupo de ilhas que não sofreu tais influências (7,9%).

**Tabela 3.** Teste-t entre grupo de ilhas que sofreram efeito das glaciações do pleistoceno (1) - Canárias, Açores e Bermudas - e grupo das demais ilhas (2) - S. P. S. Paulo, Trindade, F. de Noronha, Ascensão, Sta. Helena, S. T. & Príncipe e C. Verde. A ilha Madeira foi excluída da análise.

Variável Dependente	Média 1	Média 2	t	GL	p	N 1	N 2	S 1	S 2	F da variânc.	p da variânc.
Endemismo	1,4	7,9	3,029	8	<b>0,016</b>	3	7	0,3	3,6	154,15	0,013
Riq. peixes rec.	185,7	120,4	-1,273	8	0,239	3	7	92,6	67,1	1,90	0,460
Riq. gastróp.	267,3	114,2	-1,983	6	0,095	3	5	140,6	83,0	2,87	0,338
Riq. macroalg.	407,0	164,8	-1,686	5	0,153	3	4	261,3	116,2	5,06	0,219

### *Relação Endemismo x Isolamento*

As análises realizadas apenas com o grupo de ilhas que não sofreu efeito das glaciações indicaram um aumento nas porcentagens de endemismo das ilhas em função do aumento de suas distâncias ao ambiente recifal ou ao continente mais próximo (Fig 6). Também foi detectada uma relação mais forte entre endemismo e distância do ambiente recifal mais próximo ( $p < 0,001$ ) do que entre endemismo e distância do continente ( $p < 0,050$ ) (Fig 6).



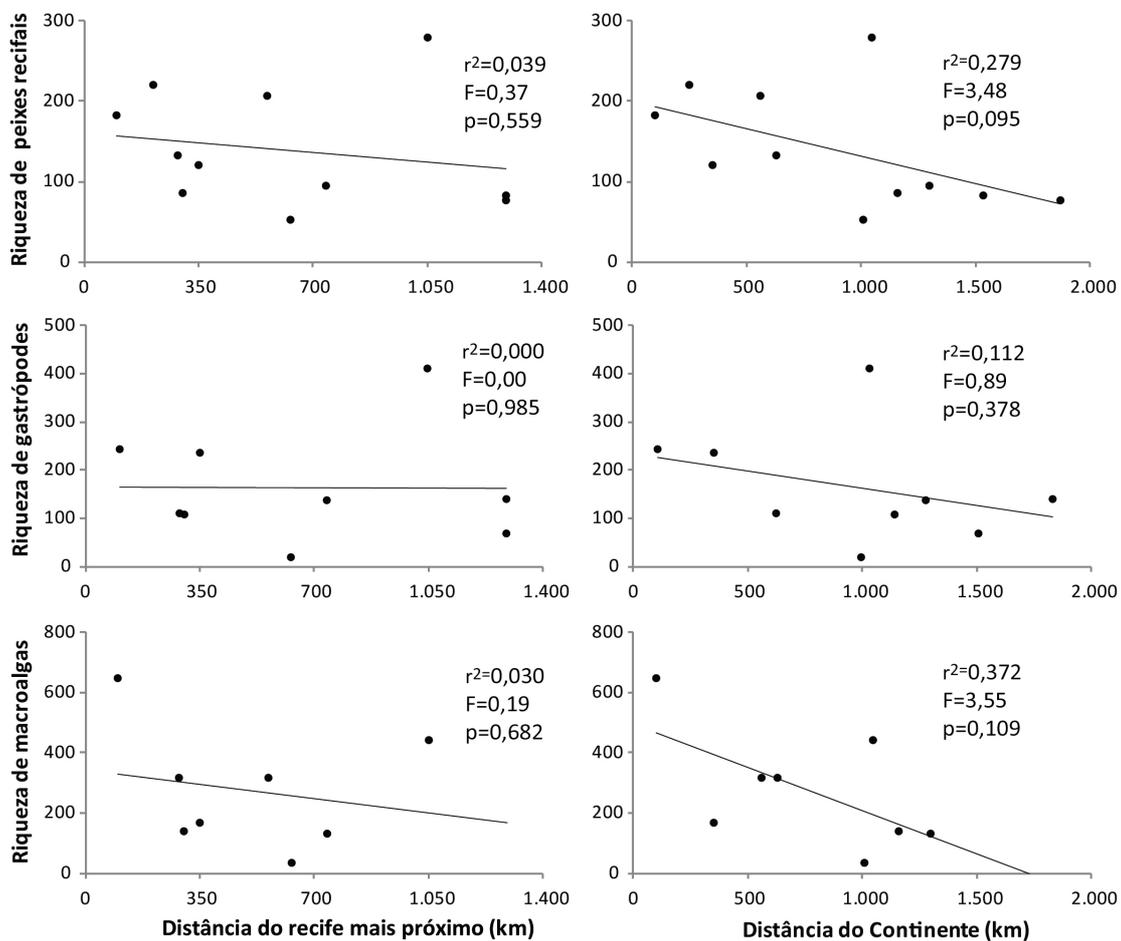
**Figura 6.** Relação entre a porcentagem de endemismo de peixes recifais e distâncias do ambiente recifal mais próximo (à esquerda) ou do continente mais próximo (à direita).

### **Relação Riqueza x Isolamento**

Não foi observada relação entre a riqueza de espécies dos diferentes grupos marinhos e a distância da ilha ao ambiente recifal mais próximo (Fig. 7). Percebe-se, no entanto, uma tendência de diminuição da riqueza de espécies em função do aumento da distância da ilha ao continente mais próximo, conforme padrão apontado pela literatura consultada, todavia, tal relação não é estatisticamente significativa.

