

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE  
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

DAYANI BAILLY

A Teoria Metabólica da Ecologia e o padrão espacial de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios brasileiros

Maringá  
2010

DAYANI BAILLY

A Teoria Metabólica da Ecologia e o padrão espacial de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios brasileiros

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais  
Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho  
Co-orientador: Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho

Maringá  
2010

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"  
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

B158t      Bailly, Dayani, 1980-  
A Teoria Metabólica da Ecologia e o padrão espacial de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios brasileiros / Dayani Bailly. -- Maringá, 2010.  
129 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2010.  
Orientador: Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho.  
Co-Orientador: Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho.

1. Peixes de água doce - Gradientes latitudinais de diversidade - Amostragem em reservatórios - Brasil. 2. Teoria Metabólica da Ecologia - Hipótese metabólica. 3. Macroecologia. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -597.17630981  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

# FOLHA DE APROVAÇÃO

DAYANI BAILLY

A Teoria Metabólica da Ecologia e o padrão espacial de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios brasileiros

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

## COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Levi Carina Terribile  
Universidade Federal de Goiás

Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira  
Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR)

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 27 de agosto de 2010.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. Dr. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

*Dedico*

*Ao meu pai Waldir (em memória), à minha  
mãe Neusa, à minha irmã Cássia e,  
especialmente, ao meu esposo Alexandre, por  
realmente entender o significado dessa  
conquista*

## AGRADECIMENTOS

*Primeiramente agradeço à Deus por estar presente em todos os momentos da minha vida, me dando saúde, força e amparo para a realização deste trabalho.*

*Ao Professor Angelo Antonio Agostinho pela parceria harmoniosa desde os primeiros anos de graduação, período realmente especial em minha vida que será lembrado sempre pelo excelente convívio e imenso aprendizado. Pela confiança em mim depositada ao me apoiar em trabalhar em uma área diferente de sua atuação, dando todo o suporte necessário para o desenvolvimento e conclusão deste trabalho. Pelo exemplo de ética, dedicação e amor à ciência, pela cordialidade e igualdade com que sempre trata a todos e pelo exemplo de profissionalismo. Por tudo isso, contribuiu imensamente em minha formação conquistando meu respeito e profunda admiração.*

*Ao José Alexandre Felizola Diniz-Filho por gentilmente ter me aceitado como co-orientanda e dar abertura para que eu pudesse aos poucos entender e aprender cada vez mais sobre Ecologia Teórica e Macroecologia. Pela paciência e atenção a mim dispensadas, também pelas agradáveis e valiosas discussões acerca dos artigos. Obrigada pela excelente co-orientação e contribuição para minha formação.*

*A minha querida amiga Fernanda que me incentivou a trabalhar com Macroecologia, por me receber sempre de braços abertos em sua casa em Goiânia, pela atenção a mim dispensada nos momentos de dúvidas e pelos ótimos momentos de descontração.*

*Às minhas amigas preciosas Paula, Geuza, Michele, Josi e Sandra que sempre estiveram ao meu lado e me ajudaram com palavras de incentivo e carinho. Apesar da distância, os momentos que passamos juntas serão sempre lembrados com alegria.*

*À Elaine, Valéria, Vera, Milza e Cláudia pela maneira maravilhosa com que me acolheram, pelo apoio constante, companheirismo, amizade sincera e, também, pelos maravilhosos momentos de descontração!*

*À Rosi pela amizade valiosa, carinho e apoio, por ser exemplo de superação e perseverança, características as quais admiro muito.*

*À Harumi pela disposição em ajudar no que fosse preciso e pela amizade.*

*Ao Felipe por não ter medido esforços para conseguir auxílio financeiro para o custeio de minha última viagem para Goiânia.*

*Ao Thiago por ter desenvolvido o programa SAM facilitando enormemente a realização das pesquisas macroecológicas e pela valiosa discussão dos trabalhos.*

*Ao PEA, Aldenir e Jocemara pela atenção e ajuda no decorrer curso de doutorado.*

*Aos bibliotecários Maria Salete e João Fábio pelo carinho e auxílio constante.*

*Aos queridos primos Greice e Alex pelo companheirismo e carinho, pela convivência sempre harmoniosa com incontáveis risadas e momentos de muita descontração!*

*Ao meu querido cunhado Julio, por ser a única pessoa, além da minha mãe, fora do meio acadêmico a se interessar pelo que exatamente eu estava investigando no doutorado! Isso foi realmente muito importante, obrigada! Você sabe que é um irmão para mim.*

*Às minhas amadas mãe e irmã pelo amor incondicional, carinho e apoio constante em todas as etapas da minha vida, que nunca mediram esforços para me ajudar no que fosse preciso. Mãe você é a pessoa mais encantadora e amável do mundo. Quando tudo parece difícil teu colo é o meu alento, meu refúgio. Obrigada pelas palavras mais sábias de incentivo que já ouvi, pelo cuidado contínuo. Você é a minha referência! Irmã, obrigada por tudo, por ser minha grande amiga e companheira e por cuidar de mim desde criança, hábito que persiste até hoje! As amo também incondicionalmente!*

*Especialmente ao meu marido Alexandre, pelo seu imenso amor, dedicação e companheirismo, estando ao meu lado nos momentos mais difíceis, me dando força para superá-los e tornando alegres os meus dias! Obrigada por fazer exatamente tudo o que esteve ao seu alcance para me ajudar! Te amo muito, só eu e você sabemos o quanto!*

*Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura – Nupélia, ao Núcleo de Estudos Ambientais – Neamb e à Limnobios Consultoria em Ambientes Aquáticos/Companhia Energética do Rio das Antas - CERAN pela disponibilização dos dados utilizados.*

*À Karla, ao Sérgio e Elineide pela gentileza na disponibilização de informações ao longo do curso de doutorado, sem as quais esse trabalho não poderia ser realizado.*

*Ao colega David Reynalte Tataje por gentilmente ter disponibilizado informações de riqueza de espécies de peixes dos reservatórios assessorados pelo LAPAD.*

*Aos inúmeros pesquisadores brasileiros que contribuíram para a formação do banco de dados compilados, especialmente a Dra. Érica Pelegrini Caramaschi pela presteza e gentileza em atender minhas solicitações.*

*À Rita e ao Márcio pelo auxílio no processo de impressão.*

*Ao CNPq e CAPES pelo apoio financeiro.*

## A Teoria Metabólica da Ecologia e o padrão espacial de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios brasileiros

### RESUMO

A "Teoria Metabólica da Ecologia" (MTE - *Metabolic Theory of Ecology*) usa a temperatura como variável ambiental preditora dos padrões de diversidade de organismos ectotérmicos. Especificamente, a MTE prediz que a relação entre riqueza (variável dependente) e temperatura (variável independente) apresenta um valor de inclinação de reta variando entre -0,6 e -0,7. Assim, este estudo testou se o padrão de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios brasileiros se ajusta às previsões da MTE. Além da temperatura, outras variáveis (evapotranspiração potencial, evapotranspiração atual, precipitação, produtividade primária líquida, elevação, idade e área dos reservatórios e  $b$  da EER (*Energetic Equivalence Rule* - inclinação da relação entre abundância e tamanho do corpo das espécies) foram usadas para testar as previsões da MTE. Foi verificado se houve diferenças nos ajustes utilizando-se dados de riqueza provenientes de compilações (sem controle do esforço amostral) e amostragens (com controle do esforço amostral). Para este último conjunto de dados todos os pressupostos da MTE (organismos ectotérmicos; com altos níveis de organização taxonômica, cujo tamanho do corpo e abundância não variem espacialmente) foram atendidos. Os testes foram feitos utilizando-se regressões OLS, sendo que modelos autorregressivos (SAR) e abordagem de filtros espaciais foram utilizados para minimizar os efeitos da autocorrelação espacial quando esta foi detectada. Verificou-se também se a falta de ajuste dos dados à MTE é decorrente da violação do pressuposto da invariância espacial na abundância e tamanho do corpo das espécies acrescentando-se como preditor os valores do  $b$  da EER. O critério de informação de Akaike foi utilizado para selecionar o melhor modelo e regressões parciais utilizadas para avaliar o puro efeito dos diferentes componentes (local, regional, espacial/populacional) para a explicação da riqueza. No geral, verificou-se que o número de espécies aumentou em direção às menores latitudes. As análises para dados compilados revelaram compatibilidade com as previsões da MTE após a remoção dos efeitos da autocorrelação espacial nos resíduos da regressão. Para dados amostrados não foi observada autocorrelação nos resíduos da regressão e os resultados mostraram-se bastante discordantes das previsões da MTE, mesmo acrescentando-se o  $b$  da EER no modelo. Para dados compilados, as variáveis temperatura, precipitação e idade dos reservatórios foram constituintes do melhor modelo e explicaram 61,7% da variação na riqueza após a remoção da autocorrelação. As mesmas foram retidas para dados amostrados adicionando-se o  $b$  da EER,



as quais explicaram 90% da variação da riqueza. Padronizando o esforço amostral e adicionando variáveis ao modelo originalmente proposto pela MTE, o valor da inclinação da relação entre a riqueza de espécies e a temperatura foi compatível com as previsões da teoria. O puro efeito do componente regional (temperatura e precipitação) foi responsável pela maior porcentagem de explicação da riqueza. Foi possível concluir que a falha da MTE em suportar evidências empíricas não pode ser atribuída à violação dos pressupostos e que a teoria deveria assumir como condição importante o controle do esforço amostral, pois além de reduzir problemas de autocorrelação nos resíduos da regressão pode gerar parâmetros que modificam quantitativamente os resultados e qualitativamente as interpretações. Além disso, concluiu-se que os fatores relevantes para o ajuste da MTE foram o controle do esforço amostral, a não violação de pressupostos e a incorporação de outras variáveis no modelo, as quais podem variar de acordo com os grupos estudados e habitats que ocupam.

**Palavras-chave:** Latitude. Gradientes de diversidade. Esforço amostral. Autocorrelação espacial. Abundância. Tamanho do corpo. Hipótese metabólica.

## The Metabolic Theory of Ecology and the spatial pattern of species richness of freshwater fish in Brazilian reservoirs

### *ABSTRACT*

The "Metabolic Theory of Ecology (MTE) uses temperature as the environmental variable that predicted diversity patterns of ectothermic organisms. Specifically, the MTE predicts that the relationship between species richness (dependent variable) and the inverse of temperature (independent variable) has a slope ranging from -0.6 and -0.7. Thus, this study tested whether the pattern of species richness of freshwater fishes in Brazilian reservoirs fits of the MTE predictions. Besides temperature, other variables (potential evapotranspiration, actual evapotranspiration, precipitation, net primary productivity, elevation, age and area of reservoirs and  $b$  of EER - Energetic Equivalence Rule - slope of the relationship between body size and abundance of species) were used to test the MTE predictions. The MTE was tested using data from compilations (without control of the sampling effort) and sampled data (with standardized effort). For the latter data set all the MTE assumptions (ectothermic organisms, with high levels of taxonomic organization and whose body size and abundance do not vary spatially) were met. The tests were performed using OLS regressions and autoregressive models (SAR) and spatial filtering approach were used to minimize the effects of spatial autocorrelation when it was detected. To evaluate whether the lack of fit to the MTE predictions results from the violation of the spatial invariance assumption in abundance and species body size, it was added the slope's values of the  $b$  of EER as a predictor variable. The Akaike Information Criterion was used to select the best model and the spatial filters approach was used to minimize the autocorrelation when it was present. Partial regressions were used to evaluate the pure effect of the different components (local, regional, spatial/population) for the explanation of species richness. It was found that the species number increased toward the lower latitudes. The analyses for compiled data revealed consistency with the MTE predictions after removing the autocorrelation in the regression's residuals. For sampled data was not observed spatial autocorrelation in the regression residuals. However, the results were discordant with the MTE predictions, even adding the  $b$  of EER in model. For compiled data the variables temperature, precipitation and habitat age were retained in the best model, explaining 61.7% of the variation in the species richness after removing the spatial autocorrelation. Using the sampled data the same variables plus  $b$  EER were retained in the best model, which explained 90% of the variation in richness. Controlling

the sampling effort and adding variables to the model originally proposed by the MTE, the slope of the relationship between species richness and temperature was consistent with the MTE predictions. The regional component effect (temperature and precipitation) contributed to explain the most variation of richness. We conclude that the MTE's failure in supporting empirical evidences should not be attributed to the assumptions' violation and that the theory should consider the sampling effort control as an important condition to test the MTE prediction. The sampling effort control may reduce the problems of the spatial autocorrelation, besides generate parameters that modify quantitatively the results and qualitatively the interpretations. The relevant factors to the MTE's adjustment were the sampling effort control to obtain the specimens, no violation of assumptions and incorporating other variables in the model, which can vary substantially according to the taxonomic groups and habitats that occupy.

**Keywords:** Latitude. Diversity gradients. Sampling effort. Spatial autocorrelation. Abundance. Body size. Metabolic hypothesis.

Tese elaborada e formatada conforme as normas de publicação científica dos periódicos *Ecology Letters* (capítulo 1), e *Global Ecology and Biogeography* (capítulo 2), disponíveis em <<http://www3.interscience.wiley.com/journal/118545752/home/ForAuthors.html>> e <<http://www.wiley.com/bw/submit.asp?ref=1466-822X&site=1>>, respectivamente.

## SUMÁRIO

<b>1 APRESENTAÇÃO</b> .....	14
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	16
<b>2 CAPÍTULO 1 - A Teoria Metabólica da Ecologia como preditora da riqueza de peixes de água doce – atendendo o pressuposto de invariância espacial na abundância e no tamanho do corpo das espécies</b> .....	17
<b>2.1 RESUMO</b> .....	18
<b>2.2 ABSTRACT</b> .....	19
<b>2.3 INTRODUÇÃO</b> .....	20
<b>2.4 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	23
2.4.1 ABRANGÊNCIA DA ÁREA DE ESTUDO .....	23
2.4.2 DADOS BIOLÓGICOS .....	24
2.4.3 DADOS AMBIENTAIS .....	26
2.4.4 ANÁLISE DE DADOS .....	26
2.4.4.1 <i>Testando a Hipótese Metabólica</i> .....	26
2.4.4.2 <i>Avaliando a autocorrelação espacial</i> .....	27
2.4.4.3 <i>Métodos de estatística espacial</i> .....	27
2.4.4.4 <i>Testando o pressuposto da invariância espacial no tamanho do corpo e abundância das espécies</i> .....	28
<b>2.5 RESULTADOS</b> .....	29
<b>2.6 DISCUSSÃO</b> .....	36
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	43
<b>3 CAPÍTULO 2 - Gradiente latitudinal de diversidade de peixes de água doce: quais os fatores relacionados à formação deste padrão no contexto da Teoria Metabólica da Ecologia?</b> .....	51
<b>3.1 RESUMO</b> .....	52
<b>3.2 ABSTRACT</b> .....	53
<b>3.3 INTRODUÇÃO</b> .....	54
<b>3.4 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	57
3.4.1 ÁREA DE ESTUDO .....	57
3.4.2 RIQUEZA DE ESPÉCIES .....	58
3.4.3 OBTENÇÃO DAS VARIÁVEIS PREDITORAS .....	59
3.4.4 ANÁLISE DE DADOS .....	62

3.4.4.1 <i>Variáveis locais, regionais e populacionais como preditoras da riqueza de espécies de peixes e critério para seleção de variáveis</i> .....	62
3.4.4.2 <i>Autocorrelação espacial</i> .....	63
3.4.4.3 <i>Importância relativa das diferentes categorias de preditores para a explicação dos padrões de riqueza de espécies</i> .....	64
<b>3.5 RESULTADOS</b> .....	65
<b>3.6 DISCUSSÃO</b> .....	70
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	76
<b>4 ANEXO 1</b> .....	86
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	90
<b>APÊNDICE 1</b> .....	96

## 1 APRESENTAÇÃO

A Macroecologia tem como objetivo investigar os padrões que emergem da partição do espaço geográfico e dos recursos entre os organismos através da derivação de modelos empíricos envolvendo variáveis biológicas e ecológicas como, por exemplo, tamanho do corpo, abundância populacional, área de distribuição e riqueza de espécies em amplas escalas de tempo e espaço (BROWN, 1995; GASTON; BLACKBURN, 2000). No que diz respeito à variação espacial da riqueza, a tendência de aumento do número de espécies dos pólos em direção à linha do Equador, sem dúvida, constitui-se no padrão macroecológico mais antigo e conhecido em ecologia e biogeografia, sendo que nas últimas décadas muito se tem debatido sobre quais são os mecanismos que regem os gradientes latitudinais de diversidade.

Uma das mais recentes propostas para explicar esses gradientes é a Hipótese Metabólica (ALLEN; BROWN; GILLOOLY, 2002), a qual postula que os padrões de riqueza de espécies de plantas e animais ectotérmicos em amplas escalas espaciais resultam da dependência das taxas metabólicas individuais em relação à temperatura do ambiente, sendo esta uma parte da Teoria Metabólica da Ecologia (*Metabolic Theory of Ecology* – MTE; BROWN; GILLOOLY; ALLEN; SAVAGE; WEST, 2004).

Em uma síntese, a hipótese de Allen et al. (2002) prediz o aumento na riqueza de espécies em direção aos trópicos fazendo uso do fator de Boltzmann ( $e^{-E/kT}$ , onde  $E$  é a ativação de do metabolismo,  $k$  é o fator de Boltzmann e  $T$  é a temperatura do ambiente em graus Kelvin) para relacionar mais precisamente a temperatura com a taxa metabólicariqueza de espécies. Especificamente, a hipótese metabólica prediz que o logaritmo natural da riqueza de espécies ( $\ln S$ ) aumenta conforme a função linear de  $1000/T$ , com uma inclinação da reta de  $-E/1000k$  ou  $-9$ . Essa equação pode ser rearranjada e expressa como uma função de  $1/kT$  ( $\ln S = 1/kT$ ), sendo essa a forma mais abordada pela teoria metabólica (BROWN; GILLOOLY; ALLEN; SAVAGE; WEST, 2004), a qual resulta em uma inclinação de reta de  $-E$  que pode variar entre  $-0,6$  e  $-0,7$ .

Partindo-se do raciocínio acima, a MTE prediz o aumento da riqueza de espécies dos pólos em direção aos trópicos partindo do pressuposto de que o aumento da temperatura ambiental eleva a temperatura corporal dos ectotérmicos, ocorrendo, portanto, um aumento da taxa metabólica. Conseqüentemente, o aumento da atividade metabólica leva a um rápido crescimento e um menor tempo de geração dos indivíduos da população, elevando as taxas de mutação o que aumenta os níveis de especiação (BROWN; GILLOOLY; ALLEN; SAVAGE; WEST, 2004; ALLEN; GILLOOLY; SAVAGE; BROWN, 2006). Considerando que o

número total de indivíduos e o tamanho das espécies em uma comunidade permaneça constante ao longo do espaço geográfico, o resultado é uma maior riqueza de espécies em regiões mais quentes (BROWN; GILLOOLY; ALLEN; SAVAGE; WEST, 2004). Assim, a MTE permeia entre os fundamentos da fisiologia, ecologia e evolução para estruturar toda sua ampla conjectura.

A hipótese metabólica constitui-se numa extensão da Regra de Equivalência Energética (*Energetic Equivalence Rule* - EER, DAMUTH, 1981) por incluir a temperatura no modelo baseando-se na cinética bioquímica do metabolismo (ALLEN; BROWN; GILLOOLY, 2002; BROWN; GILLOOLY; ALLEN; SAVAGE; WEST, 2004). Assim, a equação central da MTE está estruturada com base em dois componentes: um alométrico que relaciona o metabolismo com a massa corporal e um termodinâmico, que estabelece a relação entre o metabolismo e a temperatura (DEL RIO, 2008). Esta tese foi elaborada focando apenas o componente termodinâmico da MTE, ou seja, os mecanismos pelos quais os padrões de riqueza em amplas escalas espaciais resultariam da dependência das taxas metabólicas individuais em relação à temperatura.