### **Relação Endemismo x Área**

Não foi observada qualquer relação entre porcentagem de endemismo de peixes recifais e área de plataforma rasa das ilhas (Fig. 8).



**Figura 7.** Relação entre riqueza de espécies e as distâncias do ambiente recifal mais próximo (à esquerda) ou do continente mais próximo (à direita) para grupos marinhos de peixes recifais, gastrópodes e macroalgas.

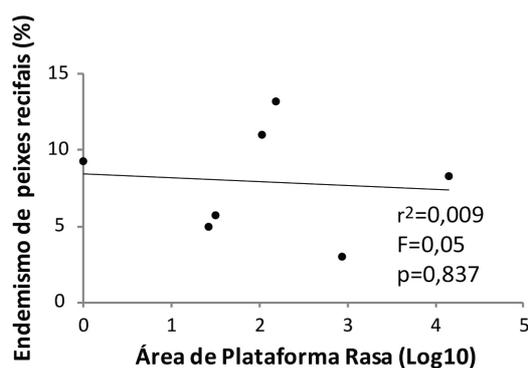


Figura 8. Relação entre porcentagem de endemismo de peixes recifais e área de plataforma rasa.

### Relação Riqueza x Área

As análises indicaram uma relação positiva entre riqueza de espécies e área de plataforma rasa para todos os grupos de organismos marinhos estudados (Fig. 9). Os coeficientes de determinação e significância das equações de ajuste à curva de regressão entre essas variáveis estão apresentadas na Tabela 4, sendo que o modelo matemático que melhor se ajustou para os três grupos ( $p < 0,05$ ) foi a equação geométrica (Tabela 5), de acordo com o modelo Função Potência (MacArthur & Wilson, 1967).

Tabela 4. Coeficientes de determinação ( $R^2$ ) e significância ( $p$ ) de equações de ajuste à curva de relação entre as áreas de plataforma rasa das ilhas e suas riquezas de espécies de peixes recifais, gastrópodes e macroalgas.

Grupo	Coef.	Linear	Exponencial	Logarítmica	Geométrica
Peixes recifais	$R^2$	0,146	0,190	0,394	0,517
	$p$	0,246	0,180	0,039	<b>0,013</b>
Gastrópodes	$R^2$	0,075	0,126	0,259	0,487
	$p$	0,476	0,348	0,161	<b>0,037</b>
Macroalgas	$R^2$	0,182	0,191	0,453	0,629
	$p$	0,292	0,279	0,067	<b>0,019</b>

Tabela 5. Equação geométrica, que representa o melhor ajuste à curva de relação entre riqueza de espécies (S) e área de plataforma rasa (A) para os três grupos de organismos marinhos.

Grupo	Coefficiente de determ. ( $R^2$ )	Coefficiente angular ( $z$ )	Coefficiente linear (C)	Equação	$p$
Peixes recifais	0,517	0,132	56,90	$S=56,90 \cdot A^{0,132}$	<b>0,013</b>
Gastrópodes	0,487	0,220	38,29	$S=38,29 \cdot A^{0,220}$	<b>0,037</b>
Macroalgas	0,629	0,213	57,74	$S=57,74 \cdot A^{0,213}$	<b>0,019</b>

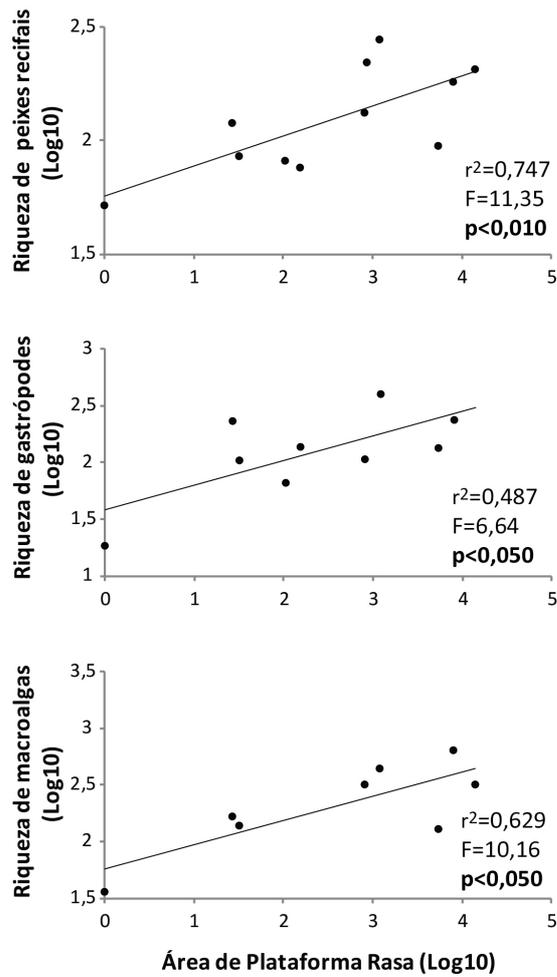


Figura 9. Relação entre riqueza de espécies e área de plataforma rasa para os três grupos marinhos: peixes recifais, gastrópodes e macroalgas.

### Padrões latitudinais

As análises indicaram não haver relação entre porcentagem de endemismo e latitude das ilhas (Fig 10). Tampouco relações entre riqueza de espécies e latitude foram observadas, independente do grupo de organismos estudados (Fig. 11).

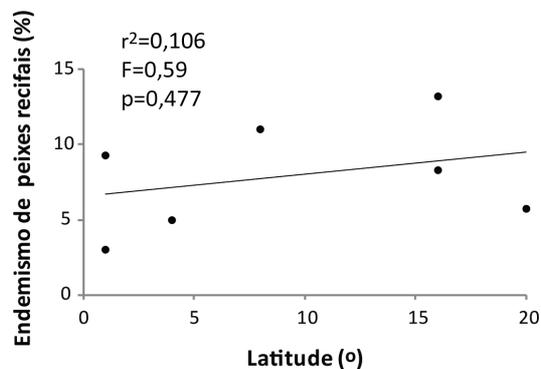


Figura 10. Relação entre porcentagem de endemismo de peixes recifais e latitude.

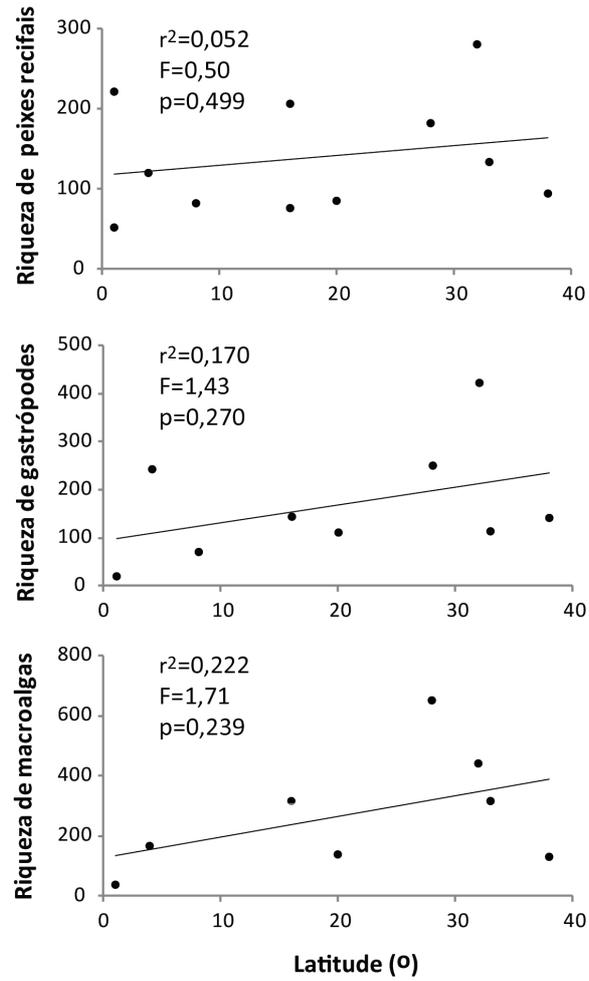


Figura 11. Relação entre riqueza de espécies e latitude para peixes recifais, gastrópodes e macroalgas.

### *Idade geológica da ilha*

Não foi observada relação entre porcentagem de endemismo de peixes recifais e idade geológica das ilhas (Fig. 12).

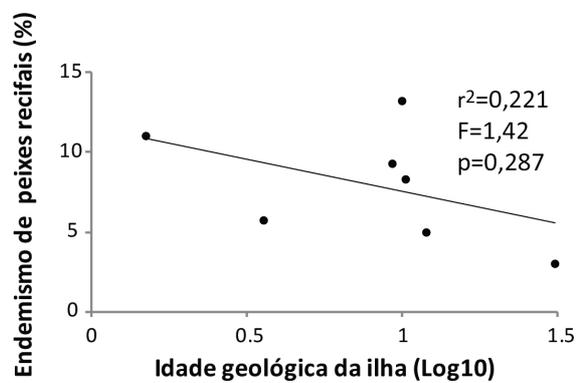


Figura 12. Relação entre porcentagem de endemismo de peixes recifais e idade geológica da ilhas.

As análises considerando todas as ilhas indicaram uma relação positiva significativa entre riqueza de espécies e idade da ilha apenas para o grupo de peixes recifais (Fig. 13). Porém, a interpretação da distribuição dos pontos nos gráficos aponta São Pedro e São Paulo como *outlier*, o que pode ser explicado devido a sua ínfima área de plataforma rasa (1 km<sup>2</sup>), que resulta numa riqueza de espécies muito baixa nessa ilha. Assim, as análises realizadas sem São Pedro e São Paulo mostraram aumento da riqueza de espécies dos três grupos em função do aumento da idade das ilhas (Fig 13).