Diante deste contexto, neste estudo a MTE foi avaliada no que diz respeito aos gradientes de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios. Assim, essa tese está estruturada em dois capítulos. O primeiro testou se o padrão de riqueza de espécies de peixes de água doce de reservatórios distribuídos ao longo de um gradiente latitudinal se ajusta às predições da Teoria Metabólica da Ecologia, verificando se há diferenças entre os ajustes para dados com e sem o controle do esforço amostral. E partindo-se da premissa de que outras variáveis além da temperatura constituem-se em fatores chave para a explicação dos padrões de diversidade em grandes escala espaciais, o segundo capítulo avaliou o padrão espacial de riqueza de espécies de peixes de água doce no contexto da MTE, adicionando-se outras variáveis de interesse no modelo originalmente proposto por Allen et al. (2002) como evapotranspiração total, evapotranspiração atual, precipitação, elevação e ângulo de inclinação da relação entre abundância e tamanho do corpo das espécies.

O Anexo 1 compreende a caracterização de todos os reservatórios avaliados neste estudo e o Apêndice 1 constitui-se no Exame Geral de Qualificação já submetido à apreciação de banca, o qual foi anexado apenas com o objetivo de facilitar a leitura e compreensão dos capítulos 1 e 2 por abordar a Regra da Equivalência Energética em assembléia de peixes de água doce.



**REFERÊNCIAS**

- ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F. Global biodiversity, biochemical kinetics and the energetic equivalence rule. **Science**, v. 297, p. 1545–1548, 2002.
- ALLEN, A. P.; GILLOOLY, J. F.; SAVAGE, V. M.; BROWN, J. H. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, p. 9130–9135, 2006.
- BROWN, J. H. **Macroecology**, Chicago: University of Chicago Press, 1995.
- BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F.; ALLEN, A. P.; SAVAGE, V. M.; WEST, G. B. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, p. 1771–1789, 2004.
- DAMUTH, J. Population density and body size in mammals. **Nature**, v. 290, p. 699–700, 1981.
- DEL RIO, M. C. Metabolic theory or metabolic models? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 23, p. 256–260, 2008.
- GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. **Pattern and Process in Macroecology**, Oxford: Blackwell Science, 2000.

## 2 CAPÍTULO 1

**A Teoria Metabólica da Ecologia como preditora da riqueza de peixes de água doce – atendendo o pressuposto de invariância espacial na abundância e no tamanho do corpo das espécies**

## 2.1 RESUMO

A Teoria Metabólica da Ecologia (*Metabolic Theory of Ecology* – MTE) busca explicar os gradientes latitudinais de riqueza de organismos ectotérmicos utilizando uma única variável ambiental, a temperatura como fator estruturador de sua ampla conjectura. Vários estudos testaram as previsões da MTE para diferentes grupos taxonômicos, entretanto, nenhum atendeu a totalidade dos seus pressupostos para um teste robusto. Assim, este trabalho testou se o padrão de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios brasileiros se ajusta às previsões da MTE, verificando se há diferenças nos ajustes utilizando-se dados de riqueza provenientes de compilações e amostragens (com controle do esforço amostral). Os testes foram realizados utilizando-se regressões OLS, sendo que modelos autorregressivos (SAR) e abordagem de filtros espaciais foram utilizados para minimizar os efeitos da autocorrelação espacial quando esta foi detectada. Foi avaliado também se a falta de ajuste da MTE é decorrente da violação do pressuposto da invariância espacial na abundância e tamanho do corpo das espécies acrescentando-se como preditor os valores do ângulo de inclinação ( $b$ ) da relação estabelecida pela Regra da Equivalência Energética ( $b$  da REE). No geral, verificou-se que a riqueza de espécies aumentou com o gradiente de temperatura. As análises para dados compilados revelaram compatibilidade com as previsões da MTE após a remoção dos efeitos da autocorrelação pelos métodos de estatística espacial. Para dados amostrados observou-se que o tamanho do corpo e abundância das espécies foram invariáveis espacialmente e ausência de autocorrelação nos resíduos da regressão OLS. Entretanto, os resultados mostraram-se bastante discordantes das previsões da MTE mesmo acrescentando-se o  $b$  da REE ao modelo. Conclui-se que a falha da MTE em suportar evidências empíricas não pode ser atribuída à violação dos pressupostos e que a teoria deveria considerar como condição importante o controle do esforço amostral para obtenção dos exemplares, pois além de reduzir acentuadamente os problemas de autocorrelação espacial nos resíduos da regressão, pode gerar parâmetros que modificam quantitativamente os resultados e qualitativamente as interpretações.

**Palavras-chave:** latitude, gradientes de diversidade, esforço amostral, autocorrelação espacial

## 2.2 ABSTRACT

The Metabolic Theory of Ecology (MTE) aims to explain the latitudinal gradients in species richness of ectothermic organisms using a single environmental variable, the temperature, in order to structure all its broad conjecture. Several studies have tested the MTE predictions for different taxonomic groups, however, none attended all of its assumptions for a robust test. This study tested whether the pattern of species richness of freshwater fishes in Brazilian reservoirs fits the MTE predictions, checking differences in results using data from compilations and sampling (with control of sampling effort). The tests comprised OLS regressions, using autoregressive models (SAR) and spatial filters approach to minimize the spatial autocorrelation when it was present. We evaluated whether the lack of fit of the MTE predictions results from the violation of the assumption of spatial invariance in abundance and body size of species by adding the values of the slope of the relationship established by Energetic Equivalence Rule ( $b$  of EER) as a predictor variable. We found that species richness increased with the temperature gradient. Analyses for compiled data revealed consistency with the MTE predictions after removing the autocorrelation by the methods of spatial statistics. Sampled data showed that body size and abundance of species were spatially invariant and absence of autocorrelation in the OLS regression residuals. However, the results were discordant with the MTE predictions, even adding the  $b$  of EER in model. We conclude that the failure of the MTE in supporting empirical evidences can not be attributed to the violation of assumptions and that the theory should assume the control of sampling effort to obtain the specimens as a important condition, because besides reducing the problems of spatial autocorrelation in the regression residuals, it can generate parameters that modify quantitatively the results and qualitatively the interpretations.

**Keywords:** latitude, diversity gradients, sampling effort, spatial autocorrelation.

### 2.3 INTRODUÇÃO

A diversidade de espécies, tanto em ambientes terrestres quanto aquáticos, segue, no geral, tendência de aumento em gradiente desde os pólos (altas latitudes) até a linha do Equador (baixas latitudes), com as regiões temperadas assumindo uma posição tipicamente intermediária (Hawkins 2001; Ricklefs 2004; Clarke & Gaston 2006; Jablonski *et al.* 2006; Mittelbach *et al.* 2007). Este padrão geral é, sem dúvidas, o mais amplamente aceito em biogeografia (Pianka 1966; Wittaker *et al.* 2001; Hawkins 2001) e também o mais antigo, sendo conhecido desde as expedições naturalistas há cerca de dois séculos (Rozensweig 1995; Hawkins 2001; Ricklefs 2004).

Este padrão latitudinal de riqueza de espécies é verificado para a grande maioria dos táxons, porém alguns deles podem apresentar variações, sendo menos regular e formando gradientes assimétricos com pontos de elevada diversidade em regiões distantes do equador (Roumbouts *et al.* 2009; Dunn *et al.* 2009). Desta maneira, exceções a este padrão clássico são observadas, sendo verificada até mesmo a sua inversão para alguns grupos como mamíferos marinhos (Proches 2001), tartarugas (Stephens & Wiens 2003), insetos alados (Kouki *et al.* 1994), plantas carnívoras (Bukley *et al.* 2003) e fungos (Tederisso & Nara 2010). De qualquer maneira, o padrão de ocorrência de maior número de espécies em baixas latitudes apresenta amplo predomínio sobre os demais.

Embora os estudos acerca dos gradientes de diversidade sejam inúmeros, sua explicação permanece incerta até os dias atuais. Assim, identificar os mecanismos que regem este gradiente se tornou um desafio aos ecologistas, sendo alvo de intensos debates (Allen *et al.* 2002; Allen *et al.* 2003; Willig *et al.* 2003; Currie *et al.* 2004; Ricklefs 2004; Brown *et al.* 2004; Rahbeck 2005).

Várias hipóteses já foram propostas na tentativa de explicar os gradientes de diversidade biológica em grandes escalas espaciais (Rohde 1992; Gaston 2000; Willig *et al.* 2003; Hawkins *et al.* 2003; Ricklefs 2004; Mittelbach *et al.* 2007), mas muitas delas não se mostram consistentes por serem vagas, redundantes e não testáveis (Rohde 1992), muitas vezes sem suficiente respaldo das teorias ecológicas. Nesse emaranhado de hipóteses, evidências consistentes para explicar os gradientes de diversidade foram verificadas conforme cinco vertentes, hoje consideradas como as mais aceitáveis: i) clima, ii) tempo evolutivo, iii) heterogeneidade de habitats, iv) disponibilidade de área e v) restrições geométricas (Rozensweig 1995; Hansson & Fahrig 1995; Jetz & Rahbek 2001; Whittaker *et al.* 2001; Willig *et al.* 2003). Dentre estas o clima tem se mostrado o mais forte preditor da riqueza de

espécies em ampla escala espacial (Hawkins *et al.* 2003). Entretanto, é importante salientar que os mecanismos que ligam as variações da riqueza de espécies aos parâmetros climáticos não foram precisamente desvendados (Currie *et al.* 2004; Algar *et al.* 2007). O completo entendimento desta questão é dificultado pelo fato do clima ser composto por múltiplas variáveis, por vezes multicolineares, que afetam diferentemente organismos aquáticos e terrestres, distribuídos nas mais variadas regiões do globo, com características fisiográficas peculiares.

Neste contexto de dúvidas e incertezas acerca dos fatores que determinam os gradientes de diversidade, Allen *et al.* (2002) hipotetizaram que os padrões de riqueza de espécies de ectotérmicos em amplas escalas espaciais resultariam da dependência das taxas metabólicas individuais em relação à temperatura do ambiente. Posteriormente esta hipótese constituiu-se numa parte da Teoria Metabólica da Ecologia (MTE; Metabolic Theory of Ecology – Brown *et al.* 2004), uma teoria ampla e audaciosa que oferece explicações mecanísticas para diversos padrões macroecológicos, inclusive os gradientes de diversidade, ligando processos ecológicos e evolutivos às taxas metabólicas de plantas e animais. A MTE assume que, em algum nível, os padrões de distribuição estão relacionados à temperatura e que esta, por sua vez, interfere no metabolismo individual (Brown *et al.* 2004). Desta maneira, a estrutura e dinâmica de comunidades ecológicas são interligadas ao metabolismo dos indivíduos (Allen & Gillooly 2006), sendo as interações entre organismos e o ambiente restringidas, portanto, pela taxa metabólica.

Esta teoria difere das anteriores por permitir predições precisas e quantificadas sobre a relação entre a riqueza de espécies e a variável ambiental causal proposta, no caso a temperatura. Desta maneira, a riqueza de espécies deveria variar linearmente com o inverso da temperatura ambiental com uma inclinação de reta ( $b$ ) variando de -0,6 a -0,7 (Brown *et al.* 2004), valor este que torna a MTE testável e, portanto, falsificável (O'Connor *et al.* 2007; del Rio 2008). A simplicidade, generalidade e o aparente poder preditivo da MTE a tornam uma ferramenta sedutora para explicar muitas características emergentes das populações e comunidades (Castro & Gaedke 2008), sendo anunciada por alguns como um dos maiores avanços em ecologia e por outros como uma ameaça que reduzirá a velocidade do progresso conceitual (Withfield 2004).

No entanto, a aplicabilidade da teoria metabólica da ecologia, no que diz respeito à variação latitudinal na riqueza de espécies, requer que sejam atendidos pressupostos explícitos para a correta estimativa dos valores do ângulo da inclinação, sendo eles: i) o grupo de

organismos deve ser ectotérmico, ii) com altos níveis de organização (elevada diversidade taxonômica), (iii) cujo tamanho do corpo e abundância apresentem-se invariáveis espacialmente (Allen *et al.* 2002; Brown *et al.* 2004).

No entanto, até o presente momento nenhum trabalho testou as predições da MTE em conformidade com a totalidade de seus pressupostos, especificamente no que se refere à invariância espacial no tamanho do corpo e abundância das espécies. Surpreendentemente, mesmo Allen *et al.* (2002) não avaliaram este pressuposto, quando apresentaram à comunidade científica a hipótese metabólica, remetendo-se ao fato de que a MTE é relativamente robusta mesmo quando essas condições não são estabelecidas. Hawkins *et al.* (2007a) relatam que esta situação é quase que inevitável, uma vez que dados de abundância são extremamente difíceis de serem obtidos em amplas extensões geográficas e também alerta para o fato de que estimativas de tamanho do corpo, quando presentes, foram medidas de maneira grosseira, na melhor das hipóteses.

Nesse sentido, muitos trabalhos têm criticado a MTE no que diz respeito aos seus axiomas e, especialmente, aos pressupostos e predições (Hawkins *et al.* 2007a, b; Cassemiro *et al.* 2007a, b; O'Connor *et al.* 2007; del Rio 2008; McCain & Sanders 2010). No entanto, é importante enfatizar que hipóteses podem ser refutadas apenas quando observações falharem em concordar com suas predições quando todos os pressupostos são atendidos (Ellison 2004). Diante disso, ressalta-se a importância deste estudo, o qual constitui-se no primeiro a testar rigorosamente as predições da MTE atendendo a totalidade de seus pressupostos por conter dados precisos de riqueza, tamanho do corpo e abundância de espécies de peixes de água doce a partir de um controle rigoroso do esforço amostral.

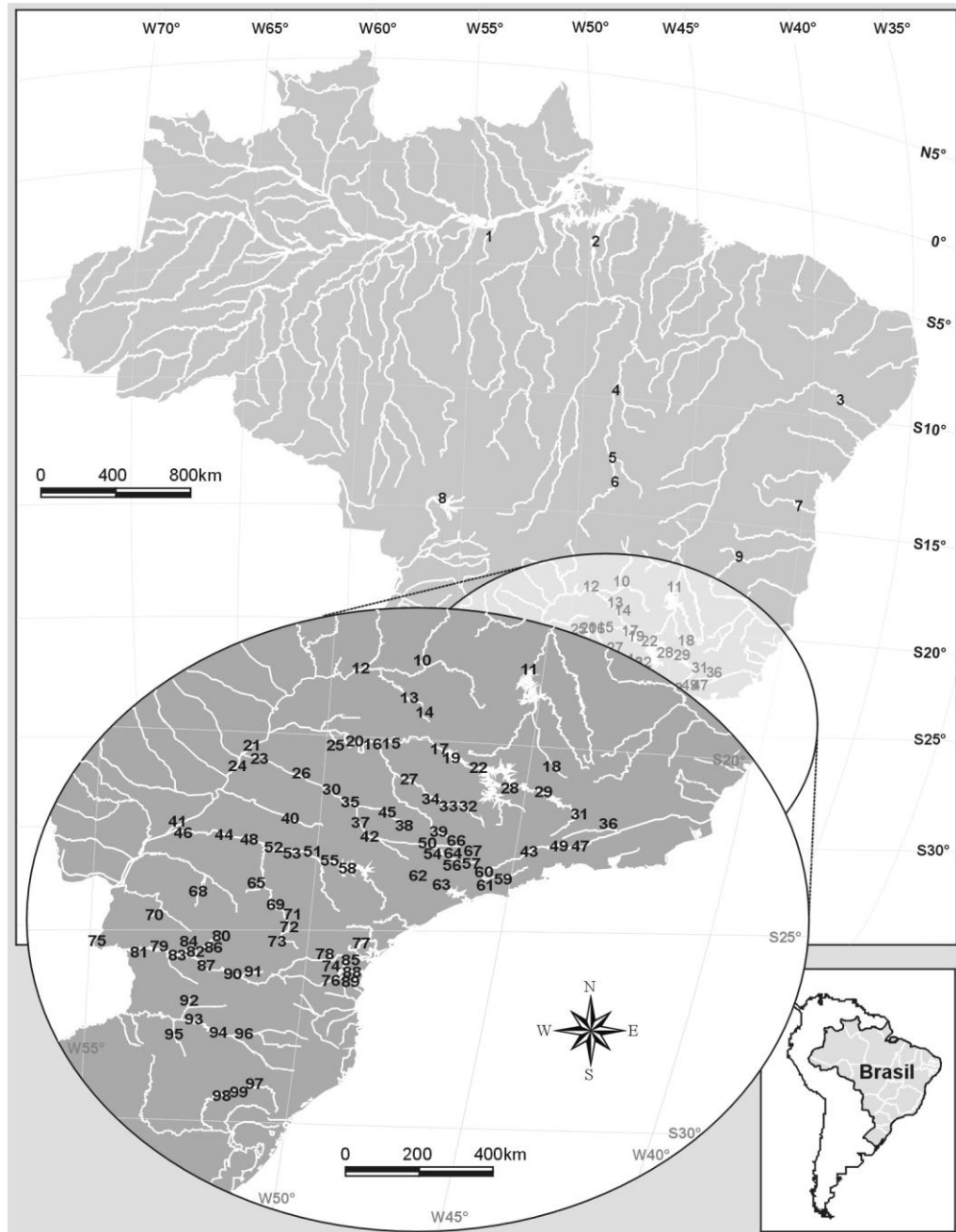
Os peixes preenchem os requisitos para testar a hipótese metabólica por serem organismos ectotérmicos e possuírem ampla distribuição geográfica. Assim, este trabalho testou se o padrão de riqueza de espécies de peixes de água doce de reservatórios distribuídos ao longo de um gradiente latitudinal se ajusta às predições da Teoria Metabólica da Ecologia, verificando se há diferenças entre os ajustes para dados com e sem o controle do esforço amostral. Especificamente, foi avaliado i) se o logaritmo da riqueza de espécies de organismos ectotérmicos é associado linearmente com o inverso da temperatura; ii) se o valor da inclinação dessa relação encontra-se entre -0,6 e -0,7; iii) se o controle do esforço amostral para obtenção dos dados de riqueza melhora o ajuste do modelo, sendo mais compatível com as predições da MTE; iv) e o poder da MTE em prever a riqueza de espécies de peixes de água doce em função da temperatura quando são atendidos a totalidade dos seus pressupostos.

## 2.4. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.4.1 ÁREA DE ESTUDO

Para avaliar a relação da riqueza de espécies de peixes com a temperatura foram utilizadas informações provenientes de 99 reservatórios brasileiros dispostos ao longo de um gradiente latitudinal (Fig. 1). Os lagos destes reservatórios cobrem ao todo uma área de aproximadamente 23.275 km<sup>2</sup> e estão localizados dentro de uma variação espacial de 2° a 29° de latitude sul e 38° a 55° de longitude oeste. Concomitantemente foram analisados 39 reservatórios para os quais o controle do esforço amostral foi realizado. Esses reservatórios, com área total de 4.917 km<sup>2</sup>, estão distribuídos entre as coordenadas de 9° e 29° de latitude sul e 48° a 55° de longitude oeste.





**Figura 1** Localização dos reservatórios analisados dispostos ao longo do gradiente de latitude. Informações mais detalhadas de cada reservatório estão sumarizadas no Anexo 1.

## 2.4.2 DADOS BIOLÓGICOS

Para avaliar a relação da riqueza de espécies de peixes com a temperatura foram utilizadas as informações provenientes dos dois conjuntos de dados mencionados acima e detalhados a seguir.

O primeiro conjunto de dados envolveu 99 reservatórios, cujas informações de riqueza foram compiladas ou cedidas por instituições parceiras (Ver anexo 1). Neste, foram desconsideradas as capturas provenientes das áreas externas aos reservatórios (trechos lóticos à jusante, montante e lagoas marginais) com a finalidade de minimizar os efeitos das diferenças de amostragem. Um subconjunto de 39 reservatórios sem controle do esforço amostral tomados ao acaso foi gerado para verificar se a redução do número de observações pode alterar qualitativamente as predições da MTE.