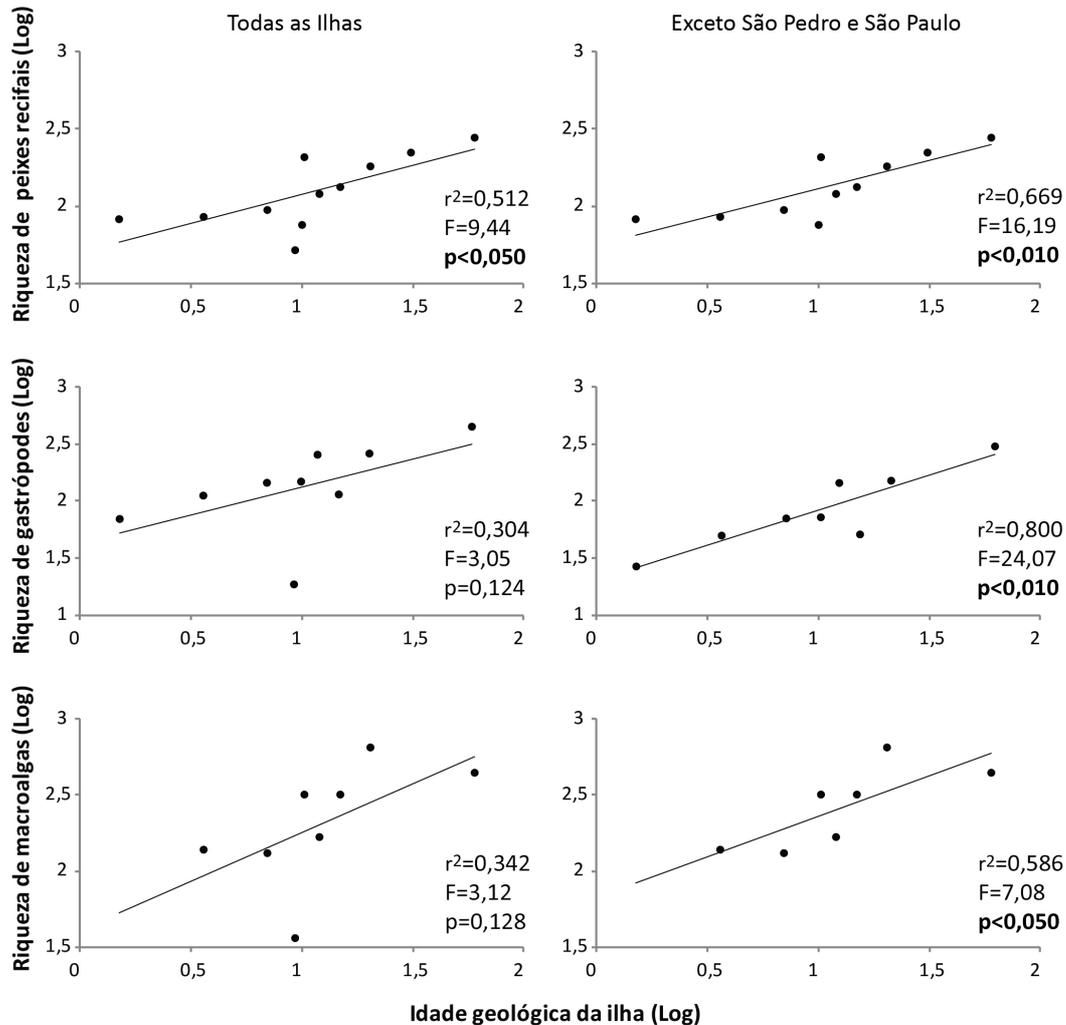


Figura 13. Relação entre riqueza de espécies e idade geológica das ilhas para peixes recifais, gastrópodes e macroalgas. Análises realizadas com dados de todas as ilhas (à esquerda) e excetuando *outliers* - ilha São Pedro e São Paulo (à direita).

## DISCUSSÃO

### *Efeito das glaciações do pleistoceno sobre os ecossistemas das ilhas*

A ausência de diferença entre as riquezas médias de peixes recifais do grupo de ilhas que sofreu influência das glaciações e do grupo das demais ilhas, assim como a diferença significativa nas porcentagens médias de endemismo desses dois grupos, ambos verificados neste estudo, sustentam a “Teoria da Temperatura Pleistocênica” (Briggs, 1966). Assim, durante o Período pleistocênico as ilhas Bermudas, Canárias e Açores teriam sofrido fortes influências de temperatura das glaciações, resultando na extinção em massa de sua fauna de peixes recifais (Briggs, 1966). Segundo a hipótese de Briggs (1966) teria decorrido tempo suficiente (12 mil anos) para que essas ilhas influenciadas pelas glaciações recuperassem sua riqueza de espécies, que pode ser evidenciado neste estudo pela ausência de diferença entre as riquezas médias dos dois grupos. Porém, a hipótese sugere também que esse mesmo tempo teria sido insuficiente para que houvesse muita mudança evolutiva e conseqüente surgimento de novos endêmicos, que neste estudo pode ser evidenciado pela diferença nas porcentagens médias de endemismo dos dois grupos de ilhas, sendo inferior no grupo de ilhas que sofreram influências das glaciações.

Ávila *et al.* (2008 e 2009), em seus estudos em afloramentos fósseis, afirmam que seus resultados não sustentam a idéia de extinção em massa da fauna de moluscos em Açores. Todavia, eles detectam que as espécies de moluscos que apresentavam maior afinidade a ambientes mais quentes, i.e., tropicais, desapareceram localmente durante a última glaciação. Visto que peixes recifais são, em sua maioria, espécies com afinidade tropical e que as espécies insulares são ainda mais sensíveis às variações ambientais - pois as águas profundas que cercam as ilhas não favorecem a migração das espécies para outros ambientes (Briggs, 1966) -, pode-se então inferir que tais extinções em massa tenham ocorrido para esse grupo, eliminando ou diminuindo localmente as espécies que habitavam tais ilhas.

Em resumo, os resultados indicam que essas 3 ilhas (Bermudas, Canárias e Açores) sofreram extinção em massa de peixes recifais com as influências de temperatura das glaciações e que o tempo decorrido após as últimas glaciações foi suficiente para a colonização porém não para a especiação na ilha. Frente a tal quadro, essas ilhas que sofreram influências das últimas glaciações não são representativas para testes de premissas da Teoria de Biogeografia de Ilhas em relação a endemismo. Visto que elas apresentam porcentagens de endemismo provavelmente inferiores ao esperado caso tais influências de temperatura não tivessem ocorrido, não refletirão o efeito das suas outras características físicas sobre a porcentagem de endemismo de peixes recifais.

### ***Endemismo x Isolamento***

Acredita-se que muitas variáveis além da distância possam interferir no verdadeiro isolamento de uma ilha oceânica, tais como as correntes marinhas e ventos (Whittaker, 1998), de forma que mensurar tal isolamento vem sendo considerado desafiador (Lomolino *et al.*, 2006). Todavia, o presente estudo, mesmo baseando-se na maneira mais simples de representar o isolamento de uma ilha, ou seja, a partir de sua distância ao ambiente recifal ou continente mais próximo, apontou um padrão de distribuição de endêmicos em relação ao isolamento. Assim, há um aumento na porcentagem de endemismo de peixes recifais com o aumento da distância da ilha ao ambiente recifal ou continente mais próximo. De acordo com a literatura, esse padrão poderia ser explicado pela diminuição do fluxo gênico nas ilhas muito isoladas (Mayr, 1977), favorecendo a evolução divergente com surgimento de novas espécies (MacArthur & Wilson, 1967), que devido às barreiras impostas pela distância a outros ambientes favoráveis não se dispersam, tornando-se restritas a determinada ilha, ou seja, tornando-se endêmicas.

Há também indícios de que espécies hoje restritas a ilhas possam ter apresentado uma distribuição mais ampla pela costa dos continentes, e que por diversos motivos elas teriam desaparecido desses locais e permanecido restritas às ilhas, denominadas então de paleoendêmicas (Whittaker, 1998). Tudo indica ser esse o caso de *Halichoeres rubrovirens*, um peixe recifal endêmico de Trindade e que apresenta como espécie-irmã *H. notospilus*, da região tropical do Pacífico leste (Rocha *et al.*, 2010). Esse fato sugere que a espécie ancestral dessas espécies de *Halichoeres* apresentava uma ampla distribuição, abrangendo a região tropical do Atlântico oeste (Rocha *et al.*, 2010) e que por algum motivo ela teria restringido à ilha Trindade, desfazendo o *continun* de sua distribuição e tornando-se endêmica a essa ilha. As espécies paleoendêmicas também contribuem para a relação positiva entre endemismo e isolamento, visto que a ação da distância entre ilhas (ou entre uma ilha e o continente) como barreira para a dispersão dessas espécies faz com que, mesmo tendo certa vez habitado outros ambientes, elas atualmente sejam restritas a essas ilhas.

Por fim, a distância ao ambiente recifal mais próximo apresentou-se como uma variável mais representativa na variação da porcentagem de endemismo das ilhas oceânicas, o que pode ser explicado pelo fato das populações de outros ambientes recifais servirem, assim como as massas continentais, de fonte de espécies para a colonização das ilhas. Assim, se esses ambientes recifais forem mais próximos haverá fluxo gênico entre eles e as ilhas e conseqüente manutenção do *pool* gênico, diminuindo a possibilidade de especiação e conseqüente porcentagem de endemismo.

### ***Riqueza x Isolamento***

Uma das principais premissas da TBI, apontada no estudo de MacArthur & Wilson (1967) é a diminuição da riqueza de espécies em função do aumento do

isolamento das ilhas. Todavia, ao observar as características das ilhas contempladas neste estudo se percebe que aquelas ilhas menos isoladas são, em geral, as mais velhas. Isso ocorre devido à posição central da cordilheira meso-atlântica, ocupando o local de máxima distância possível do continente mais próximo e de onde têm surgido as ilhas mais novas.

Refletindo sobre o aspecto ecológico, se isolamento exercesse influência sobre a riqueza de espécies desses grupos analisados, seria mais coerente esperar que tal relação fosse mais forte quando a medida de isolamento utilizada fosse a distância da ilha ao ambiente recifal mais próximo, visto que, conforme discutido acima, outras ilhas também poderiam servir de 'fonte' de espécies para a ilha em questão. Todavia, não houve relação significativa entre riqueza de espécies e isolamento, mas apenas uma tendência (não significativa) das ilhas mais distantes dos continentes exibirem menor riqueza de espécies (Fig. 9 - à direita), sendo que a mesma tendência não é verificada em relação à distância do ambiente recifal mais próximo (Fig. 9 - à esquerda). Sabe-se que a dispersão de organismos marinhos ocorre em escalas muito superiores à de organismos terrestres (Carr *et al.* 2003), o que sugere que o isolamento pela distância não represente um grande desafio para as espécies marinhas transporem, de forma que alcançar determinada ilha isolada seja apenas uma questão de tempo. Assim, este estudo sugere que, diferentemente do esperado, o isolamento da ilha não exerce papel determinante sobre a riqueza de organismos marinhos bentônicos da mesma, sendo que tal divergência com a literatura é provavelmente devido ao fato da maioria dos estudos desses padrões biogeográficos serem realizados com organismos terrestres.

### ***Endemismo x Área***

A relação endêmicos-área, muito estudada na literatura (*vide* Roos *et al.*, 2004; Green & Ostling, 2003; Green *et al.*, 2003; Werner & Buszko, 2005; Ulrich, 2005), prevê que o endemismo será maior em ilhas maiores. Tal relação tem sido observada de forma direta, a partir da variação do número de endêmicos de uma ilha em função de sua área, exibindo uma relação log-log (função potência) entre tais variáveis (Green & Ostling, 2003; Werner & Buszko, 2005; Ulrich, 2005), ou a partir da variação na proporção 'endêmicos de uma ilha : total de endêmicos das ilhas' em função das áreas das ilhas (Roos *et al.*, 2004).