O segundo conjunto de dados envolveu 39 reservatórios (Ver anexo 1), cujas informações de riqueza de espécies foram obtidas a partir de amostragens com controle rigoroso do esforço amostral, evitando, assim, resultados espúrios. Nesses reservatórios o controle do esforço amostral foi obtido padronizando a metodologia de captura dos exemplares em cada reservatório como segue: i) capturas realizadas com um único aparelho de pesca correspondente à redes de espera de diferentes malhagens, ii) padronização do tempo de exposição (24 horas); iii) redes revistadas nos períodos da manhã, tarde e noite; iv) redes armadas em uma única estação de amostragem localizada na região lacustre dos reservatórios (Thorton, 1990; Agostinho *et al.*, 2008) nas proximidades das barragens. Ainda, para corrigir o efeito da diferença do número de coletas realizadas foi calculada para cada reservatório a riqueza de espécies estimada baseada em dados de presença e ausência através dos estimadores ICE, Jacknife 1, Jacknife 2, Chao 2, Bootstrap, utilizando-se o programa EstimateS - Versão 8.2. Os dados de riqueza deste conjunto de dados são provenientes dos bancos de dados do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupelia) da Universidade Estadual de Maringá, do Núcleo de Estudos Ambientais (Neamb) da Universidade Federal de Tocantins, e da Limnobios Consultoria em Ambientes Aquáticos/Companhia Energética do Rio das Antas.

Para esses 39 reservatórios também foram obtidos dados de tamanho do corpo dos indivíduos e abundância das espécies. O tamanho do corpo foi baseado no peso total (g) e no comprimento padrão (cm) dos indivíduos, esse entendido como a distância entre o focinho e a última vértebra, bem como a abundância relativa das espécies, baseada nos valores de captura por unidade de esforço (CPUE), expressos em número de indivíduos por 1.000 m<sup>2</sup> de rede em 24 horas de exposição.

### 2.4.3 DADOS AMBIENTAIS

A temperatura atmosférica, utilizada como variável climática preditora da riqueza de espécies de acordo com a hipótese metabólica foi obtida de New *et al.* (1999), para a qual a série histórica de 1961 a 1990 é apresentada em termos médios para todo o período em formato de Sistema de Informação Geográfica (SIG) com resolução espacial de 0,5 x 0,5 graus de latitude e longitude. Primeiramente o território brasileiro foi dividido em quadrículas de 1° de latitude e longitude através do programa ArcGIS – Versão 9.2. Posteriormente, os dados de temperatura foram reamostrados dentro dessas quadrículas. Os valores de temperatura para cada reservatório correspondeu àquele representado pela quadrícula no espaço geográfico em que o reservatório está situado.

Para conjunto de dados de 39 reservatórios a temperatura da água foi utilizada como preditora da riqueza de espécies. Os valores desta variável foram obtidos utilizando-se termômetro de cabo nas regiões lacustres amostradas para a captura dos exemplares. As medidas foram realizadas em cada uma das coletas nos instantes da instalação e retirada das redes.

### 2.4.4 ANÁLISE DE DADOS

#### 2.4.4.1 *Testando a Hipótese Metabólica*

Para avaliar a influência da temperatura sobre a riqueza de espécies conforme as predições da Teoria Metabólica da Ecologia (Brown *et al.* 2004) foi testada a hipótese metabólica proposta por Allen *et al.* (2002) de que a riqueza de espécies é função logarítmica da temperatura conforme  $S = \log(1/kT)$ , em que  $S$  é o número de espécies;  $k$  é a constante de Boltzmann ( $8,62 \times 10^{-5}$  eV) e  $T$  é a temperatura local transformada em grau Kelvin. A hipótese metabólica associa a temperatura às taxas metabólicas individuais através do fator de Boltzmann ( $e^{-E/kT}$ , em que  $E$  é a ativação de energia do metabolismo) para estabelecer mais especificamente a relação entre temperatura e riqueza de espécies de organismos ectotérmicos. Assim, se o intervalo de confiança do valor do ângulo de inclinação da relação entre a o logaritmo natural da riqueza de espécies ( $S_{OBS}$ ,  $S_{ICE}$ ,  $S_{CHAO2}$ ,  $S_{JACK1}$ ,  $S_{JACK2}$  E  $S_{BOOT}$ ) e o inverso da temperatura, estiver dentro do intervalo de -0,6 e -0,7 (Brown *et al.* 2004; ver Hawkins *et al.* 2007b para mais definições), o teste corroborará a hipótese. As regressões OLS foram feitas utilizando-se o programa SAM (*Spatial Analysis in Macroecology* – Versão 4.0).

As análises foram realizadas com o conjunto de dados compilados (99 reservatórios) e com o conjunto de dados amostrados (39 reservatórios), sendo a temperatura do ar e da água usadas como preditores, respectivamente.

#### *2.4.4.2 Avaliando a autocorrelação espacial*

Autocorrelação espacial é definida como a falta de independência entre pares de observações a uma dada distância geográfica, ou seja, reflete a similaridade entre amostras para uma dada variável em função da distância espacial (Legendre 1993; Rossi & Quénehervé 1998; Fortin & Dale 2005), sendo frequentemente verificada em dados biológicos.

Para variáveis quantitativas como é o caso da riqueza de espécies, o coeficiente do I de Moran (Legendre & Legendre 1998; Diniz-Filho *et al.* 2003; Rangel *et al.* 2006) é o índice mais comumente utilizado para detectar diferentes níveis de autocorrelação na matriz de distância gerada para os dados. O I de Moran varia usualmente entre -1 e 1, para valores máximos de autocorrelação negativos e positivos, respectivamente. Valores diferentes de zero indicam que os valores de riqueza em células ligadas a uma determinada distância geográfica são mais similares (autocorrelação positiva) ou menos similares (autocorrelação negativa) do que o esperado para pares de células aleatoriamente associados. As distâncias geográficas entre os centros das células podem ser divididas em classes distintas, criando sucessivas matrizes e permitindo a computação de diferentes valores do I de Moran para a mesma variável. Isso permite avaliar os padrões de autocorrelação em função da distância através de um correlograma espacial, o qual fornece uma descrição espacial da riqueza de espécies. Neste trabalho, o correlograma foi gerado com base em 12 classes de distância.

#### *2.4.4.3 Métodos de estatística espacial*

Originalmente o teste da hipótese metabólica foi proposto utilizando-se o modelo de regressão simples (*Ordinary Last Squars* - OLS). Entretanto, esta metodologia desconsidera problemas de autocorrelação espacial. Uma vez que dados biológicos de riqueza de espécies apresentam-se quase sempre fortemente autocorrelacionados espacialmente (Legendre *et al.* 2002; Diniz-Filho *et al.* 2003; Dormann 2007), duas diferentes abordagens metodológicas que incorporam o componente espacial foram integradas na análise de dados para lidar mais explicitamente com este efeito. Neste sentido, foi utilizado o método dos Modelos Autorregressivos Simultâneos (SAR), o qual constitui-se num modelo explícito de regressão espacial que leva em conta a estruturação do componente espacial, possibilitando a estimativa

correta dos coeficientes da análise de regressão, bem como do intervalo de confiança para cada um deles.

Adicionalmente, foi utilizada a abordagem dos filtros espaciais baseados em autovetores (Diniz-Filho & Bini 2005; Griffith & Peres-Neto 2006; Dormann *et al.* 2007), chamada de Mapeamento de Autovetor Espacial (Spatial Eigenvector Mapping - SEVM). Neste método as coordenadas geográficas (latitude e longitude) de cada célula (reservatório) são usadas para construir, par a par, uma matriz de distâncias geográficas entre as células, com uma dada distância de truncamento. Esta distância foi definida pelo intercepto do correlograma espacial na riqueza de espécies, ou seja, a distância geográfica para a qual a autocorrelação na riqueza torna-se zero (Diniz-Filho and Bini 2005; Rangel *et al.* 2006). Basicamente, esta metodologia realiza uma Análise de Componentes Principais (PCA) da matriz de distância, sendo que os autovetores obtidos expressam as relações entre as células em diferentes escalas espaciais. Assim, os autovetores associados a autovalores positivos da dupla central da matriz de conectividade (W) expressam a relação entre as células que representam os reservatórios, em diversas escalas espaciais. Os primeiros autovetores representam as variações em grande escala, enquanto vetores derivados de autovalores pequenos representam a variação em pequena escala. Esses autovetores podem ser usados como uma descrição da estrutura espacial do domínio do conjunto de dados e, conseqüentemente, podem ser usados como preditores nos processos de modelagem OLS, levando em conta o efeito do espaço. Foram retidos para interpretação os autovetores significativos ao nível de  $\alpha < 0,05$ . As análises de estatística espacial foram realizadas através do programa SAM (*Spatial Analysis in Macroecology*, Versão 4.0).

#### 2.4.4.4 *Testando o pressuposto da invariância espacial no tamanho do corpo e abundância das espécies*

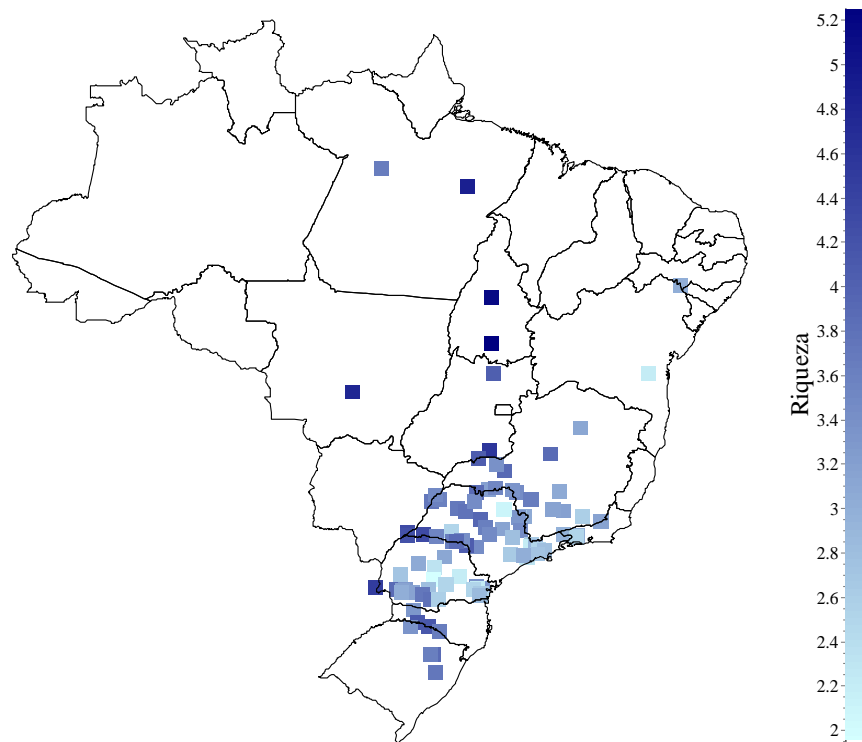
Para avaliar se os dados atendem ao pressuposto da invariância espacial no tamanho do corpo (peso em gramas e comprimento em centímetros) e abundância das espécies ( $n^\circ$  ind/1000m<sup>2</sup> rede/24h) foram feitas regressões entre estas variáveis e os gradientes de latitude e de temperatura. O valor do coeficiente de determinação ( $R^2$ ) foi utilizado como critério revelador da relação entre estas variáveis.

A necessidade de atender este pressuposto deve-se ao fato de que a Hipótese Metabólica (Allen et al. 2002) e a Teoria Metabólica da Ecologia (Brown et al. 2004) foram construídas com base nos fundamentos da equivalência energética populacional (Damuth

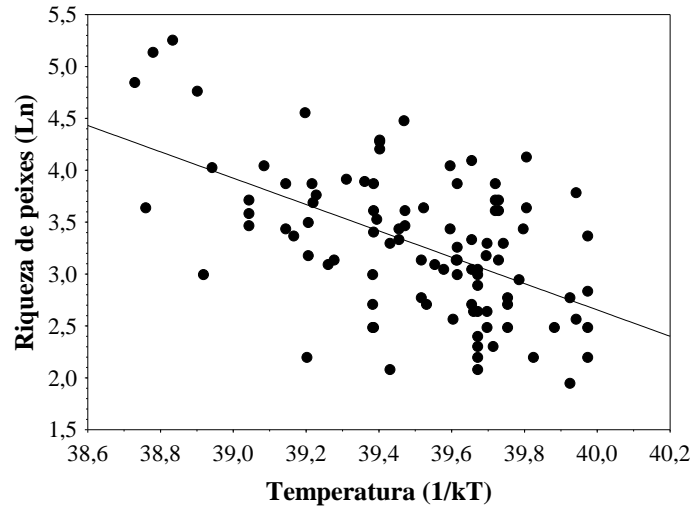
1981), que postula que espécies de diferentes tamanhos na comunidade usam aproximadamente a mesma quantidade de energia – Regra de Equivalência Energética (*Energetic Equivalence Rule*, EER), sendo esta regra testada a partir a relação entre os logaritmos do tamanho do corpo e da abundância populacional, gerando uma reta com ângulo inclinação de  $b$  igual a  $-0,75$ . Sendo assim, uma maneira de testar se a falta de ajuste da teoria metabólica é decorrente da violação do terceiro pressuposto é acrescentar como variável preditora no modelo os valores do ângulo  $b$  provenientes das relações entre a abundância e tamanho do corpo, ambos logaritmizados. Desta maneira, a EER foi testada para 39 reservatórios de acordo com a metodologia proposta por Damuth (1981, ver apêndice 1 para maiores explicações), sendo o ângulo representativo da relação entre abundância e tamanho do corpo para cada assembléia utilizado como preditor da riqueza de espécies de peixes de água doce.

## 2.5 RESULTADOS

A riqueza de espécies de peixes mostrou, no geral, um padrão espacial em gradiente, com riquezas mais elevadas em reservatórios localizados nas menores latitudes (Fig. 2). A relação entre a riqueza de espécies e o inverso da temperatura foi linear, negativa e significativa (Fig. 3). Verificou-se para o conjunto dos 99 reservatórios que utilizando a regressão OLS, tal como proposto originalmente pela MTE, a inclinação da reta gerada foi de  $-1,27$  (IC  $_{95\%} = -0,87; -1,66$ ). Uma vez que o intervalo de confiança não incluiu o zero, a inclinação é significativa ao nível de 5%, já que a expectativa para a hipótese nula é  $H_0: \beta = 0$ . Além disso, o IC também não incluiu o valor do ângulo esperado, não se ajustando, portanto, às predições da MTE. A temperatura foi responsável por apenas 29,5% da explicação da variação da riqueza de espécies ( $R^2 = 0,295$ ;  $F=40,56$ ;  $p<0,001$ ) utilizando-se dados compilados.



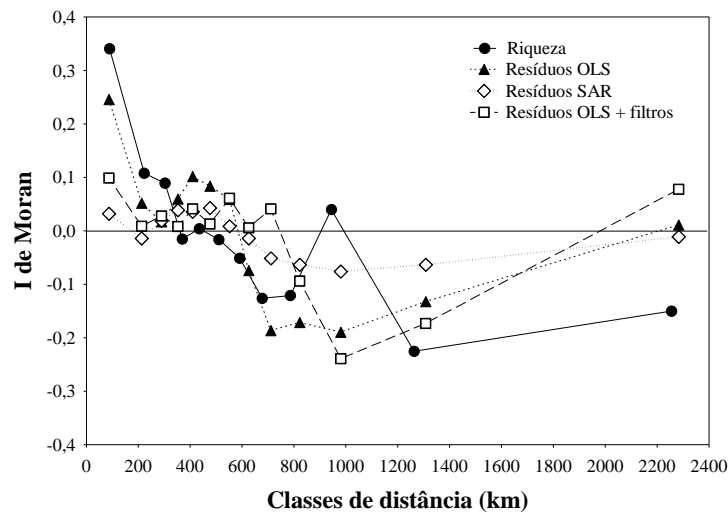
**Figura 2** Padrão espacial de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios brasileiros.



**Figura 3** Relação entre o logaritmo natural da riqueza de espécies de peixes de água doce e o inverso da temperatura.

Foi observado para a primeira classe de distância do correlograma (0 – 89,31 km) um coeficiente de I de Moran igual a 0,341 ( $p < 0,05$ ), diminuindo monotonicamente com o aumento da distância geográfica, confirmando forte poder de estruturação espacial sobre os dados de riqueza (Fig. 4). O valor do I de Moran sobre os resíduos da regressão OLS foi igual

a 0,246. O modelo SAR diminuiu acentuadamente a autocorrelação nos resíduos da regressão para a primeira classe de distância ( $I$  de Moran = 0,032). O efeito único da temperatura explicou os mesmos 29,4% da variação na riqueza, entretanto, o  $R^2$  ajustado pelo modelo SAR incluindo além do preditor, o componente espacial, aumentou para 0,378 ( $p < 0,001$ ), melhorando o ajuste em relação ao modelo de regressão OLS. O valor da inclinação foi de -1,186 e um dos extremos do intervalo de confiança ( $IC_{95\%} = -0,70; -1,67$ ) abarcou o ângulo predito (entre -0,6 e -0,7), ajustando-se às predições da MTE.



**Figura 4** Valores dos coeficientes de autocorrelação espacial sobre os dados de riqueza de espécies ( $\ln$ ) e sobre os resíduos de diferentes tipos de regressões (linear simples OLS, modelos simultâneos autorregressivos e regressão múltipla OLS adicionando-se os filtros espaciais).

A análise dos filtros espaciais (Spatial Eigenvector Mapping - SEVM) foi baseada na distância de truncamento de 583 km, distância esta em que não há autocorrelação nos resíduos da regressão. Foram gerados 26 autovetores com autovalores positivos, os quais descreveram a estrutura espacial dos dados. Ao realizar a regressão de cada filtro (variável independente) com a variável resposta, 4 filtros (autovetores 3, 8, 9 e 14) foram significativos, sendo sucessivamente adicionados no modelo como preditores para estabilizar a autocorrelação nos resíduos da regressão OLS. A incorporação do componente espacial no modelo diminuiu a autocorrelação ( $I$  de Moran  $_{\text{resíduo}} = 0,099$ ) e melhorou o ajuste, elevando o  $R^2$  para 49,7 ( $F=18,40$ ;  $p < 0,001$ ). O valor da inclinação foi -0,477 ( $p < 0,05$ ) e o intervalo de confiança ( $IC_{95\%} = -0,011; -0,943$ ) abarcou o ângulo predito, sendo, portanto, compatível com o predito pela MTE.