A ausência de um padrão de distribuição da porcentagem de endêmicos (nº de endêmicos na ilha: nº de espécies na ilha) em função da área, verificada neste estudo, poderia ser explicada por um aumento da riqueza total de espécies em função da área (conforme mostrado neste estudo) juntamente com um aumento do número de endêmicos, também em função da área (Roos *et al.*, 2004), de forma que a proporção entre essas duas medidas não reflete matematicamente a relação direta entre endemismo e área de plataforma rasa. Para testar tal hipótese são necessárias análises de regressão entre o número de endêmicos e as áreas de plataforma rasa, que poderão elucidar possíveis padrões endemismo-área para os organismos marinhos bentônicos das ilhas

oceânicas do Atlântico. Assim, o que a análise endemismo-área realizada sugere é que o número de endêmicos ou não varia com a área, ou varia em proporção inferior à variação da riqueza de espécies com o aumento da área.

### ***Riqueza de espécies x Área***

Os resultados obtidos, ao indicarem um padrão geral de aumento da riqueza de espécies com o aumento da área de plataforma rasa das ilhas independente do grupo de organismos marinhos analisados, corroboram com o padrão espécie-área proposto na TBI (MacArthur & Wilson, 1967). Ao proporem seu modelo espécie-área MacArthur e Wilson (1967) relacionaram esse padrão à maior diversidade de habitats em ilhas maiores, que sustentariam uma maior riqueza de espécies. Porém, há também outras explicações encontradas na literatura para o aumento da riqueza de espécies em função do aumento da área, todas sustentando o mesmo padrão espécie-área fortemente observado na natureza. São elas: 1. O tamanho das populações de ilhas maiores é igualmente maior, fazendo com que a extinção de espécies seja mais fraca nessas ilhas (Lomolino *et al.*, 2006); 2. Ilhas com áreas maiores constituem alvos mais fáceis para a imigração (Lomolino *et al.*, 2006) - embora MacArthur & Wilson (1967) tenham enfatizado que esse efeito altera mais a taxa de *turnover* do que a riqueza de espécies; 3. Ilhas maiores têm maior taxa de especiação *in situ*, provavelmente porque elas permitem isolamento geográfico dentro da própria ilha (Losos & Schluter, 2000).

As equações que melhor se ajustaram à variação das riquezas de peixes recifais, gastrópodes ou macroalgas em função das áreas das ilhas, apresentadas na Tabela 5 (equações geométricas), estão de acordo com o modelo Função Potência da TBI. Isso indica que a riqueza de quaisquer desses grupos aumenta num mesmo tipo de relação com a área, sustentando a aplicabilidade e generalidade do Modelo proposto na TBI.

### ***Padrões latitudinais de riqueza e endemismo***

Os gradientes latitudinais de distribuição da riqueza de espécies e endemismo têm sido detectados em estudos continentais ou de ambientes costeiros (*vide* Floeter *et al.*, 2004; Ferreira *et al.*, 2004; Briggs, 1995), todavia, ambientes costeiros e insulares divergem drasticamente quanto aos aspectos apontados pela literatura como responsáveis por esses padrões latitudinais. Por exemplo, as ilhas em geral não refletem o clima esperado para suas latitudes, visto sofrerem influências oceânicas mais fortes, de forma que seu clima normalmente reflete sua localização nas correntes oceânicas e atmosféricas (Whittaker, 1998). Sabe-se também que ambientes insulares são mais uniformes, não apresentam grande sazonalidade, e por isso o papel das interações sobre a evolução das espécies é maior nas ilhas do que nos continentes (MacArthur & Wilson, 1967).

Tais características dos ambientes insulares permitem compreender porque os resultados obtidos neste estudo não indicaram padrões latitudinais nas ilhas oceânicas semelhantes aos de ambientes costeiros apontados pela literatura. Assim, análises de regressão entre essas características determinantes dos padrões latitudinais costeiros - como por exemplo a temperatura superficial do oceano - e as riquezas ou endemismos das ilhas estudadas poderiam apresentar resultados reveladores de padrões de distribuição da biodiversidade.

### ***Idade geológica da ilha***

Ilhas mais velhas poderiam exibir maior porcentagem de endêmicos devido ao maior tempo para especiação *in situ* ou especiação por diferenciação (Emerson & Oromi, 2005). Badano *et al.* (2005) em seus estudos com formigas, no dique Cabra Corral, verificaram uma tendência de aumento de endêmicos em ilhas mais velhas, porém tal relação não é estatisticamente significativa. Emerson & Oromi (2005) verificaram uma forte influência da especiação *in situ* em ilhas mais velhas quando comparadas às ilhas mais novas. Detectaram também que a porcentagem de endemismo das ilhas de diferentes idades não varia tão drasticamente como a especiação *in situ*, todavia, há uma relação entre tal porcentagem e as idades. Os autores acreditam que linhagens endêmicas se extingam a custa de linhagens que sofreram especiação *in situ*, resultando em pouca variação na porcentagem final de endêmicos.

O presente estudo, além de não apresentar uma relação entre as porcentagens de endemismo e as idades das ilhas, apresentou uma tendência (muito fraca) oposta à indicada pela literatura, ou seja, de diminuição do endemismo com o aumento da idade da ilha. Todavia, visto o fato das ilhas mais novas serem em geral as mais isoladas (conforme acima discutido) e que o isolamento das ilhas influencia fortemente as porcentagens de endemismo (conforme apresentado na segunda seção desta discussão), é provável que tal isolamento esteja influenciando as análises, de forma a anular o possível efeito da idade sobre a porcentagem de endemismo. Assim sendo, análises multivariadas que controlem o efeito do isolamento sobre a porcentagem de endemismo das ilhas poderiam melhor elucidar possíveis padrões entre endemismo e idade da ilha caso tais efeitos ocorram.

Ilhas mais velhas devem apresentar maior riqueza de espécies por estarem a mais tempo susceptíveis tanto à colonização como à especiação. Esse aumento da riqueza com o aumento da idade geológica das ilhas tem sido detectada em outros estudos (*vide* Badano *et al.*, 2005; Borges, 1999) e é muito evidente neste.

***Isolamento e idade geológica: esclarecimento da variação na riqueza de espécies de organismos marinhos bentônicos em ilhas oceânicas***

Visto que: I. não há relação entre riqueza de espécies e distância da ilha ao ambiente recifal mais próximo, II. há apenas uma tendência de diminuição dessa riqueza com o aumento da distância da ilha ao continente mais próximo, III. há uma forte relação positiva entre idade da ilha e sua riqueza de organismos marinhos bentônicos; e considerando que: IV. as ilhas mais novas são também as mais distantes do continente; é possível concluir que tal tendência verificada é apenas uma conseqüência da relação idade-isolamento. Assim, as evidências sugerem que a idade geológica da ilha esclareça melhor do que o isolamento a variação na riqueza de organismos marinhos bentônicos. É provável que o potencial de dispersão desses organismos, por ser tão elevado, faça com que a distância não interfira sobre suas riquezas de espécies. Por esse motivo, o alcance de determinada espécie a uma ilha está provavelmente mais relacionado à ação do tempo que ela terá para dispersar, ou seja, à idade geológica da ilha.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados sustentam dois padrões de Biogeografia de Ilhas muito evidentes nos sistemas naturais: a relação positiva endemismo-isolamento e a relação positiva espécie-área. A ausência de relação entre endemismo e idade da ilha é provavelmente consequência da extinção de linhagens endêmicas à custa de especiação (Emerson & Oromi, 2005). Para ilhas oceânicas do Atlântico, a variável idade geológica da ilha parece esclarecer melhor a variação na riqueza de espécies de peixes recifais, gastrópodes e macroalgas do que a variável isolamento (representada pelas distâncias ao ambiente recifal ou continente mais próximo). Assim, é provável que o tempo seja mais importante que o espaço sobre os processos de imigração, extinção e especiação desses grupos marinhos costeiros do Atlântico, de forma que com o decorrer que milhares de anos as espécies consigam, de alguma forma, sobrepor determinadas barreiras e colonizar as ilhas. Por fim, esse estudo constitui um ótimo arsenal para discussão de padrões biogeográficos na natureza, visto ser o único a comparar grupos tão distintos de organismos marinhos em grande escala em ilhas oceânicas do Atlântico.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ávila, S. P., Madeira, P., Mendes, N., Rebelo, A., Medeiros, A., Gomes, C., Garcia-Talavera, F., Silva, C. M., Cachão, M., Hillaire-Maciel, C. & Martins, A. M. F. 2008. *Mass extinctions in the Azores during the last glaciation: fact or myth?* Journal of Biogeography, **35**, 1123-1129.
- Ávila, S. P., Silva, C. M., Schiebel, R., Cecca, F., Backeljau, T. & Martins, A. M. F. 2009. *How did they get there? The biogeography of the marine molluscs of the Azores.* Bulletin de la Societe Geologique de France, **4**, 295-307.
- Badano, E. I., Regidor, H. A., Núñez, H. A., Acosta, R., Gianoli, E. 2005. *Species richness and strictures of ant communities in a dynamic archipelago: effects of island area and age.* Journal of Biogeography, **32**, 221-227.
- Borges, P. A. V. 1999. *Effect of island geological age on the arthropod species richness of Azorean pastures.* Biological Journal of the Linnean Society, **66**, 373-410.
- Briggs, J. C. 1966. *Oceanic islands, Endemism, and Marine Paleotemperatures.* Systematic Zoology, **15**, 153-163.
- Briggs, J. C. 1974. *Marine zoogeography.* McGraw-Hill, New York.
- Briggs, J. C. 1995. *Global biogeography. Developments in paleontology and stratigraphy*, **14**, Elsevier, Amsterdam.
- Brusca, R. C. & Brusca, G. J. 2003. *Invertebrates.* 2nd Edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland.
- Carr, N. H., Neigel, J. E., Estes, J. A., Andelman, S., Warner, R. R., Largier, J. L. 2003. *Comparing marine and terrestrial ecosystems: implications for the design of coastal marine reserves.* Ecological Applications, **13(1)**, S90-S107.
- Cervera, J. L., Calado, G., Gavaia, C., Malaquias, M. A. E., Templado, J., Ballesteros, M., García-Gómez, J. C. and Megina, C. 2004. *An annotated and updated checklist of the opisthobranchs (Mollusca: Gastropoda) from Spain and Portugal (including islands and archipelagos).* Boletino del Instituto Espanol de Oceanografia, **20(1-4)**, 1-122.
- Domingues, V. S., Santos, R. S., Brito, A., & Almada, V. C. 2006. *Historical population dynamics and demography of the eastern Atlantic pomacentrid *Chromis limbata* (Vallenciennes, 1833).* Molecular Phylogenies and Evolution, **40**, 139-147.
- Emerson, B. C. & Kolm, N. 2005. *Species diversity can drive speciation.* Nature, **434**.
- Emerson, B. C & Oromi, P. 2005. *Diversifications of the genus *Tarphius* on the Canary Islands, and the evolutionary origins of islands endemics.* Evolution, **59(3)**, 586-598.

- Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Ferreira, B. P. & Joyeux, J. C. 2004. *Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison*. Journal of Biogeography, **31**, 1093–1106.
- Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., Dominici-Arosemena, A., & Zalmon, I. R. 2004. *Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns*. Journal of Fish Biology, **64**, 1680–1699
- Floeter, S. R., Rocha, L. A., Robertson, D. R., Joyeux, J. C., Smith-Vaniz, W. F., Edwards, A. J., Barreiros, J. P., Ferreira, C. E. L., Gasparini, J. L., Brito, A., Falcón, J. M., Bowen, B. W. & Bernardi, G. 2008. *Atlantic reef fish biogeography and evolution*. Journal of Biogeography, **35**, 22-47.
- Floeter, S. R., Soares-Gomes, A. & Hajdu, E. 2009. *Biogeografia Marinha*. In: Pereira, R. C. & Soares-Gomes, A. (Orgs.) Biologia Marinha. 2ª edição. Editora Interciência. Rio de Janeiro.
- Frey, J. K., Bogan, M. A. & Yates, T. L. 2007. *Mountaintop island age determines species richness of boreal mammals in the American Southwest*. Ecography, **30**, 231-240.
- Gomes, R. S., Costa, P. M. S., Monteiro, J. C., Coelho, A. C. S. & Salgado, N. C. 2006. *Moluscos das Ilhas Oceânicas brasileiras*. In: Alves, R. J.V, Castro, J. W. A. (orgs.) Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo.
- Green, J. L. & Ostling, A. 2003. *Endemics-area relationships: the influence of species dominance and spatial aggregation*. Ecology, **84**, 3090–3097.
- Green, J. L., Harte, J. & Ostling, A. 2003. *Species richness, endemism and abundance patterns: tests of two fractal models in a serpentine grassland*. Ecology Letters, **6**, 919–928.
- Kinlan, B. P. & Gaines, S. D. 2003. *Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: a community perspective*. Ecology, **84**, 2007-2020.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R. & Brown, J. H. 2006. *Biogeography*. 3ª edição. Editora Sinauer Associates. Massachusetts.
- Losos, J. B., & Schluter, D. 2000. *Analysis of an evolutionary species-area relationship*. Nature. **408**.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Mayr, E. 1977. *Populações, espécies e evolução*. Editora Nacional e EDUSP. São Paulo.
- Mora, C., Chittaro, P. M., Sale, P. F., Kritzer, J. P., Ludsin, S. A. 2003. *Pattens and processes in reef fish diversity*. Nature, **421**.

- Rocha, L. A., Pinheiro, H. T. & Gasparini, J. L. 2010. *Description of Halichoeres rubrovirens, a new species of wrasse (Labridae: Perciformes) from the Trindade and Martin Vaz Island group, southeastern Brazil, with a preliminary mtDNA molecular phylogeny of New World Halichoeres*. *Zootaxa*, 2422: 22–30.
- Rohde, K. 1992. *Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause*. *Oikos*, **65**, 514-527.
- Roos, M. C., Kebler, P. J. A., Gradstein, S. R. & Baas, P. 2004. *Species diversity and endemism of five major Malesian islands: diversity–area relationships*. *Journal of Biogeography*, **31**, 1893–1908.
- Rosenberg, G. 2009. *Malacolog 4.1.1: A Database of Western Atlantic Marine Mollusca*. [WWW database (version 4.1.1)] URL <http://www.malacolog.org/>.
- Rosewater, J. 1975. *An annotated list of the marine mollusks of Ansenion Island, South Atlantic Ocean*. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **189**, i-iv + 1-41.
- Sandin, S.A., Vermeij, M. J. A., Hurlbert, A. H. 2008. *Island biogeography of Caribbean coral reef fish*. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 770-777.
- Simison, W. B. 2006. *Patterns of endemism for nearshore gastropods mollusks: a new view of the Gulf of California*. *Journal of Molluscan Studies*, **72(1)**, 53-63.
- Triola, M. F. 2005. *Introdução à Estatística*. 9ª edição. Ed. LCT – Livros Técnicos e Científicos Editora S. A.
- Ulrich, W. 2005. *Predicting species numbers using species–area and endemics–area relations*. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 3351-3362.
- Valentin, J. L. 2000. *Ecologia numérica. Uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos*. Ed. Interciência.
- Villaça, R., Pedrini, A. G., Pereira, S. M. B., Figueiredo, M. A. O. 2006. *Flora marinha bentônica das Ilhas Oceânicas Brasileiras*. In: Alves, R. J.V, Castro, J. W. A. (orgs.) *Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo*.
- Werner, U. & Buszko, J. 2005. *Detecting biodiversity hotspots using species–area and endemics–area relationships: the case of butterflies*. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 1977–1988
- Whittaker, R. J. 1998. *Island biogeography. Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press. New York.
- Whittaker, R. J. & Fernández-Palacios, J. M. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. 2<sup>nd</sup> edition. Osford University Press. Oxford.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5<sup>th</sup> edition. Pearson Prentice-Hall. Upper Saddle River, NJ.