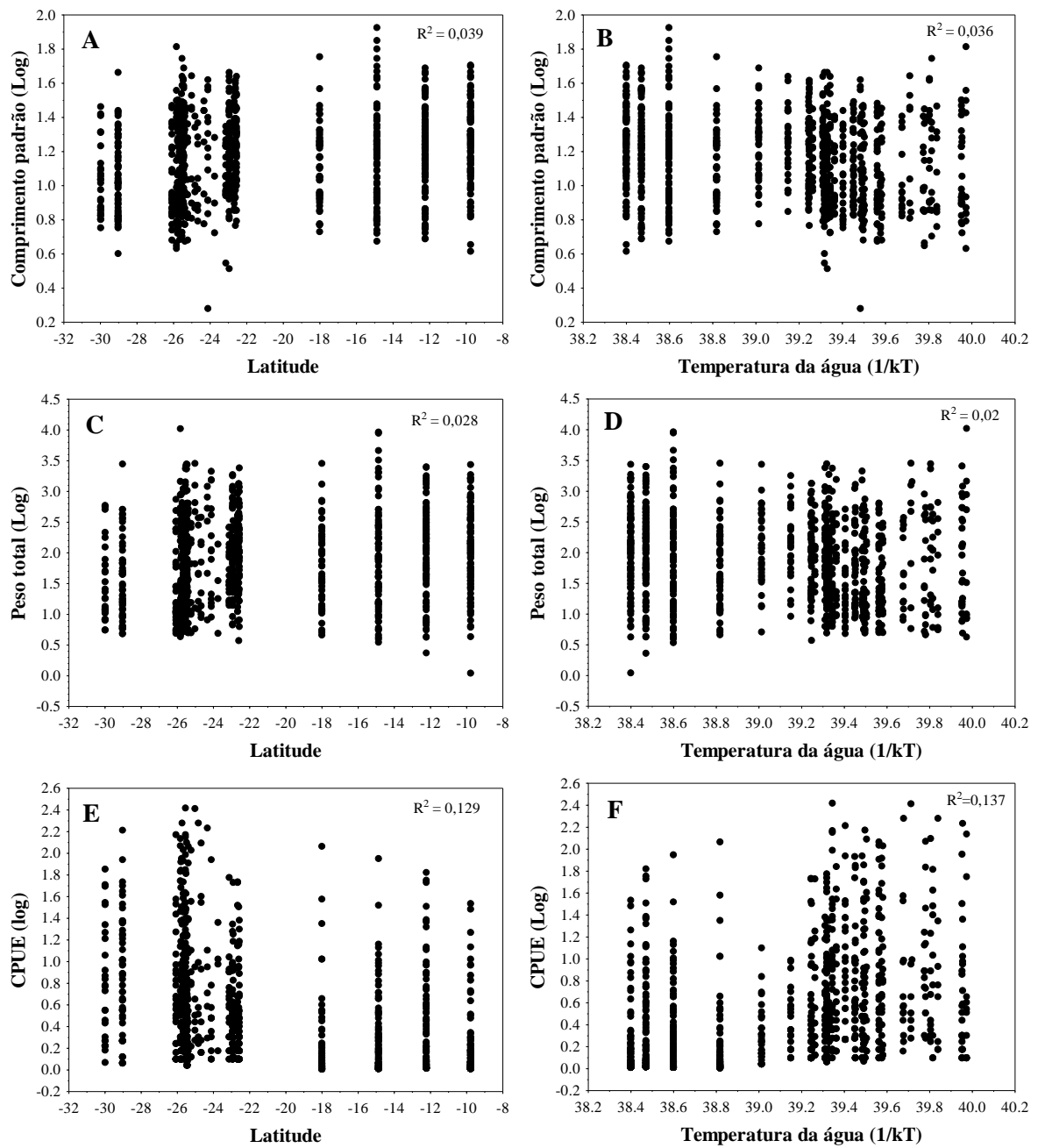
Para o conjunto de dados provenientes de amostragens (39 reservatórios) verificou-se que tanto o tamanho do corpo em comprimento (Fig. 5a e 5b) e em peso (Fig. 5c e 5d) quanto



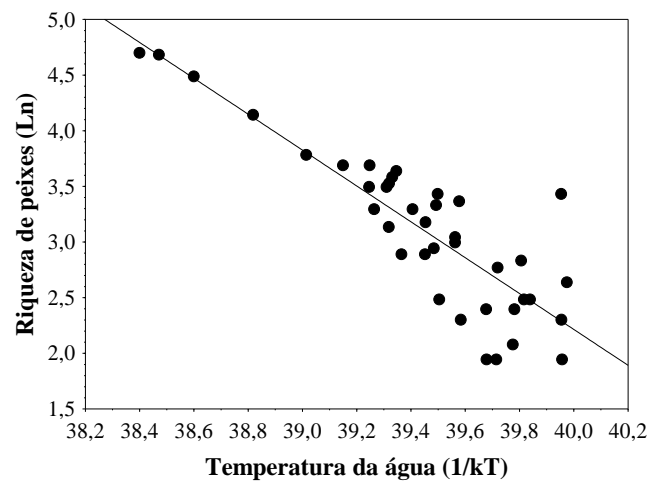
à abundância das espécies de peixes (Fig. 5e e 5f) não apresentaram variação espacial, sendo, portanto, perfeitamente possível proceder um teste preciso da MTE sem qualquer tipo de violação em seus pressupostos.

Ao controlar o esforço amostral sobre os dados de riqueza, a relação entre o logaritmo da riqueza e o inverso da temperatura foi linear negativa (Fig. 6). Entretanto, o ângulo da inclinação da reta foi de  $-1,61$  (IC 95% =  $-1,31$ ;  $-1,91$ ), estando ainda mais distante do predito pela MTE. No entanto, a porcentagem de explicação aumentou acentuadamente para 75% ( $R^2=0,745$ ;  $F=109,3$ ;  $p<0,001$ ) e a autocorrelação para a primeira classe de distância no resíduo desapareceu (I de Moran  $_{\text{resíduo}}= 0,019$ ). O mesmo padrão foi verificado regressando as riquezas estimadas ( $S_{ICE}$ ,  $S_{Jack1}$ ,  $S_{Jack2}$ ,  $S_{Chao2}$ ,  $S_{Boot}$ ) com o inverso da temperatura (Tabela 1).

A incorporação dos valores do ângulo  $b$  da EER como variável preditora no modelo não resultou em parâmetros compatíveis com as predições da MTE ( $b = -1,504$ ;  $IC_{95\%} = -1,21$ ;  $-1,80$ ), apresentando  $R^2$  apenas ligeiramente maior ( $R^2 = 0,78$ ;  $F = 64,88$ ;  $p<0,001$ ; I de Moran  $_{\text{resíduo}}= 0,082$ ). Devido à ausência de autocorrelação não foi aplicada estatística espacial.



**Figura 5** Relação entre latitude e comprimento padrão (a), peso total (c) e abundância (e) e relação entre temperatura da água e comprimento padrão (b), peso total (d) e abundância (f) para peixes de água doce para o conjunto de dados amostrados (39 reservatórios).



**Figura 6** Relação entre o logaritmo natural da riqueza de espécies de peixes de água doce e o inverso da temperatura.

Uma sumarização dos resultados envolvendo os dois conjuntos de dados encontra-se na Tabela 2. Foi possível observar que o ajuste para os dados com controle do esforço amostral levou a resultados mais robustos devido à elevada porcentagem de explicação da temperatura sobre a riqueza de espécies e a ausência de autocorrelação nas menores distâncias, sendo portanto mais apropriados para o teste da MTE. Essas diferenças não podem ser atribuídas ao fato de que para os dados compilados a temperatura atmosférica foi utilizada como preditora da riqueza, uma vez que esta variável (variável independente) relacionou-se linear e positivamente com a temperatura da água (variável dependente) ( $R^2 = 0,75$ ;  $p = 0,0000$ ;  $y = -4,33 + 1,1x$ ; correlação de Pearson = 0,87), esperando-se, portanto, que tenha os mesmos efeitos sobre a riqueza de espécies de peixes.

Tabela 1 – Valores dos coeficientes de determinação, dos ângulos de inclinação e dos coeficientes de autocorrelação dos resíduos das regressões entre o logaritmo natural da riqueza de espécies estimada e a temperatura expressa como  $1/kT$  para o conjunto de dados amostrados (39 reservatórios).

Estimadores	Temperatura como preditor						Temperatura e b da EER como preditores							
	R <sup>2</sup>	F	p	b	IC <sub>95%</sub>	I	R <sup>2</sup>	F	p	b	IC <sub>95%</sub>	I		
ICE	0,72	96,81	<0,001	-1,67	-1,34	-2,00	0,11	0,74	50,90	<0,001	-1,60	-1,25	-1,94	0,14
Chao 2	0,70	85,52	<0,001	-1,72	-1,35	-2,08	0,02	0,74	50,01	<0,001	-1,60	-1,24	-1,96	0,09
Jacknife 1	0,75	111,91	<0,001	-1,68	-1,37	-1,99	0,04	0,78	64,21	<0,001	-1,58	-1,27	-1,89	0,09
Jacknife 2	0,75	109,21	<0,001	-1,73	-1,41	-2,06	0,03	0,78	63,67	<0,001	-1,62	-1,30	-1,94	0,08
Bootstrap	0,75	11,51	<0,001	-1,65	-1,34	-1,95	0,03	0,78	64,83	<0,001	-1,54	-1,24	-1,84	0,08

Tabela 2 – Valores dos parâmetros das regressões entre o logaritmo natural da riqueza de espécies e a temperatura expressa como  $1/kT$  para os dois conjuntos de dados. I = I de Moran do resíduo para a primeira classe de distância do correlograma.

Modelos	R <sup>2</sup>	F	p	b	IC <sub>95%</sub>	I	
<b>Conjunto de dados compilados (99 reservatórios)</b>							
OLS	0,295	40,560	<0,001	-1,270	-0,870	-1,660	0,246
SAR	0,378	40,310	<0,001	-1,186	-0,700	-1,670	0,032
OLS + Filtros	0,497	18,400	<0,001	-0,477	-0,011	-0,940	0,090
<b>Conjunto de dados amostrados (39 reservatórios)</b>							
OLS (S com esforço padronizado)*	0,745	109,32	<0,001	-1,611	-1,309	-1,913	0,019
OLS (S esforço padronizado e b da EER)*	0,783	64,880	<0,001	-1,504	-1,208	-1,800	0,082

\* Preditor = temperatura da água

## 2.6 DISCUSSÃO

A Teoria Metabólica da Ecologia utiliza uma única variável ambiental, a temperatura, para estruturar toda sua ampla conjectura. No que diz respeito aos gradientes latitudinais de riqueza de espécies gera duas predições básicas: i) o logaritmo da riqueza de espécies de organismos ectotérmicos é associado linearmente com a temperatura e ii) o valor da inclinação dessa relação é algo próximo a -0,65 (entre -0,6 e -0,7; Brown *et al.* 2004). Para a totalidade de reservatórios a primeira condição foi perfeitamente atendida, sem a interferência de distribuições heterocedásticas formando envelopes de restrição, característica comumente verificada nas relações que englobam dados biológicos em grandes escalas espaciais (Brown & Maurer 1987; Lawton 1989; Gaston & Blackburn 2000, De Bruyn *et al.* 2002; Andrew & Hughes 2008; Henderson & Magurran 2010). Sendo assim, regressões lineares mostram-se adequadas para a descrição dos dados. Porém, o  $R^2$  apresentou-se baixo e uma vez que a introdução de termos quadráticos não se faz necessária devido à linearidade da relação, outros fatores (autocorrelação espacial nos resíduos, violação dos pressupostos, ausência de controle amostral sobre os dados de riqueza, outras variáveis de interesse) certamente estão atuando para formação deste quadro. Por outro lado, é importante salientar que, mesmo quando a relação é linear e negativa, consistente com a teoria metabólica, ela pode esconder mecanismos subjacentes de não-estacionaridade ou padrões mais complexos de variação espacial nas respostas de riqueza à temperatura, sendo possível que haja uma falha mesmo nesta simples predição da MTE (Casseiro *et al.* 2007a). Algar *et al.* (2007) mostraram que para conjuntos de dados de diferentes grupos de animais e plantas da América do Norte as relações entre o logaritmo natural da riqueza de espécies e o inverso da temperatura foram curvilíneas e que as inclinações variaram ao longo do espaço geográfico.

No entanto, o valor da inclinação da relação entre o logaritmo da riqueza de espécies e o inverso da temperatura ( $b = -1,27$ ) foi bastante distinto do valor predito pela MTE. No entanto, é importante destacar que este teste de hipótese, tal como proposto originalmente por Brown *et al.* (2004), possui um problema em potencial, porque, normalmente, verifica-se forte autocorrelação nos resíduos da regressão (Hawkins *et al.* 2007a; Casseiro *et al.* 2007 b; Terribile *et al.* 2009). Esta questão decorre do reconhecimento de que fenômenos ecológicos distribuídos espacialmente normalmente geram autocorrelação espacial em dados biológicos, a qual pode ser vista tanto como um "problema" a ser resolvido, quanto como uma oportunidade para entender o contexto espacial desses fenômenos (Legendre 1993; Legendre e Legendre 1998; Dormann *et al.* 2007). Baseando-se neste último ponto de vista, a

autocorrelação espacial foi aqui considerada como uma ferramenta altamente relevante nos estudos de padrões de riqueza (Hawkins *et al.* 2003, Diniz Filho *et al.* 2003) e reveladora de mecanismos subjacentes a estes padrões e, por isso, análises envolvendo sua estimativa foram utilizadas como técnicas exploratórias importantes para descrever a estrutura espacial da riqueza de espécies e de seus preditores.

É amplamente reconhecido na literatura que em análises que englobam dados autocorrelacionados espacialmente os erros são frequentemente subestimados, gerando o aumento da significância estatística dos coeficientes de regressão (Legendre & Fourtin 1989; Legendre 1993; Legendre e Legendre 1998; Diniz-Filho *et al.* 2003; Dormann 2007). Assim, sob forte autocorrelação positiva em curtas distâncias, o número de graus de liberdade é inflado (Legendre 1993; Legendre *et al.* 2002; Diniz Filho *et al.* 2003; Dormann *et al.* 2007) e o teste estatístico se torna muito liberal (Currie 2007). Uma vez que neste estudo os resíduos da regressão apresentaram-se autocorrelacionados positivamente nas menores distâncias, os resultados do teste de hipóteses gerados pela regressão OLS podem estar enviesados. Assim, observou-se que em pequenas escalas a temperatura unicamente não foi suficiente para explicar a estrutura espacial verificada no padrão de riqueza de peixes de água doce. Isto, possivelmente, deve estar relacionado ao fato de que enquanto o valor das variáveis climáticas se altera continuamente no espaço geográfico, a ocorrência de muitas espécies pode estar restrita a um número pequeno de células (Hawkins *et al.* 2003), sendo provável que a temperatura somente não explique a variação na riqueza de espécies em pequena escala, evidenciado neste estudo pela ineficiência desta variável na remoção da autocorrelação nos resíduos da regressão nas menores distâncias.

Sendo assim, por ser um modelo espacialmente explícito, o SAR possibilitou testar com maior rigor a hipótese sobre o valor específico da inclinação da reta da regressão. Depois de atenuar o efeito da autocorrelação, foi encontrado maior suporte para a teoria metabólica. O modelo autorregressivo melhorou o ajuste e elevou o ângulo de inclinação ao valor no qual o intervalo de confiança encontrou-se no limite superior do intervalo dos ângulos de inclinação esperados pela MTE (-0,6 a -0,7). A esse respeito Brown *et al.* (2004) interpretaram que mesmo inclinações próximas do intervalo esperado promovem suporte para a teoria. Hawkins *et al.* (2007a) considerou esses intervalos (-0,55 a -0,59 e -0,71 a -0,75) como marginalmente significantes ( $0,05 < p < 0,1$ ). Assim, o SAR apresentou resultados sutilmente compatíveis com a MTE. Padrão mais claro foi verificado quando os filtros espaciais foram inseridos no modelo OLS, com IC abarcando verdadeiramente o intervalo

predito e com  $R^2$  ainda mais elevado. Desta maneira, é possível concluir que a incorporação da estruturação espacial dos dados nas análises, além de alterar quantitativamente os resultados inicialmente obtidos, mudou qualitativamente sua interpretação no que diz respeito à aceitação das predições da MTE. Padrão inverso foi encontrado em outros estudos que consideraram a estruturação espacial nos dados de riqueza de anfíbios por meio de modelos autorregressivos (Cassemiro *et al.* 2007b) e nos dados de riqueza de serpentes por meio dos filtros espaciais (Terribile *et al.* 2009). Nestes, a utilização desses métodos revelou menos apoio para a teoria metabólica.

No entanto, vale destacar que os dados utilizados no presente estudo são provenientes de um número de certa forma baixo de células, quando comparado, por exemplo, ao número de quadrículas avaliadas em alguns dos estudos macroecológicos. Isto pode ter contribuído para elevar o erro e, conseqüentemente, gerar amplos intervalos de confiança. Assim, o fato do IC abarcar o ângulo predito pela teoria metabólica após a estabilização da autocorrelação nos resíduos da regressão, pode estar relacionado a um simples artefato de análises estatísticas.

De acordo com a literatura estatística, a regressão espacial é mais robusta do que OLS para a correta estimativa dos parâmetros quando houver autocorrelação positiva nos resíduos (Diniz Filho & Bini 2005; Cassemiro *et al.* 2007b; Dormann *et al.* 2007). Deste modo, podemos dizer que ao ignorarem este fato, Allen *et al.* (2002) lançaram um modelo equivocado para prever a riqueza de espécies de ectotérmicos. Ao desconsiderarem a existência da autocorrelação é bastante provável que nas análises de Allen *et al.* (2002) o número de espécies de um determinado local seja mais influenciado pela riqueza da região do entorno do que, por exemplo, por um descritor ambiental, propriamente dito, no caso a temperatura.

Diante do que foi exposto, é possível concluir que minimizando os efeitos da autocorrelação, os ajustes se tornam condizentes com as predições da MTE. Nesse sentido, a utilização de metodologias que levam em consideração a estrutura espacial é, sem dúvida, o protocolo mais adequado para lidar com os efeitos da autocorrelação nos resíduos da regressão OLS, sendo estas empregadas na grande maioria dos estudos que testam as predições da MTE. Entretanto, os resultados provenientes dessas metodologias ainda podem sofrer o efeito de outro tipo de viés: as diferenças no esforço amostral empregado para a obtenção dos dados de riqueza de espécies.

Nesse estudo, ao controlar o esforço amostral sobre os dados de riqueza houve uma mudança qualitativa na interpretação dos resultados. Sem autocorrelação nos resíduos da regressão nas primeiras classes de distância os resultados se mostraram bem discordantes do predito pela MTE ( $b = -1,61$ ). A constatação de aumento acentuado do poder de explicação da temperatura sobre a riqueza ( $R^2 = 0,295$  para  $R^2 = 0,745$ ) pressupõe que a fragilidade na natureza dos dados de riqueza para dados compilados, pode empobrecer o poder de explicação da temperatura, uma vez que a riqueza pode ser maior (ou menor) dependendo da diferença de esforço empregado e não pelo efeito de uma variável causal. Mesmo que a MTE não pressuponha controle do esforço amostral para a obtenção da riqueza, fica claro que os valores do parâmetro  $b$  da regressão e do coeficiente de determinação são alterados havendo essa possibilidade.

A importância da padronização das amostragens ao trabalhar com dados de riqueza é relatada em vários estudos (McCabe & Gotelli 2000; Gotelli 2001; Gotelli & Colwell 2001). No entanto, efeitos de diferenças de amostragem são frequentemente ignorados em estudos de biodiversidade e ecologistas têm cometido repetidamente o erro de comparar a riqueza entre as diferentes regiões sem o devido cuidado (Gotelli 2001). Mesmo em pequena escala, estudos experimentais em que o esforço de amostragem é cuidadosamente controlado, a normalização com base em estimadores pode mudar completamente os padrões de diversidade nos tratamentos experimentais (McCabe & Gotelli 2000; Gotelli 2001; Gotelli & Colwell 2001). Aqui os estimadores revelaram os mesmos padrões que para a riqueza observada. Isso, muito provavelmente, deve estar relacionado ao fato de que esses índices foram utilizados apenas para neutralizar o efeito da diferença no número de meses amostrados, uma vez que a metodologia utilizada foi idêntica em todos os reservatórios.

Aliado às diferenças na riqueza de espécies, torna-se evidente que somente a partir de amostragens bem sucedidas e padronizadas é possível obter informações confiáveis acerca do tamanho dos indivíduos e abundância das espécies. Desta maneira, embora o modelo proposto por Allen *et al.* (2002) seja simples no que diz respeito ao número de variáveis integrantes e à metodologia sugerida para seu ajuste, uma grande complexidade surge quando busca-se atender a totalidade dos pressupostos envolvidos na estruturação da teoria metabólica. Assim essa simplicidade, característica que o torna tão interessante, é apenas aparente, uma vez que para um teste robusto e preciso da MTE há a necessidade de considerar variáveis extremamente difíceis de serem controladas em macro escala para avaliar o pressuposto de invariância espacial no tamanho e abundância do corpo.



Se a obtenção das variáveis é um problema, atender ao pressuposto pode ser uma tarefa ainda mais difícil. Padrões de variação geográfica no tamanho do corpo foram encontrados para diferentes grupos de ectotérmicos, muitos atestando o aumento corporal com a latitude, de acordo com a regra de Bergmann (quelônios - Ashton & Feldman 2003; lagartos - Cruz *et al.* 2005 e Ollala-Tárraga *et al.* 2006; anuros - Ollala-Tárraga & Rodrigues 2007) e outros apresentando padrão inverso (peixes - Knouft 2002; serpentes e lagartos - Ashton & Feldman 2003). Para a abundância não é diferente. Estudos têm mostrado correlação positiva entre a abundância e latitude, ou seja, espécies encontradas em habitats tropicais tendem, em média, a apresentar densidades mais baixas do que espécies de regiões temperadas (Johnson 1998; Symonds *et al.* 2006; Huston & Wolverton 2009; Barnes 2010; Mori *et al.* 2010). McCain & Sanders (2010) avaliaram a MTE para répteis e anfíbios e verificaram que a abundância das espécies variou ao longo de gradientes de altitude. Sendo assim, é importante enfatizar que a violação deste pressuposto, na grande maioria das vezes é inevitável, tornando a Teoria Metabólica da Ecologia extremamente restritiva. Se os pressupostos são demasiadamente irrealistas e, geralmente, não são atendidos ou pela ausência de dados ou simplesmente porque o padrão espacial destas variáveis difere do esperado, a MTE pode deixar de prever corretamente o padrão empírico observado e poderá ser rejeitada, não por causa de falhas fatais em seu raciocínio, mas devido à falta de generalidade para seu correto ajuste (Cassemiro & Diniz-Filho, no prelo).

Tamanha é a restritividade dos pressupostos da MTE que Allen *et al.* (2002) mostraram a relação da riqueza de espécies com o inverso da temperatura para diferentes grupos de plantas e animais ectotérmicos (árvores e anfíbios da América do Norte e Costa Rica, anfíbios equatorianos, peixes de água doce de diferentes bacias hidrográficas do mundo e gastrópodes prosobrânquios da plataforma continental das Américas) de maneira que em nenhum desses conjuntos de dados a abundância (se medida pelo número de indivíduos ou densidade, não se sabe) e o tamanho corporal foram mantidos constantes, ou seja, o pressuposto da invariância espacial na abundância e tamanho das espécies não foi avaliado. Ao proporem a hipótese metabólica Allen *et al.* (2002) simplesmente alegam que este pressuposto é suportado pelo banco de dados árvores tropicais compilados por Gentry (1988) e analisado por Enquist e Niklas (2001). O ajuste para este conjunto de dados, entretanto, não é mostrado.

De acordo com Cassemiro & Diniz-Filho (no prelo), Brown *et al.* (2004) estão pagando o custo (ou seja, sucessivas falhas da MTE em suportar evidências empíricas) por

terem estabelecido pressupostos com grandes limitações para serem avaliados e que criam dificuldades para testar o modelo, sendo que o debate em torno da validade empírica da MTE produziria resultado efetivo apenas se todos os pressupostos fossem validados, permitindo assim, a aplicabilidade do modelo simplista de Allen *et al.* (2002).

O fato de que, nesse trabalho, todas as exigências para testar a robustez de uma teoria extremamente restritiva tenham sido atendidas, confere relevância às conclusões aqui apresentadas. E aliado a isso, uma vez que não houve problemas de autocorrelação para dados envolvendo o controle do esforço amostral, o modelo de regressão simplista proposto por Allen *et al.* (2002), neste caso é adequado para testar se a riqueza de espécies de peixes de água doce pode ser explicada pela temperatura segundo as previsões da MTE.

Ficou comprovado que mesmo atendendo o pressuposto de invariância espacial do tamanho do corpo e abundância das espécies, a MTE falhou em prever a riqueza de espécies de peixes. O fato de que a incorporação dos valores dos ângulos de inclinação da Regra da Equivalência Energética como variável no modelo resultou em um valor de  $b$  diferente do predito, significa que mesmo quando a EER é mantida constante, falhas de outra ordem, que não a violação de pressupostos, estão atuando sobre a incompatibilidade das previsões da MTE.

Sem dúvida, um dos fatores mais relevantes, senão o principal, para a discordância de ajuste é que a teoria metabólica consiste numa extensão da Regra de Equivalência Energética (Equivalence Energic Rule – EER) incluindo a temperatura como variável através da incorporação de informações acerca da cinética química do metabolismo. Assim, a MTE já parte de um princípio dificultoso, pois está pautada nas premissas de uma teoria falha, repleta de generalizações acerca de uma comunidade “idealizada” (Ver Apêndice 1 para maiores explicações). A EER parte do pressuposto de que a taxa metabólica individual varia com o tamanho do corpo dos organismos através de um expoente de  $\frac{3}{4}$  (0,75), sendo este valor universal. E combinando esta equação alométrica com a relação entre densidade e tamanho do corpo, chega-se à conclusão de que o uso de energia da população é independente do tamanho corporal, ou seja, espécies de diferentes tamanhos são equivalentes energéticos em termos de fluxo de energia da população (Damuth 1981). É equivocado considerar a existência de uma taxa metabólica universal, a qual pode variar entre  $\frac{2}{3}$  (0,67) e  $\frac{3}{4}$  (0,75) para diferentes organismos (Kozłowski & Konarzewski 2004; Bokma 2004) e não há motivos para acreditar que espécies de todos os tamanhos têm acesso igual aos recursos (Casseiro & Diniz-Filho 2010), sendo esse fato comprovado para peixes de água doce (Ver apêndice 1).

Adicionalmente, a aplicabilidade da teoria metabólica na predição da riqueza em amplas escalas geográficas também tem sido questionada (Hawkins *et al.* 2007a, b; Cassemiro *et al.* 2007a). A regressão OLS proposta para o ajuste da MTE (assim como a regressão espacial) assume que a relação entre variável resposta e preditores se aplica igualmente a toda área de estudo (estacionaridade espacial), fornecendo como resultado o coeficiente angular correspondente à “média” para toda a região. Assim a estacionaridade espacial possibilita a generalização da MTE para grandes áreas geográficas (nível continental e global). A generalidade da teoria é admitida por Brown *et al.* (2004), que assumem que esta pode ser aplicada para dados dispostos em amplas escalas espaciais desde montanhas (gradiente de elevação) e continentes até o globo terrestre. No entanto, Cassemiro *et al.* (2007a) observaram para anfíbios no Novo Mundo que o valor predito pela MTE não é constante ao longo do espaço geográfico através da constatação de que a relação entre riqueza e temperatura é mais fraca em latitudes mais baixas, apresentando ajuste razoável à MTE nas altas latitudes. Algar *et al.* (2007) também verificaram que as predições da MTE se ajustam apenas em regiões específicas do continente Norte-Americano. Essas constatações apoiam a idéia de que dificilmente há uma escala metabólica universal e questionam abrangência espacial que a MTE pode ser ajustada (Algar *et al.* 2007; Cassemiro *et al.* 2007a; Cassemiro & Diniz-Filho 2010). Desta maneira, a utilização de modelos que levem em consideração a não-estacionaridade dos dados pode ser de grande valia para revelar estruturas espaciais mais complexas quando se pretende testar as predições da MTE (Foody 2004; Jetz *et al.* 2005).

Estudos têm mostrado que diferentes processos, variáveis ecológicas e mecanismos evolutivos contribuem para a explicação de gradientes latitudinais de diversidade (Hawkins *et al.* 2003; Currie *et al.* 2004; Hawkins *et al.* 2007 a, b; Cassemiro *et al.* 2007 b; Wittaker *et al.* 2007; Urbina-Cardona & Loyola 2008). Assim, é provável que a riqueza de espécies também seja impulsionada por vários fatores além da temperatura, como por exemplo, outras variáveis regionais e locais.

Os resultados deste trabalho permitem concluir que para estudos relacionados à MTE é necessário considerar o controle do esforço amostral na obtenção dos exemplares de diferentes grupos de animais e plantas, pois além de reduzir acentuadamente os problemas de autocorrelação nos resíduos da regressão, pode gerar parâmetros que modificam quantitativamente os resultados e qualitativamente as interpretações. Ficou claro ainda que os desvios das predições da MTE não podem ser atribuídos à problemas operacionais ou a processos importantes para o ajuste que foram ignorados, mas sim pela falha do modelo em

descrever adequadamente os processos em análise. Desta forma, a simplicidade, generalidade e o aparente poder preditivo da MTE, características que qualificavam a teoria como uma ferramenta valiosa para explicar muitas características emergentes das populações e comunidades (Castro & Gaedke 2008), foram aqui contestadas.

Contudo, vale destacar que a MTE considera a temperatura como preditor, e essa variável realmente se mostrou excelente descritora do gradiente de riqueza observado para peixes provenientes de dados com controle do esforço amostral. Além disso, a MTE dá um grande passo a frente das demais teorias, por apresentar uma precisa predição quantitativa de como a riqueza de espécies deveria variar com a temperatura ambiental, o que é realmente relevante em estudos macroecológicos. A MTE apresenta falhas porque lida com a complexidade ecológica desde indivíduos a ecossistemas, sendo essas falhas identificáveis somente porque a teoria é passível de ser testada. Assim, como qualquer nova teoria, ela pode ser aprimorada e refinada na busca da correta interpretação dos padrões que tenta explicar.

#### REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Pelicice, F.M. & Gomes, L.C. (2008). Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz. J. Biol.*, 68, 1119 – 1132.
- Algar, A.C., Kerr, J.T. & Currie, D.J. (2007). A test of metabolic theory as the mechanism underlying broad-scale species-richness gradients. *Global Ecol. Biogeogr.*, 16, 170–178.
- Allen, A.P. & Gillooly, J.F. (2006). Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecol. Lett.*, 9, 947–954.
- Allen, A.P., Brown, J.H. & Gillooly, J.F. (2002). Global biodiversity, biochemical kinetics and the energetic equivalence rule. *Science*, 297, 1545–1548.
- Allen, A.P., Brown, J.H. & Gillooly, J.F. (2003). Response to comment on “Global Biodiversity, Biochemical kinetics, and the Energetic-Equivalence Rule”. *Science*, 299, 346c.

- Andrew, N.R. & Hughes, L. (2008). Abundance-body mass relationships among insects along a latitudinal gradient. *Austral Ecol.*, 33, 253-260.
- Ashton, K.G. & Feldman, C.R. (2003). Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57, 1151–1163.
- Barnes, R.S.K. (2010). Regional and latitudinal variation in the diversity, dominance and abundance of microphagous microgastropods and other benthos in intertidal beds of dwarf eelgrass, *Nanozostera* spp. *Mar. Biodiv.*, 40, 95-106.
- Bokma, F. (2004). Evidence against universal metabolic allometry. *Funct. Ecol.*, 18, 184-187.
- Brown, J.H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. (1987). Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *Am Nat*, 130, 1-17.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Buckley, H.L., Miller, T.E., Ellison, A.M. & Gotelli, N.J. (2003). Reverse latitudinal trends in species richness of pitcher-plant food webs. *Ecol. Lett.*, 6, 825-829.
- Cassemiro, F.A.S., Barreto, B.S., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2007a). Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology. *Global Ecol. Biogeogr.*, 16, 820–822.
- Cassemiro, F.A.S., Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B. & Bini, L.M. (2007b). Spatial autocorrelation, model selection and hypothesis testing in geographical ecology: Implications for testing metabolic theory in New World amphibians. *Neotr. Biol. Conserv.*, 2, 119–126.
- Cassemiro, F.A.S. & Diniz-Filho, J.A.F. (2010) Gradientes de diversidade e a teoria metabólica da ecologia. *Oecol. Aust.*, 14, 493-506.
- Cassemiro, F.A.S. & Diniz-Filho, J.A.F. (no prelo). Deviations from predictions of the metabolic theory of ecology can be explained by violations of assumptions. *Ecology*.

- Castro, F. & Gaedke, U. (2008). The metabolism of lake plankton does not support the metabolic theory of ecology. *Oikos*, 117, 1218–1226.
- Clarke, A. & Gaston, K.J. (2006). Climate, energy and diversity. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.*, 273, 2257–2266.
- Cruz, F.B., Fitzgerald, L.A., Espinoza, R.E. & Schulte, J.A. (2005). The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *J. Evolution. Biol.*, 18, 1559–1574.
- Currie, D.J. (2007). Disentangling the roles of environment and space in ecology. *J. Biogeogr.*, 34, 2009–2011.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J.F., Hawkins, B.A., *et al.* (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecol. Lett.*, 7, 1121–1134.
- Damuth, J. (1981). Population density and body size in mammals. *Nature*, 290, 699–700.
- de Bruyn, A.M.H., Marcogliese, D.J. & Rasmussen, J.B. (2002). Altered body size distributions in a large river fish community enriched by sewage. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59, 819–828.
- del Rio, M.C. (2008). Metabolic theory or metabolic models? *Trends Ecol. Evol.*, 23, 256–260.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003). Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecol. Biogeogr.*, 12, 53–64.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. (2005). Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecol. Biogeogr.*, 14, 177–185.
- Dormann, C.F. (2007). Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecol. Biogeogr.*, 16, 129–138.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., *et al.* (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30, 609–628.

- Dunn, R.R., Agosti, D., Andersen, A.N., Arnan, X., Bruhl, C.A., Cerda, X., *et al.* (2009) Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. *Ecol. lett.*, 12, 324-333
- Ellison, A.M. (2004). Bayesian inference in ecology. *Ecol. lett.*, 7, 509–520.
- Enquist, B.J. & Niklas, K.J. (2001). Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature*, 410, 655-660.
- Foody, G.M. (2004). Spatial nonstationarity and scale-dependency in the relationship between species richness and environmental determinants for the sub-Saharan endemic avifauna. *Global Ecol. Biogeogr.*, 13, 315-320.
- Fortin, M.J. & Dale, M.R.T. (2005). *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T. (2000). *Pattern and Process in Macroecology*, Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K.J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gentry, A.H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographic gradients. *Ann. Miss. Bot. Gar.*, 75, 1–34.
- Gotelli, N.J. (2001). Research frontiers in null model analysis. *Global Ecol. Biogeogr.*, 10, 337–343.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.*, 4, 379–391
- Griffith, D.A. & Peres-Neto, P.R. (2006). Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, 87, 2603–2613.
- Hansson, L. Fahrig, L. & Merriam, G. (1995) Mosaic landscapes and ecological processes. Chapman & Hall, London. 1995).
- Hawkins, B.A. (2001). Ecology's oldest pattern? *Trends Ecol. Evol.*, 16: 470.

- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., *et al.* (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- Hawkins, B.A., Albuquerque, F.S., Araújo, M.B., Beck, J., Bini, L.M., Cabrero-Sañudo, F.J., *et al.* (2007a) A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, 88, 1877–1888.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Araújo, M.B., Field, R., Hortal, J., *et al.* (2007b) Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? *Ecology*, 88, 1898–1902.
- Henderson, P.A. & Magurran, A.E. (2010). Linking species abundance distributions in numerical abundance and biomass through simple assumptions about community structure. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.*, 277, 1561-1570.
- Huston, M.A. & Wolverton, S. (2009). The global distribution of net primary production: resolving the paradox. *Ecol. Monogr.*, 79, 343–377.
- Jablonski, D., Roy, K. & Valentine, J.W. (2006). Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, 314, 102–106.
- Jetz, W. & Rahbek, C. (2001). A two-dimensional geometric constraints model explains much of the species richness pattern in African birds. *PNAS*, 98, 5661–5666.
- Jetz, W., Rahbek, C. & Lichstein, J.W. (2005). Local and global approaches to spatial data analysis in ecology. *Global Ecol. Biogeogr.*, 14, 97-98.
- Johnson, C.N. (1998). Rarity in the tropics: latitudinal gradients in distribution and abundance in Australian mammals. *J. Anim. Ecol.*, 67, 689–698.
- Knouft, J.H. (2002). Regional analysis of body size and population density in stream fish assemblages: testing predictions of the energeticequivalence rule. *Can J Fish Aquat Sci*, 59, 1350–1360.
- Kouki, J., Niemela, P. & Viitasaari, M. (1994). Reversed latitudinal gradient in species richness of sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Ann. Zool. Fennici*, 31, 83-88.



- Kozłowski, J. & Konarzewski, M. (2004). Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Funct. Ecol.*, 18, 283-289.
- Lawton, J.H. (1989). What is the relationship between population density and body size in animals? *Oikos*, 55, 429–434
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74, 1659–1673.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107-138.
- Legendre, P., Legendre, L. (1998). *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre, P., Dale, M.R.T., Fortin, M.J., Gurevitch, J., Hohn, M. & Myers, D. (2002) The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*, 25, 601–615.
- McCabe, D.J. & Gotelli, N.J. (2000). Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream invertebrates. *Oecologia*, 124, 270–279.
- McCain, C.M. & Sanders, N.J. (2010). Metabolic theory and elevational diversity of vertebrate ectotherms. *Ecology*, 91, 601-609.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., *et al.* (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecol. Lett.*, 10, 315–331.
- Mori, T., Murakami, M. & Saitoh, T. (2010). Latitudinal gradients in stream invertebrate assemblages at a regional scale on Hokkaido Island, Japan. *Freshwater Biol.*, 55, 1520–1532.
- New, M.G., Hulme, M. & Jones, P.D. (1999). Representing 20th century space-time climate variability. I: Development of a 1961-1990 mean monthly terrestrial climatology. *J. Climate*, 12, 829–856.

- O'Connor, M.P., Kemp, S.J., Agosta, S.J., Hansen, F., Sieg, A.E., Wallace, B.P., *et al.* (2007). Reconsidering the mechanistic basis of the metabolic theory of ecology. *Oikos*, 116, 1058-1072.
- Ollala-Tárraga, M.Á., Rodríguez, M.Á. & Hawkins, B.A. (2006). Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *J. Biogeogr.*, 33, 781-793.
- Ollala-Tárraga, M.Á. & Rodríguez, M.Á. (2007). Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecol. Biogeogr.*, 16, 606–617.
- Pianka, E.R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am. Nat.*, 100, 33-46.
- Proches, S. (2001). Back to the sea: secondary marine organisms from a biogeographical perspective. *Biol. Linn. Soc.* 74, 197–203.
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns. *Ecol. Lett.*, 8, 224–239.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2006). Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecol. Biogeogr.*, 15, 321–327.
- Ricklefs, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.*, 7, 1–15.
- Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65, 514–527.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibanez, F., Gasparini, S., Chiba, S., Legendre, L. (2009). Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.*, 276, 3053-3062.
- Rosenzweig, M.L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Rossi, J.P. & Quénéhervé, P. (1998). Relating species density to environmental variables in presence of spatial autocorrelation: a study case on soil nematodes distribution. *Ecography*, 21, 117–123.
- Stephens, P.R. & Wiens, J.J. (2003). Explaining species richness from continents to communities: the time-for-speciation effect in emydid turtles. *Am. Nat.*, 161, 112–128.
- Symonds, M.R.E., Christidis, L. & Johnson, C.N. (2006). Latitudinal gradients in abundance, and the causes of rarity in the tropics: a test using Australian honeyeaters (Aves: Meliphagidae). *Oecologia*, 149, 406–417.
- Tedersoo, L. & Nara, K. (2010). General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.*, 185, 351–354.
- Terribile, L.C. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009). Spatial patterns of species richness in New World coral snakes and the metabolic theory of ecology. *Acta Oecol.*, 35, 163–173.
- Thornton, K.W. (1990). Perspectives on reservoir limnology. In: *Reservoir limnology, ecological perspectives* (eds K.W. Thornton, B.L. Kimmel & F.E. Payne). J. Wiley, New York, pp. 1-13.
- Urbina-Cardona, J.L. & Loyola, R.D. (2008). Applying niche-based models to predict endangered-hyloid potential distributions: are neotropical protected areas effective enough? *Trop. Conserv. Sci.*, 1, 417–445.
- Whitfield, J. (2004). Ecology's big, hot idea. *PLoS Biol.*, 2, e440.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.*, 28, 453–470.
- Whittaker, R.J., Nogués-Bravo, D. & Araújo, M.B. (2007). Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins *et al.* (2003) using European data for five taxa. *Global Ecol. Biogeogr.*, 16, 76–89.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Ann. Rev. Ecol. Evo. Syst.*, 34, 273–309.

### 3 CAPÍTULO 2

**Gradiente latitudinal de diversidade de peixes de água doce: quais os fatores relacionados à formação deste padrão no contexto da Teoria Metabólica da Ecologia?**

### 3.1 RESUMO

Estudos recentes revelaram fortes evidências de que o clima é o mais forte preditor da riqueza de espécies em ampla escala espacial. Baseada nesta premissa, a "Teoria Metabólica da Ecologia" (MTE - *Metabolic Theory of Ecology*) tenta explicar os gradientes latitudinais de riqueza de espécies a partir de uma única variável ambiental, a temperatura. No entanto, evidências empíricas indicam que somente esta variável não é suficiente para explicar toda a complexidade envolvida nestes gradientes. Assim, este trabalho avaliou o padrão espacial de riqueza de espécies de peixes provenientes de compilações e amostragens padronizadas dentro do contexto da MTE, considerando-se outras variáveis (evapotranspiração potencial, evapotranspiração atual, precipitação, produtividade primária líquida, elevação, idade e área dos reservatórios e  $b$  RATC - inclinação da relação entre abundância de tamanho do corpo das espécies) além da temperatura como fatores chave para a explicação destes padrões. A influência de diferentes preditores (variáveis independentes) sobre o logaritmo natural da riqueza (variável dependente) foi examinada através de modelos de regressão múltipla OLS. O critério de informação de Akaike foi utilizado para selecionar o melhor modelo. A abordagem de filtros espaciais foi utilizada para minimizar os efeitos da autocorrelação quando esta foi detectada. Regressões parciais foram utilizadas para avaliar o puro efeito dos diferentes componentes (local, regional, espacial/ populacional) para a explicação da riqueza. No geral, verificou-se que o número de espécies aumentou em direção às menores latitudes. Para dados compilados, as variáveis temperatura, precipitação e idade foram constituintes do melhor modelo e explicaram 61,7% da variação na riqueza após a remoção da autocorrelação nos resíduos da regressão. As mesmas foram retidas para dados amostrados adicionando-se o  $b$  RATC, as quais explicaram 90% da variação da riqueza. Observou-se que padronizando-se o esforço amostral e adicionando-se variáveis ao modelo originalmente proposto pela MTE, a inclinação da relação entre a riqueza de espécies e a temperatura foi compatível com as previsões da MTE. Aliado à isso, foi verificado que o puro efeito do componente regional (temperatura e precipitação) foi responsável pela maior porcentagem de explicação da riqueza. Foi possível concluir que os fatores relevantes para o ajuste da MTE foram o controle do esforço amostral para a obtenção das amostras, a não violação de pressupostos e a incorporação de outras variáveis de interesse no modelo, as quais podem variar sensivelmente de acordo com os grupos estudados e habitats que ocupam.

**Palavras-chave:** riqueza de espécies, gradiente latitudinal, abundância, tamanho do corpo, hipótese metabólica

### 3.2 ABSTRACT

Recent studies showed strong evidence that climate is the strongest predictor of species richness at large spatial scales. Based on this premise, the Metabolic Theory of Ecology (MTE) aims to explain the latitudinal gradients of species richness from a single environmental variable, the temperature. However, empirical evidence indicates that this variable alone is not sufficient to explain all the complexity involved in gradients of diversity. This study assessed the spatial pattern of freshwater fish richness from compilations and samplings (control of sampling effort) within the context of MTE, considering other variables (potential evapotranspiration, annual actual evapotranspiration, precipitation, net primary productivity, elevation, age and area of the reservoirs and  $b$  RACT – slope of relationship between abundance and body size) besides temperature as key factors in explaining these patterns. The influence of different predictors (independent variables) on the natural logarithm of freshwater fish richness (dependent variable) was examined using multiple linear regressions. The Akaike Information Criterion (AIC) was used to select the best model and the spatial filters approach was used to minimize the autocorrelation when it was present. Partial regressions were used to evaluate the pure effect of the different components (local, regional, spatial/ population) for the explanation of species richness. We found that the number of species increased toward the lower latitudes. Analyses for compiled data revealed that variables such as temperature, precipitation and habitat age were constituents of the best model and explained 61.7% of the variation in species richness after removing the autocorrelation in the regression residuals. The same variables were retained for sampled data adding to  $b$  RACT (slope of the relationship between abundance and body size of species), which explained 90% of the variation in richness. We noted that eliminating the effects of differences in sampling through standardization of sampling effort and adding variables to the model originally proposed by the MTE, the slope of the relationship between species richness and temperature was consistent with the MTE predictions. Thus we concluded that the factors relevant to the adjustment of the MTE were the control of sampling effort to obtain the specimens, not the violation of assumptions and incorporating other relevant variables in the model, which can vary substantially according to the taxonomic groups and habitats that occupy.

**Keywords:** species richness, latitudinal gradient, abundance, body size, metabolic hypothesis

### 3.3 INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos da macroecologia é estudar os padrões gerais que emergem da partição do espaço físico e dos recursos entre os organismos em amplas escalas espaciais (Brown 1995). Surpreendentemente, alguns destes padrões são tão consistentes, que é possível estabelecer em algum nível, algo similar à “regras ecogeográficas” de modo que as características dos organismos que ocorrem tanto em ambientes continentais quanto marinhos sejam moldadas por gradientes geográficos (Gaston *et al.*, 2008; Barneche *et al.*, 2009). Neste sentido, os gradientes latitudinais de diversidade para diferentes taxa, constituem-se em um dos padrões mais bem definidos e aceitos em ecologia e biogeografia (Pianka, 1966; Rozensweig, 1995; Wittaker *et al.*, 2001; Hawkins, 2001; Ricklefs, 2004; Hillebrand, 2004). Contudo, ainda há um grande debate acerca dos mecanismos que determinam esses gradientes (Jetz & Rahbek, 2001; Whittaker *et al.*, 2001; Willig *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2004).

A avaliação dos padrões espaciais de diversidade, de suas causas e consequências é relevante para a compreensão de processos ecológicos e evolutivos (Levin, 1992), sendo que a natureza geral da tendência de aumento da riqueza de espécies em direção a linha do equador sugere a existência de algum controle subjacente (Wittaker *et al.*, 2001), envolvendo, possivelmente, a associação de vários fatores. Processos climáticos e ecológicos contemporâneos parecem atuar de maneira decisiva na manutenção da diversidade em ampla escala geográfica (Hawkins *et al.*, 2003 a, b; Diniz-Filho *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2004; Hawkins *et al.*, 2007; Roumbouts *et al.*, 2009). Estudos recentes revelam fortes evidências de que o clima é o mais forte preditor da riqueza de espécies em ampla escala espacial (Hawkins *et al.*, 2003). Entretanto, os mecanismos que ligam as variações da riqueza de espécies aos parâmetros climáticos não foram ainda precisamente determinados (Currie *et al.*, 2004; Lappalainen & Soininen, 2006; Algar *et al.*, 2007). O completo entendimento desta questão possivelmente deve ser dificultado pelo fato de que o clima é composto por multivariáveis (temperatura, umidade, radiação solar, precipitação, pressão atmosférica, entre outras) comumente correlacionadas, as quais devem afetar diferentemente os grupos taxonômicos, desde organismos unicelulares até os mais complexos, em ambientes aquáticos e terrestres.

Baseando-se na premissa de que o clima, tendo a temperatura como a variável mais expressiva, influencia direta ou indiretamente as distribuições geográficas das espécies, Brown *et al.* (2004) propuseram a "Teoria Metabólica da Ecologia" (MTE - *Metabolic Theory of Ecology*) para explicar os gradientes latitudinais de riqueza de espécies. Mais precisamente, a MTE assume que, em algum nível, os padrões de distribuição podem ser relacionados à

temperatura e que esta, por sua vez, interfere no metabolismo dos indivíduos (Allen *et al.*, 2002). Assim, esta teoria liga processos ecológicos e evolutivos às taxas metabólicas de plantas e animais ectotérmicos (Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004; Allen *et al.*, 2006), ou seja, a estrutura das comunidades e a dinâmica natural entre organismos e o ambiente (incluindo outros organismos) são restringidas pelo metabolismo individual (Allen & Gillooly, 2007).

A MTE utiliza a hipótese metabólica de Allen *et al.* (2002) para prever o aumento na riqueza de espécies em direção aos trópicos utilizando o fator de Boltzmann ( $e^{-E/kT}$ , onde  $E$  é a ativação de energia do metabolismo,  $k$  é o fator de Boltzmann e  $T$  é a temperatura do ambiente em graus Kelvin) para descrever com precisão a forma da relação temperatura e riqueza de espécies. Especificamente, a hipótese de Allen *et al.* (2002) prediz que o logaritmo natural da riqueza de espécies ( $\ln S$ ) aumenta conforme a função linear  $1/kT$  ( $\ln S = 1/kT$ ), sendo o ângulo da reta de regressão igual a  $-E$ , podendo variar entre -0,6 e -0,7 (Brown *et al.*, 2004).

De acordo com O'Connor *et al.* (2007) a maioria das teorias que busca explicar os gradientes latitudinais de diversidade é apenas fenomenológica, ou seja, origina-se de correlações estatísticas cujas significâncias são baseadas em testes triviais de hipóteses nulas, em que não há relação entre a riqueza de espécies e a variável “causal” hipotetizada. Neste sentido, a recente derivação axiomática da MTE constitui-se num grande avanço em macroecologia, pois apresenta uma precisa predição quantitativa de como a riqueza de espécies deveria variar com a temperatura ambiental.

Avaliações empíricas de como os padrões de riqueza se ajustam às predições centrais da MTE foram conduzidas para diferentes grupos de animais e plantas (Allen *et al.*, 2002; Kaspari, 2004; Hunt *et al.*, 2005; Algar *et al.*, 2007; Cassemiro *et al.*, 2007 a, b; Terribile *et al.*, 2009; Cassemiro & Diniz Filho, 2010). Entretanto, a MTE mostrou-se controversa em vários aspectos (Koehl & Wolcott, 2004; Cyr & Walker, 2004; Sterner, 2004; Whitfield, 2004; van der Meer, 2006; Hawkins *et al.*, 2007a, b; Cassemiro *et al.*, 2007a, b; Duncan *et al.*, 2007; del Rio, 2008, Cassemiro & Diniz-Filho, 2010; ver capítulo 1) apresentando, em alguns casos, ajustes distantes de suas predições, indicando que a temperatura unicamente não pode explicar toda a complexidade envolvida nos gradientes latitudinais de diversidade.

Diante disso, fica evidente que avaliar quais fatores além da temperatura são relevantes para a explicação dos padrões de riqueza de espécies em grande escala geográfica é bastante apropriado. Estudos acerca dos padrões de riqueza em amplas escalas espaciais



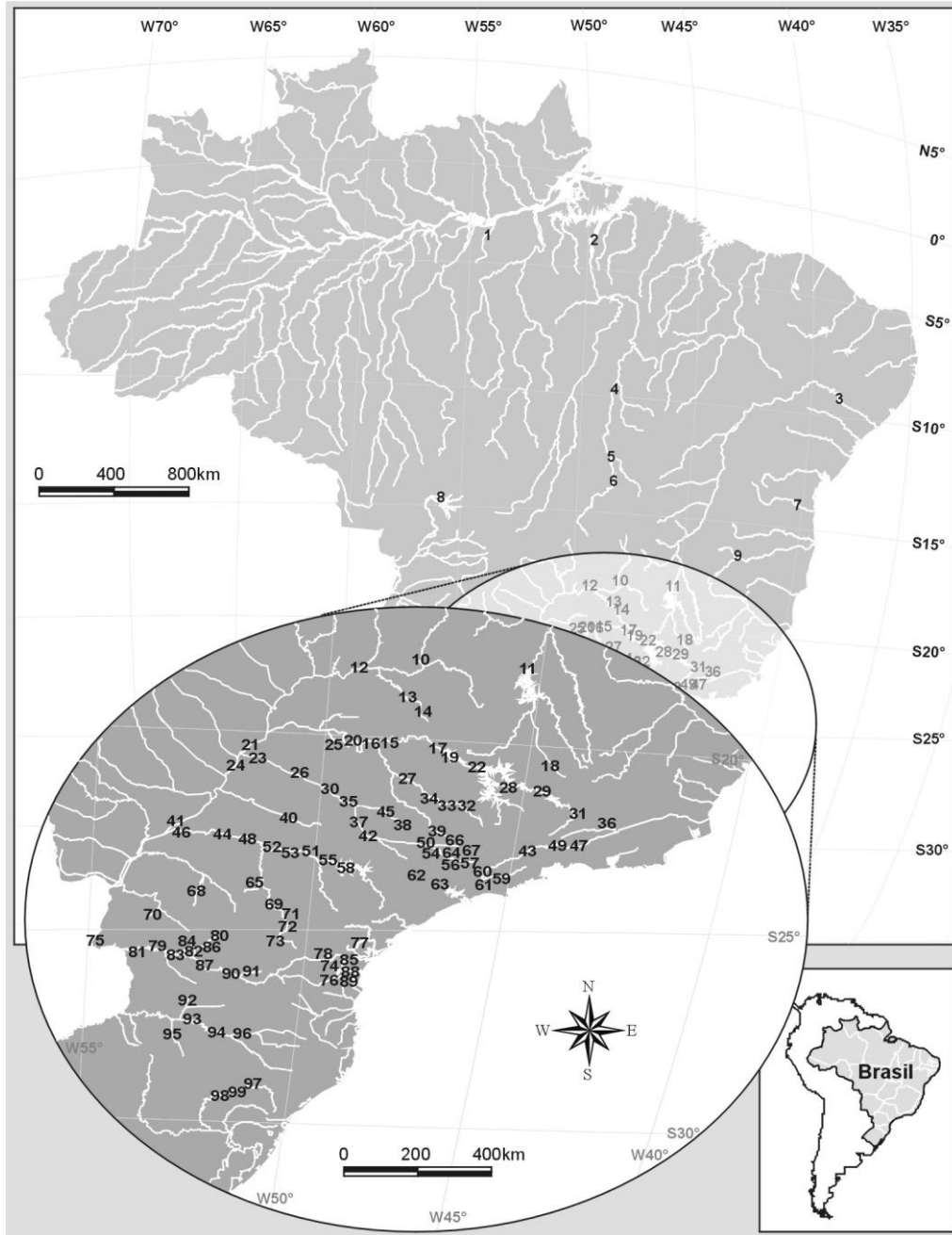
envolvendo preditores ambientais foram realizados para vários grupos de organismos como, por exemplo, plantas (Currie, 1991; Taplin & Lovett, 2003), peixes marinhos (Rodhe, 1992; Leathwick *et al.*, 2006; Mellin *et al.*, 2010); répteis e anfíbios (Currie, 1991; Rodríguez *et al.*, 2005; Cassemiro *et al.*, 2007b; Terribile *et al.*, 2009; Qian *et al.*, 2007; 2010), aves (Currie, 1991; Diniz-Filho *et al.*, 2004; 2007; Qian, 2010), mamíferos (Kerr & Packer, 1997; Tognelli & Kelt, 2004; Ruggiero & Kitzberger, 2004; Kilpatrick *et al.*, 2006; Qian 2010; White & Hurlbert, 2010) e invertebrados (Castella *et al.*, 2001; Finch *et al.*, 2008; Bêche & Statzner, 2009). Entretanto, apenas os estudos de Oberdorff *et al.* (1995) e Guégan *et al.* (1998) focam padrões de diversidade de peixes de água doce no contexto de gradientes latitudinais.

Partindo-se da premissa de que outras variáveis além da temperatura constituem-se em fatores chave para a explicação dos padrões de diversidade em grandes escalas espaciais, o presente trabalho buscou avaliar o padrão espacial de riqueza de espécies de peixes de água doce no contexto da MTE. Especificamente, foi avaliado *i)* se diferenças no esforço amostral empregado na obtenção dos dados de riqueza de espécies podem levar a diferentes explicações e interpretações do padrão observado; *ii)* se a temperatura é uma das variáveis que melhor explica os gradientes latitudinais; *iii)* se o coeficiente parcial de temperatura (isto é, tendo levado em conta todos os outros preditores) ainda está de acordo com as previsões MTE; *iv)* a importância relativa de diferentes variáveis na explicação do padrão observado.

### 3.4 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.4.1 ÁREA DE ESTUDO

Para avaliar a relação da riqueza de espécies de peixes com diferentes preditores foram utilizadas informações provenientes de 99 reservatórios brasileiros dispostos ao longo de um gradiente latitudinal (Fig. 1). Os lagos destes reservatórios cobrem ao todo uma área de aproximadamente 23.275 km<sup>2</sup> e estão localizados dentro de uma variação espacial de 2° a 29° de latitude sul e 38° a 55° de longitude oeste. Concomitantemente, foram analisadas as informações de 39 reservatórios para os quais o esforço amostral foi controlado. Esses reservatórios, com área total de aproximadamente 4.917 km<sup>2</sup>, estão distribuídos espacialmente entre as coordenadas 9° e 29° de latitude sul e 48° a 55° de longitude oeste.



**Figura 1** Localização dos reservatórios analisados dispostos ao longo do gradiente de latitude. Informações mais detalhadas de cada reservatório estão sumarizadas no Anexo 1.

### 3.4.2 RIQUEZA DE ESPÉCIES

Para avaliar a relação da riqueza de espécies de peixes com os diferentes preditores foram utilizadas informações provenientes dos dois conjuntos de dados mencionados acima. O primeiro envolveu 99 reservatórios, cujas informações de riqueza foram compiladas ou cedidas por instituições parceiras (Ver anexo 1). Neste, foram desconsideradas as capturas provenientes das áreas externas aos reservatórios (trechos lóticos a jusante, montante e lagoas

marginais) com a finalidade de minimizar os efeitos das diferenças de amostragem. O segundo envolveu 39 reservatórios (Ver anexo 1), cujas informações de riqueza de espécies foram obtidas a partir de amostragens com controle rigoroso do esforço amostral, evitando, assim, resultados espúrios. Nesses reservatórios o controle do esforço amostral foi obtido padronizando a metodologia de captura dos exemplares em cada reservatório como segue: i) capturas realizadas com um único aparelho de pesca correspondente à redes de espera de diferentes malhagens, ii) padronização do tempo de exposição (24 horas); iii) redes revistadas nos períodos da manhã, tarde e noite; iv) redes armadas em uma única estação de amostragem localizada na região lacustre dos reservatórios (Thornton, 1990; Agostinho *et al.*, 2008) nas proximidades das barragens. Os dados de riqueza deste conjunto de dados são provenientes dos bancos de dados do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupelia) da Universidade Estadual de Maringá, do Núcleo de Estudos Ambientais (Neamb) da Universidade Federal de Tocantins, e da Limnobios Consultoria em Ambientes Aquáticos/Companhia Energética do Rio das Antas.

Nas análises envolvendo dados de riqueza compilados (99 reservatórios) foram desconsideradas as capturas provenientes das áreas externas aos reservatórios (trechos lóticos à jusante, montante e lagoas marginais) com a finalidade de minimizar os efeitos das diferenças de amostragem.

Ressalta-se que o segundo conjunto de dados atendeu todos os pressupostos explícitos da MTE, sendo eles i) o grupo de organismos deve ser ectotérmico, ii) com níveis mais altos de organização (i.e. elevada diversidade taxonômica), sendo que (iii) o tamanho do corpo e a abundância das espécies devem ser invariáveis espacialmente (Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004, ver capítulo 1).

### 3.4.3 OBTENÇÃO DAS VARIÁVEIS PREDITORAS

Primeiramente o território brasileiro foi dividido em quadrículas de 1° de latitude e longitude utilizando-se o formato de sistema de informação geográfica (SIG). Os dados de temperatura atmosférica ( $TEMP - 1/kT$ , sendo  $k$  a constante de Boltzman e  $T$  a temperatura em Kelvin), evapotranspiração potencial (ETP), evapotranspiração atual (ETA, mm), precipitação (PREC, mm), produtividade primária líquida (PPL,  $g C m^{-2}$ ) e altitude (ELEV, m) foram obtidos de [www.sage.wisc.edu/atlas](http://www.sage.wisc.edu/atlas) em uma resolução 0.5° (New *et al.* 1999) através das médias anuais em uma série histórica de 1961 a 1990. Posteriormente, essas

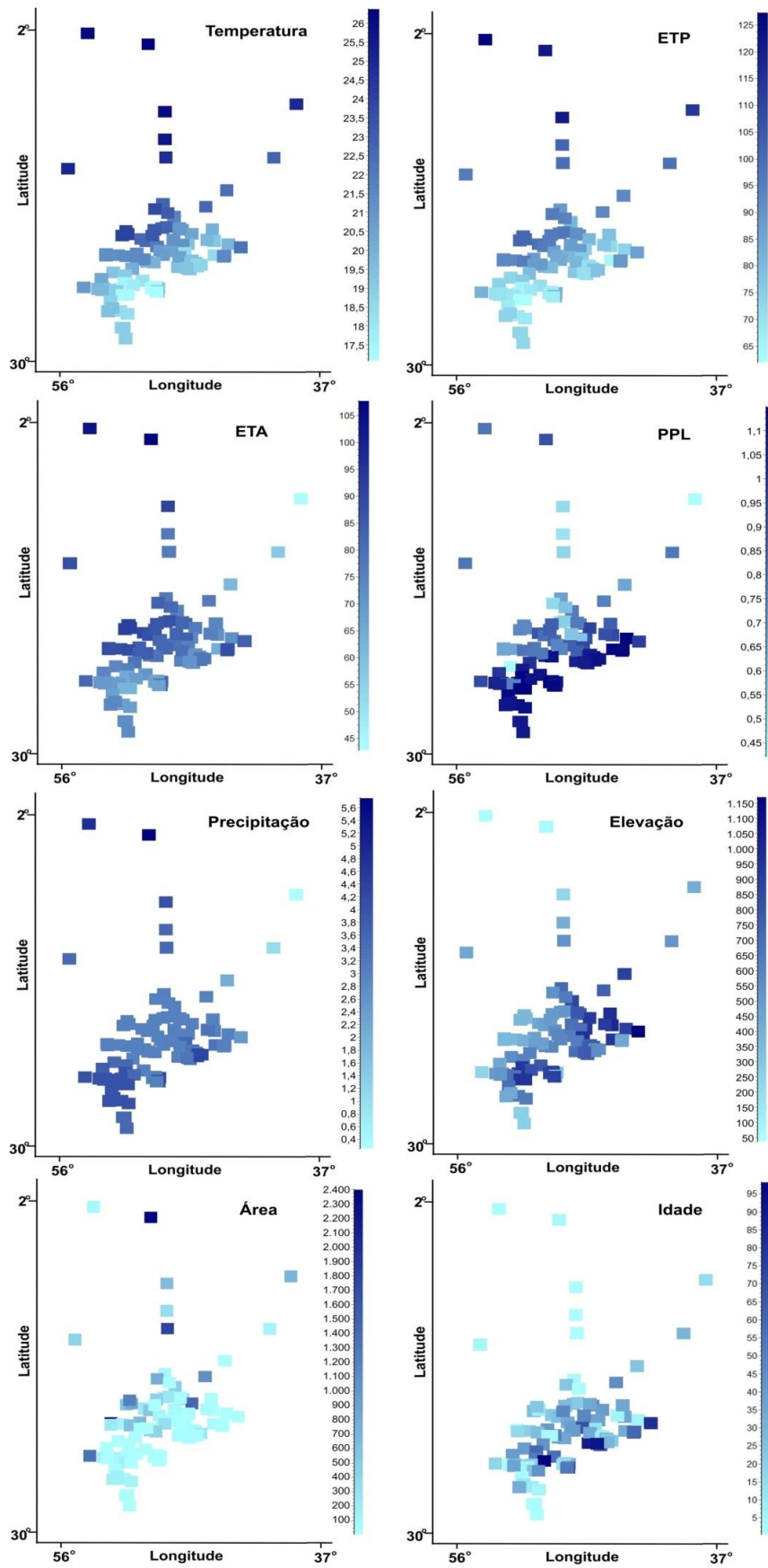
variáveis ambientais foram reamostradas dentro das quadrículas de 1° através do programa ArcGIS Versão 9.2. Os valores das variáveis para cada reservatório correspondeu àquele representado pela quadrícula no espaço geográfico em que o reservatório está situado.

A área superficial (AREA - km<sup>2</sup>) e idade (IDADE - anos) dos reservatórios foram obtidas através dos bancos de dados dos colaboradores, anteriormente mencionados e da compilação de dados da literatura (ver anexo 1). Esta última variável foi estabelecida subtraindo-se do ano de coleta do material biológico o ano de fechamento do reservatório. A variação espacial dos preditores supramencionados está representada na figura 2.

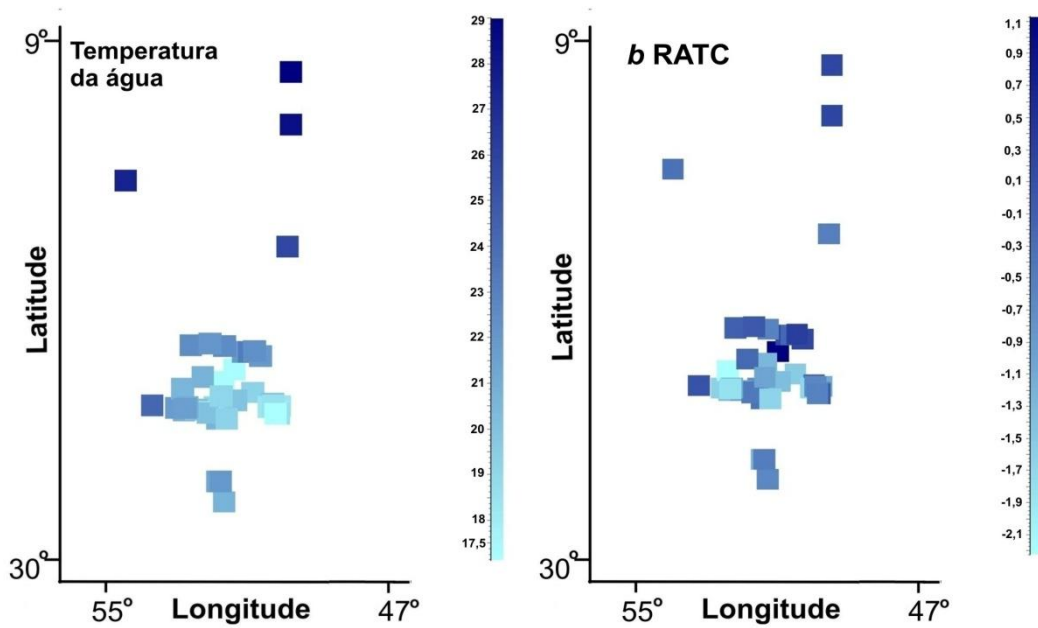
Para o conjunto de dados amostrados, foram obtidas duas variáveis adicionais: a temperatura da água (TEMPA – 1/kT), que foi substituída da temperatura atmosférica para este conjunto de dados, sendo obtida utilizando-se termômetro de cabo nas regiões lacustres amostradas para a captura dos exemplares nos instantes da instalação e retirada das redes e os valores do ângulo inclinação da reta (*b*) gerada pela relação entre os logaritmos da abundância (A) e do tamanho do corpo (TC) das espécies (*b* RATC), conforme a Regra de Equivalência Energética (EER – “Equivalence Energetic Rule”, Damuth, 1981 – ver apêndice 1 para maiores explicações). Este preditor foi incluído nas análises para verificar se a variável que sumariza o pressuposto da invariância espacial na abundância e tamanho do corpo das espécies será retida como constituinte do melhor modelo, permitindo também inferir se os atributos populacionais em questão são importantes para a explicação da riqueza de espécies de peixes. A variação espacial desses preditores está representada na figura 3.

Assim, as variáveis foram enquadradas em diferentes categorias:

- i) Regional: Medidas de temperatura (TEMP, TEMPA), evapotranspiração potencial (ETP), evapotranspiração atual (ETA), precipitação (PREC), produtividade primária líquida (PPL) e altitude (ELEV).
- ii) Local: área (AREA) e idade (IDADE)
- iii) Populacional: relação abundância-tamanho do corpo (*b* RATC)
- iv) Espacial: estrutura espacial dos dados (FILTROS). Estas variáveis serão consideradas no modelo apenas se o conjunto de dados apresentar autocorrelação espacial positiva em curtas distâncias (ver adiante para maiores esclarecimentos).



**Figura 2** Variação espacial dos preditores regionais e locais. ETP = evapotranspiração potencial; ETA = evapotranspiração atual; PPL = Produtividade primária líquida.



**Figura 3** Variação espacial das variáveis adicionais obtidas para o conjunto de dados amostrados que foram usadas como predictoras da riqueza de espécies de peixes. *b* RATC corresponde aos valores das inclinações das relações entre abundância e tamanho do corpo.

#### 3.4.4 ANÁLISE DE DADOS

##### 3.4.4.1 Variáveis locais, regionais e populacionais como predictoras da riqueza de espécies de peixes e critério para seleção de variáveis

A influência de diferentes preditores  $TEMP^{-1}$ , ETP, ETA, ELEV, PREC, PPL, AREA, IDADE (variáveis independentes) para o conjunto de dados compilados e  $TEMPA^{-1}$ , ETP, ETA, ELEV, PREC, PPL, AREA, IDADE, *b* RATC (variáveis independentes) para o conjunto de dados amostrados sobre o logaritmo natural da riqueza de espécies de peixes (variável dependente) foi examinada através de modelos de regressão múltipla (OLS – Ordinary Least Squares).

O critério de informação de Akaike (AIC) foi utilizado para selecionar o melhor modelo preditor da riqueza de espécies (Cassemiro *et al.*, 2007b; Diniz-Filho *et al.*, 2008). Para cada modelo o AIC foi calculado como:

$$AIC = n \log (\sigma^2) + 2k$$

onde  $n$  é o número de células,  $k$  é o número de parâmetros do modelo e  $\sigma^2$  é a variância dos resíduos de cada modelo de regressão.

Depois de calcular os valores de AIC para vários modelos, pode ser usado o protocolo de seleção de modelos padrão (Johnson & Omland, 2004; Richards, 2005). O valor do AIC de cada modelo é transformado em  $\Delta AIC$ , que corresponde à diferença entre o AIC de cada modelo e o AIC mínimo encontrado para o conjunto de modelos comparados. Um valor de  $\Delta AIC$  maior que 7 indica que o modelo tem pobre ajuste em relação ao melhor modelo e valores menores que 2 indicam que o modelo é equivalente ao modelo de AIC mínimo (Burham & Anderson, 2004).

Assim, a escolha do melhor modelo foi baseada naquele que obteve baixo valor de AIC,  $\Delta AIC < 2$ , ausência de multicolinearidade e, também, cujo intervalo de confiança dos ângulos das retas de regressão das variáveis constituintes não tenha abarcado o zero.

#### 3.4.4.2 Autocorrelação espacial

Os valores do coeficiente do I de Moran foram utilizados para detectar diferentes níveis de autocorrelação na matriz de distância gerada para os dados de riqueza (Diniz-Filho *et al.*, 2003; Rangel *et al.*, 2006). O I de Moran varia entre -1 e 1 em diferentes classes de distância para valores máximos de autocorrelação negativos e positivos, respectivamente. Valores diferentes de zero indicam que os valores de riqueza em células ligadas a uma determinada distância geográfica são mais similares (autocorrelação positiva) ou menos similares (autocorrelação negativa) do que o esperado para pares de células aleatoriamente associados.

Os dados biológicos de riqueza de espécies em geral apresentam autocorrelação espacial (Legendre *et al.*, 2002; Diniz-Filho *et al.*, 2003; Dormann, 2007). Como a regressão OLS não considera essa característica, foi integrada na análise de dados uma abordagem metodológica que incorpora o componente espacial para lidar mais explicitamente com este efeito. Neste sentido, foi utilizada a abordagem dos filtros espaciais baseados em autovetores (Griffith, 2003; Diniz-Filho & Bini, 2005; Griffith & Peres-Neto, 2006; Dormann *et al.*, 2007), chamada de Mapeamento de Autovetor Espacial (Spatial Eigenvector Mapping - SEVM). Neste método as coordenadas geográficas (latitude e longitude) de cada célula (reservatório) são usadas para construir, par a par, uma matriz de distâncias geográficas entre as células, com uma dada distância de truncamento. Esta distância foi definida pelo intercepto do correlograma espacial na riqueza de espécies, ou seja, a distância geográfica para a qual a autocorrelação na riqueza torna-se zero (Diniz-Filho & Bini, 2005; Rangel *et al.*, 2006). Basicamente, esta metodologia realiza uma Análise de Componentes Principais (PCA) da



matriz de distância, sendo que os autovetores obtidos expressam as relações entre as células em diferentes escalas espaciais. Assim, os autovetores associados a autovalores positivos da dupla central da matriz de conectividade (W) expressam a relação entre as células que representam os reservatórios, em diversas escalas espaciais. Os primeiros autovetores representam as variações em grande escala, enquanto vetores derivados de autovalores pequenos representam a variação em pequena escala. Esses autovetores podem ser usados como uma descrição da estrutura espacial do domínio do conjunto de dados e, conseqüentemente, podem ser usados como preditores nos processos de modelagem OLS, levando em conta o efeito do espaço. Foram retidos para interpretação os autovetores significativos ao nível de  $\alpha = 0,05$ .

#### *3.4.4.3 Importância relativa das diferentes categorias de preditores para a explicação dos padrões de riqueza de espécies*

Regressões parciais (Legendre & Legendre, 1998) foram utilizadas para quantificar a contribuição relativa de diferentes fatores (local, regional, espacial/ populacional) para a explicação da variação espacial da riqueza de espécies, avaliando efeitos compartilhados destas variáveis, os quais não são observados na interação. As variáveis retidas no melhor modelo foram analisadas de modo mais aprofundado para determinar a influência detalhada dos três componentes sobre a variação da riqueza de espécies de peixes de água doce.

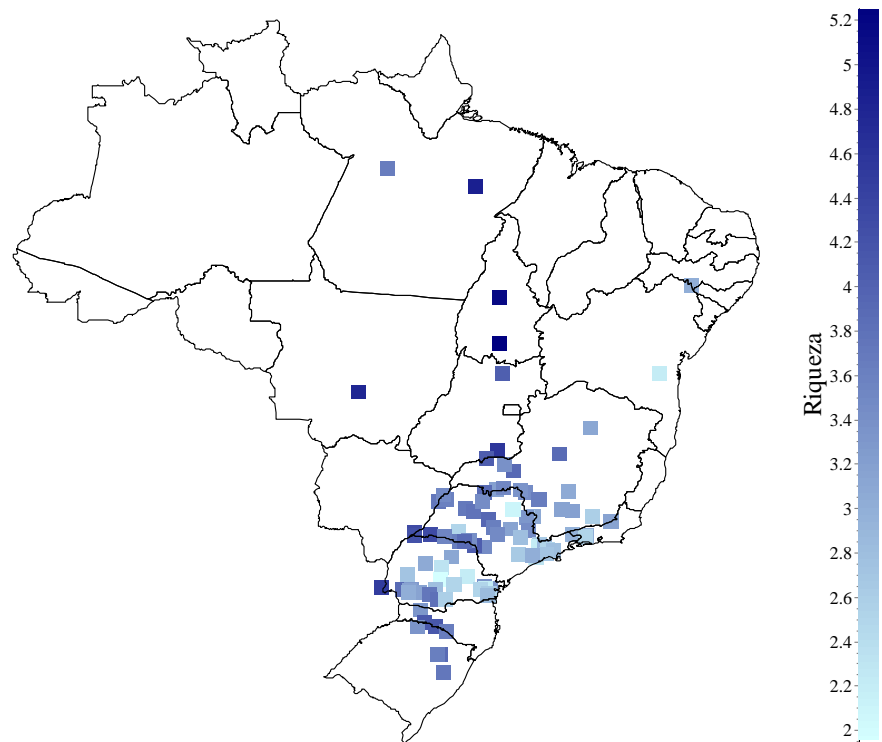
Para o conjunto de dados compilados o primeiro componente foi o local (L), o segundo regional (R) e o terceiro o espacial (E). Para o conjunto obtido em amostragens, uma vez que não houve autocorrelação positiva nos resíduos da regressão, o terceiro componente correspondeu aos atributos populacionais (P), representados pela abundância e tamanho do corpo das espécies em uma única variável, o *b* da RATC (ver apêndice 1 para maiores explicações). Assim, a variação total no número de espécies foi decomposta entre 3 categorias de variáveis explicativas (isto é, L, R e E/P) e a porcentagem de explicação desviada foi calculada por oito componentes diferentes: puro efeito das variáveis locais (a), puro efeito das variáveis regionais (b), puro efeito da estruturação espacial/variáveis populacionais (c), a variação combinada devido ao efeito conjunto de componentes locais e regionais (d), a variação combinada devido ao efeito conjunto de componentes locais e espaciais/populacionais (e), a variação combinada devido ao efeito conjunto de componentes regionais e espaciais/populacionais (f), a variação combinada devido ao efeito da interação dos três componentes (g) e a variação inexplicada pelas variáveis independentes incluídas na

análise (i). O protocolo para decomposição da variação na riqueza em três conjuntos de variáveis explicativas foi realizada de acordo com a metodologia adotada por Lobo *et al.* (2002).

### 3.5 RESULTADOS

A riqueza de peixes nos reservatórios estudados mostrou, no geral, um padrão espacial na forma de gradiente, com riquezas mais elevadas em reservatórios localizados em latitudes mais baixas (Fig. 4), excetuando-se aqueles situados na região nordeste do Brasil. Este gradiente foi confirmado para os dois conjuntos de dados pela constatação de que a riqueza de espécies apresentou-se relacionada positivamente e significativamente com a variação da latitude ( $p = 0,0005$ ;  $y = 4,45 + 0,05x$  para os dados compilados e  $p = 0,00002$ ;  $y = 5,78 + 0,11x$  para dados amostrados).

Com relação ao teste multivariado, o Critério de Informação de Akaike selecionou como constituintes do melhor modelo para o conjunto de dados compilados as variáveis regionais temperatura (TEMP) e precipitação (PREC) e a variável local idade (IDADE), as quais explicaram 50,6% ( $AICc=148,7$ ;  $F=32,38$ ;  $p<0,001$ ) da variação na riqueza de espécies. A incorporação dos filtros espaciais significativos (autovetores 2, 3, 6, 8, 9, 10 e 16) no modelo (distância de truncamento de 199,7 km) aumentou o  $R^2$  para 0,617 ( $AICc=140,36$ ;  $F=14,19$ ;  $p<0,001$ ) dado que os resíduos se tornaram menos autocorrelacionados espacialmente (I de Moran OLS com filtros = 0,008; I de Moran OLS = 0,138).



**Figura 4** Padrão espacial de riqueza de espécies de peixes de água doce em reservatórios brasileiros

Nas análises envolvendo dados com controle do esforço amostral as variáveis TEMPA, PREC, IDADE e  $b$  RATC foram retidas no melhor modelo OLS de acordo com o critério de seleção de modelos, as quais explicaram praticamente 90% da variação da riqueza de espécies ( $R^2 = 0,896$ ). Para a primeira classe de distância do correlograma sobre os resíduos da regressão o valor do I de Moran foi de -2,5, não havendo, portanto viés nos parâmetros da regressão devido o efeito da autocorrelação. Uma vez que não foi verificado autocorrelação positiva em curtas distâncias, não foi empregada estatística espacial.

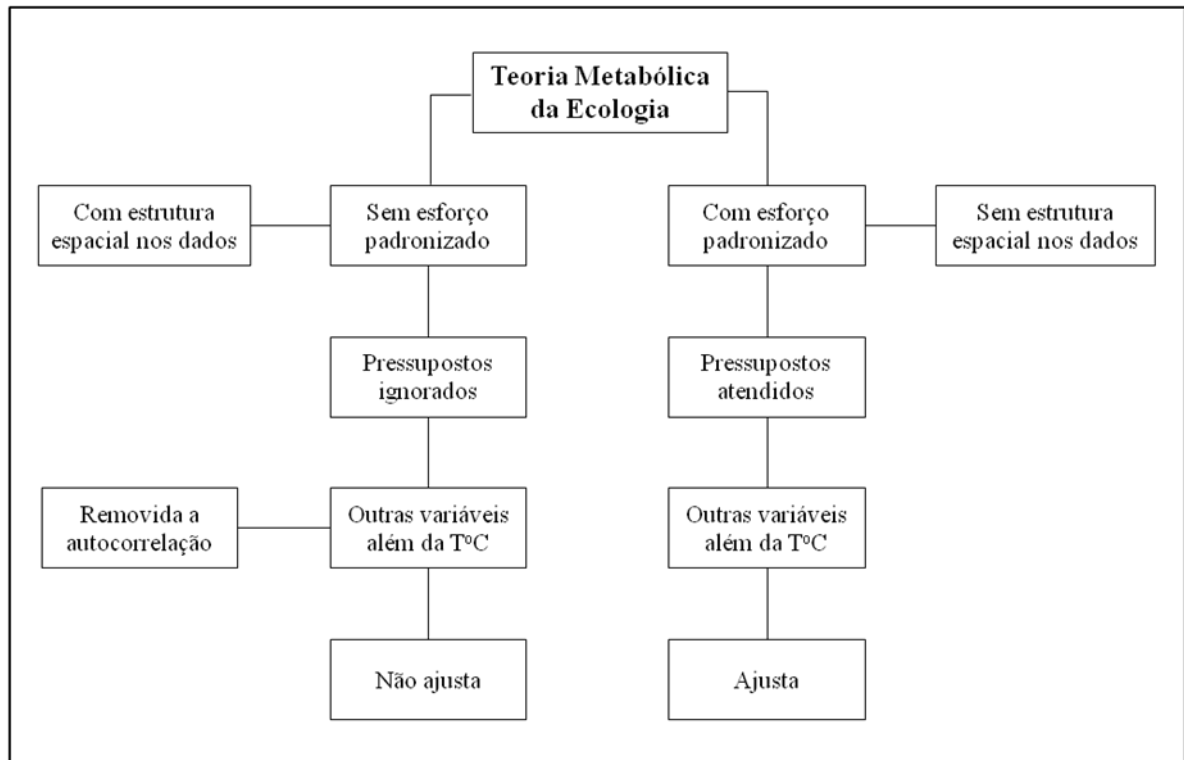
Os efeitos de cada preditor sobre a estimativa do número de espécies de peixes foram estabelecidos através dos coeficientes angulares padronizados, sendo que nos casos em que se constatou autocorrelação nos resíduos (conjunto de dados compilados), estes efeitos foram interpretados depois de consideradas as estruturas geográficas definidas pelos filtros espaciais (Tabela 1).

**Tabela 1** Valores dos coeficientes padronizados das regressões múltiplas para o conjunto de dados compilados e amostrados e respectivos intervalos de confiança.

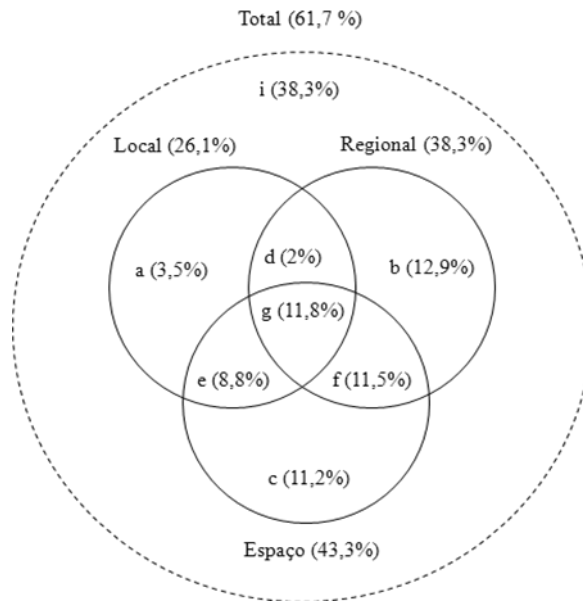
	<b>b padronizado ± IC</b>	<b>p</b>
<b>Dados compilados</b>		
<b>OLS</b>		
Temperatura <sup>-1</sup> (Kelvin)	-0,367 (-0,52; -0,22)	<0,001
Precipitação	0,226 (0,08; 0,38)	0,004
Idade	-0,516 (-0,67; -0,37)	<0,001
R <sup>2</sup> = 0,506 (p<0,001); I de Moran = 0,138		
<b>OLS com filtros</b>		
Temperatura <sup>-1</sup> (Kelvin)	0,355 (-0,50; -0,17)	<0,001
Precipitação	0,294 (0,15; 0,44)	<0,001
Idade	-0,229 (-0,39; -0,07)	0,005
R <sup>2</sup> = 0,617 (p<0,001); I de Moran = 0,008		
<b>Dados amostrados – controle do esforço amostral</b>		
<b>OLS</b>		
Temperatura <sup>-1</sup> (Kelvin)	-0,635 (-0,76; 0,51)	<0,001
Precipitação	0,119 (0,01; 0,23)	0,049
Idade	-0,369 (-0,49; -0,24)	<0,001
b ATC	0,205 (0,09; 0,32)	0,002
R <sup>2</sup> = 0,896 (p<0,001); I de Moran= -2,5		

Os resultados evidenciaram que ao subtrair o efeito das diferenças de amostragem através de uma padronização rigorosa do esforço amostral e adicionando-se variáveis ao modelo originalmente proposto pela MTE (Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004), o valor do ângulo de inclinação da reta de regressão entre o logaritmo natural da riqueza de espécies e o inverso da temperatura foi compatível com as previsões da MTE. Desta forma, foi possível verificar quais foram os fatores relevantes para o ajuste da MTE no que se refere à explicação do gradiente latitudinal de riqueza de espécies de peixes de água doce. O controle do esforço amostral para a obtenção dos dados de riqueza, a não violação de pressupostos e outras variáveis de interesse foram determinantes. Esses fatores estão sumarizados no quadro 1.

**Quadro 1** Representação esquemática da via requerida para obtenção do ajuste do ângulo de inclinação da reta de regressão entre o inverso da temperatura e o logaritmo natural da riqueza de espécies de peixes conforme as predições da MTE.

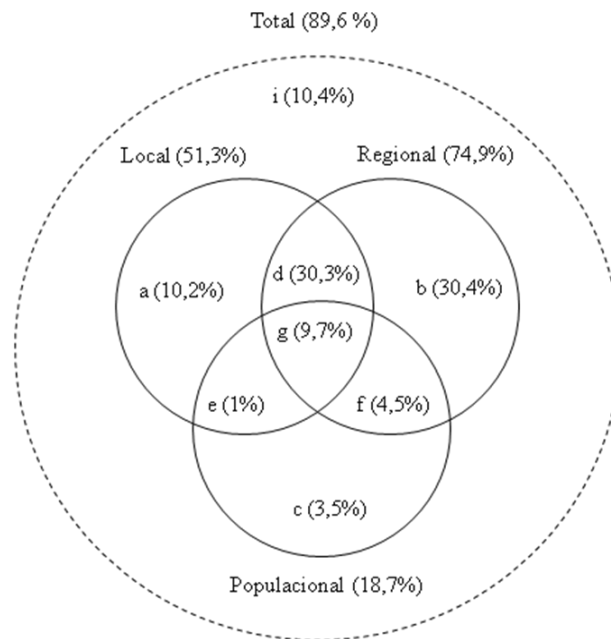


A abordagem de regressão parcial revelou que o efeito único do componente regional (b) foi maior que o efeito único das variáveis locais (a) e espaciais (c) para a explicação da variação na riqueza de espécies de peixes para dados compilados. No entanto, a interação dos componentes regional e espacial, controlando o efeito do componente local, foi também elevada (f). Observou-se também forte interação dos três componentes em questão (g) para a formação do coeficiente de determinação do modelo, sendo a explicação compartilhada praticamente equivalente ao puro efeito dos componentes regional e espacial. Porém, é importante enfatizar que a variação inexplicada da riqueza é elevada (i) o que evidencia falta de poder das variáveis retidas no melhor modelo para explicação da variação da riqueza em dados compilados (Fig. 5).



**Figura 5** Resultados da regressão parcial com a representação da contribuição dos diferentes componentes para a formação do  $R^2$  do modelo para o conjunto de dados compilados, mostrando a quantidade de variação total explicada pelas variáveis locais, regionais e espaciais e suas sobreposições múltiplas.

Considerando-se esta análise para dados amostrados foi verificado que o efeito único do componente regional (b) é três vezes maior que o efeito exclusivo do componente local (a) e dez vezes maior que o efeito exclusivo do componente populacional (c), sendo, portanto, o principal responsável pela formação do coeficiente de determinação do modelo. O efeito da interação entre os três componentes foi baixo (g), indicando a redundância entre as variáveis retidas no melhor modelo para explicação da variação da riqueza é baixa (Figura 6).



**Figura 6** Resultados da regressão parcial com a representação da contribuição dos diferentes componentes para a formação do  $R^2$  do modelo para o conjunto de dados amostrados, mostrando a quantidade de variação total explicada pelas variáveis locais, regionais e populacionais e suas sobreposições múltiplas.

### 3.6 DISCUSSÃO

A Teoria Metabólica da Ecologia tem sido muito criticada pelos ecologistas especialmente pelo fato de que ela não se aplica à maioria dos processos ecológicos, pois não leva em consideração fatores fundamentais (por exemplo, estratégias reprodutivas, sucessão, estabilidade, influência de distúrbios, entre outros) que, geralmente, regem os padrões de diversidade. De acordo com Ricklefs (1973; 2004) o padrão latitudinal geral do número de espécies deve estar relacionado a algum fator climático, ou à combinação de fatores, que mudam consistentemente com a latitude. Neste sentido, os proponentes da MTE obtiveram sucesso em considerar a temperatura como a variável determinante dos gradientes latitudinais de diversidade, dado que os gradientes de latitude e temperatura são frequentemente utilizados como sinônimos em estudos biogeográficos devido ao elevado grau de relação entre essas duas variáveis. Porém, a ruptura de evidências empíricas em testes da MTE sugere que outros fatores devem estar atuando.

Neste estudo, de acordo com o critério de seleção de modelos, a temperatura foi retida como variável constituinte do melhor modelo para os dois conjuntos de dados avaliados. Assim, ficou evidente a importância desta variável para a determinação dos gradientes de

riqueza observados. Vale salientar que os descritores retidos no melhor modelo, considerando-se as variáveis em comum para os dois conjuntos de dados, foram os mesmos. Isto implica no fato de que a ausência de controle amostral não levou a diferentes explicações para o mesmo padrão e ainda reforça a importância das variáveis temperatura, precipitação e idade dos habitats estudados para a formação do gradiente de riqueza de espécies de peixes de água doce.

No entanto, no contexto da teoria metabólica, verificou-se que quando outros descritores além da temperatura são levados em consideração, a MTE pode ser interpretada de diferentes formas de acordo com a origem dos dados utilizados para o seu teste. Dados compilados mostraram um coeficiente padronizado do ângulo da inclinação entre o logaritmo natural da riqueza de espécies e o inverso da temperatura distante das previsões da MTE. Inversamente, dados amostrados revelaram valor do parâmetro  $b$  dentro do intervalo previsto pela teoria, entre -0,6 e -0,7 (Brown *et al.*, 2004). Esses resultados atestam que considerar outros fatores além da temperatura na estrutura e funcionamento de sistemas ecológicos proporcionaria um avanço ao ajuste empírico da MTE.

Neste caso, o fato do pressuposto da invariância espacial no tamanho do corpo e abundância das espécies ter sido ignorado não pode ser usado como único argumento para justificar a falta de ajuste da MTE para o conjunto de dados compilados. Esta tem sido a principal justificativa dos proponentes da MTE quando a teoria falha em suportar evidências empíricas (Cassemiro & Diniz Filho, 2010 a, b). No entanto, tal explicação não é cabível, uma vez que foi constatado insucesso da MTE em prever a riqueza de espécies de peixes mesmo quando a totalidade dos pressupostos foram atendidos (ver capítulo 1).

Assim, a compatibilidade com as previsões da MTE no que se refere ao valor do ângulo de inclinação da relação entre a temperatura e a riqueza de espécies para dados envolvendo padronização do esforço amostral foi obtida adicionando-se ao modelo de Allen *et al.* (2002) as variáveis precipitação, idade e os valores de  $b$  RATC para as assembleias estudadas.

Neste caso específico é possível avaliar a influência da temperatura sobre a riqueza de espécies de acordo com os mecanismos propostos por Brown *et al.* (2004). Sendo assim, elevadas temperaturas estão relacionadas à maior riqueza de espécies de ectotérmicos da seguinte forma: o aumento da temperatura do ambiente eleva a temperatura corporal dos organismos e, conseqüentemente, a taxa metabólica individual. Desta maneira, haverá uma aceleração dos processos biológicos, levando a um rápido crescimento e a um menor tempo



de geração dos indivíduos da população, elevando as taxas de mutação o que aumenta os níveis de especiação (Brown *et al.*, 2004; Allen *et al.*, 2006).

De acordo com Guégan *et al.* (1998), o padrão global de riqueza de espécies de peixes de água doce está relacionado, principalmente, à produtividade primária líquida, fator que mostrou elevada influência na explicação do gradiente global de diversidade. A hipótese de espécie-energia prevê que a variação da distribuição e riqueza de espécies está correlacionada positivamente com a disponibilidade de energia (produtividade) nos sistemas (Wright, 1983; Oberdorf *et al.*, 1995).

Neste estudo a produtividade primária líquida não foi relevante para determinação dos padrões de riqueza de espécies observados (dados compilados e amostrados). Isto, muito provavelmente deve estar relacionado ao fato de que a medida de produtividade primária líquida utilizada aqui corresponde à taxa de fluxo de energia que as plantas da região de entorno do reservatório conferem ao corpo aquático. Estudos têm frequentemente utilizado esta medida para avaliar os padrões de riqueza de espécies de peixes de água doce (Guégan *et al.*, 1998; Zhao *et al.*, 2006; Beguer *et al.*, 2007), entretanto, a produtividade em termos de clorofila *a* certamente é a métrica mais adequada para avaliar a disponibilidade de energia em corpos aquáticos.

É esperado que as chuvas estejam relacionadas ao aporte de nutrientes alóctones aos reservatórios e que, pela elevação no fluxo da água e consequente intensificação dos processos de transporte, esses alcancem pontos mais internos dos reservatórios, elevando a produtividade fitoplanctônica. De fato, Ahn *et al.* (2002) relatam que as chuvas podem ser utilizadas para prever “*blooms*” iminentes de algas em reservatórios. Lee *et al.* (2010), por outro lado, associam concentrações de fósforo total e clorofila *a* com as monções em reservatório da Coreia do Sul. Assim, a precipitação pode se constituir num “*surrogate*” da produtividade primária em termos de clorofila *a*, constituindo-se, portanto, num importante descritor da riqueza de espécies de peixes de água-doce.

No que diz respeito à idade dos reservatórios, esta variável sabidamente exerce forte influência sobre a riqueza de espécies de peixes presentes nas assembleias, de modo que quanto mais recentes são esses ambientes, maior é o número de espécies registrado (Agostinho *et al.*, 2007; Agostinho *et al.* 2008). Essa tendência foi verificada neste estudo e pode ser explicada pelo fato de que com o fechamento da barragem os diferentes biótopos das adjacências (lagoas, riachos e tributários) são atingidos pelo alagamento, englobando um maior número de espécies, o que eleva a diversidade alfa (local) e gama (regional) (Agostinho

*et al.*, 2007). Com o passar do tempo espécies muito exigentes em seus requerimentos, que não encontraram no ambiente lacustre as condições para completar o ciclo de vida são eliminadas ou deslocam-se para regiões lóaticas a montante (Agostinho *et al.*, 1999; Agostinho *et al.*, 2008), diminuindo assim a riqueza de espécies em reservatórios mais velhos. A riqueza de espécies local é verdadeiramente limitada pela habilidade das espécies em colonizar os locais a partir do “pool” regional (Harrison & Cornell, 2008).

O último descritor retido para interpretação da riqueza e que contribuiu para o ajuste do parâmetro  $b$  da temperatura às predições da MTE foi o valor de  $b$  RATC. A relação entre essas variáveis mostrou que a riqueza aumenta na medida em que ocorre um aumento do tamanho do corpo e da abundância das espécies. De maneira oposta, a riqueza é baixa para baixos valores de  $b$  RATC, ou seja, quando há elevada abundância de espécies de pequeno porte, o que reflete no elevado padrão de dominância nessas assembléias.

Comumente verifica-se que o número de espécies de pequeno porte excede o número daquelas de grande porte nas assembléias (Hutchinson, 1959; May, 1988; Brown & Nicoletto, 1991; McClain, 2004). No entanto, nesse estudo, os resultados diferiram deste padrão. Os valores da variável  $b$  RATC foram mais elevados para as assembléias localizadas em baixas latitudes, nas quais a maior riqueza não esteve restrita à espécies de pequeno porte e sim àquelas de tamanho corporal intermediário. A tendência do predomínio de maior número de espécies em tamanhos intermediários foi verificada também para assembléias de insetos do território norte-americano (Siemann *et al.*, 1996).

Ficou evidente que para peixes de água doce os fatores diferenciais para que os resultados sejam condizentes com as predições da MTE foram i) a padronização do esforço amostral para a obtenção dos dados de riqueza de espécies; ii) a conformidade com a totalidade de pressupostos e, especialmente, iii) a integração de variáveis adicionais ao modelo.

Em relação ao primeiro fator, considerar a padronização do esforço amostral parece bastante apropriado para um refinamento da MTE. Ao ignorarem este fato, Allen *et al.*, 2002 lançaram mão de um modelo falho para predizer a riqueza de espécies a partir da temperatura, uma vez que o número de espécies pode ser seriamente influenciado por diferenças nas amostragens, de forma que riqueza pode ser maior (ou menor) dependendo da diferença de esforço amostral empregado e não pelo efeito de uma variável causal propriamente dita, neste caso a temperatura. A importância da padronização das amostragens ao trabalhar com dados de riqueza é relatada em vários estudos (McCabe & Gotelli, 2000; Gotelli, 2001; Gotelli &

Colwell; 2001; Fisher & Paukert, 2009). Assim, esta questão deve ter a devida atenção quando são confrontadas informações provenientes de diferentes regiões geográficas. Além disso, o fato de que dados provenientes de amostragens padronizadas não apresentaram autocorrelação positiva nos resíduos da regressão em curtas distâncias atesta a importância deste fator para a MTE.

O segundo fator, atendimento aos pressupostos, por motivos óbvios é requerido para um teste robusto da MTE. No entanto, a invariância espacial na abundância e tamanho das espécies não foi avaliada em conjunto por nenhum dos estudos anteriores que testaram a MTE, incluindo, surpreendentemente, o trabalho de Allen (2002). A tentativa mais próxima para um teste robusto da MTE atendeu o pressuposto da invariância espacial no tamanho do corpo das espécies apenas para algumas famílias de anfíbios do Novo Mundo (Cassemiro & Diniz-Filho, 2010a). Entretanto, ficou comprovado que a MTE falha em suportar evidências empíricas mesmo quando todos os pressupostos são atendidos (ver capítulo 1). Isto não significa que os pressupostos são demasiadamente ruins ou estão incorretos, mas sim que são insuficientes para assegurar precisas previsões quantitativas da MTE para a explicação dos gradientes de diversidade.

O terceiro fator implica no fato de que a temperatura, embora seja a variável mais importante para explicar a variação da riqueza de espécies, não é suficiente como explicação de toda a complexidade envolvida nos gradientes latitudinais de diversidade de plantas e animais ectotérmicos. Isto significa que outras variáveis (locais, regionais, espaciais, populacionais, entre outras) estão atuando de maneira decisiva para a determinação destes padrões, as quais podem variar sensivelmente de acordo com os grupos estudados e habitats que ocupam (aquático ou terrestre). A importância em analisar concomitantemente fatores regionais e locais para a determinação dos padrões de riqueza é bem relatada por White & Hurlbert (2010), pois os processos vigentes em ambas as escalas operam conjuntamente, sendo que um pode ter efeito mais expressivo na explicação na variação da riqueza controlando-se o efeito do outro (Freestone & Harrison, 2006).

Neste sentido, regressões parciais têm sido amplamente aplicadas em ecologia espacial para quantificar o quanto da explicação total do modelo em questão pode ser atribuído aos efeitos isolados dos preditores (Lobo *et al.*, 2002; Blamires *et al.*, 2008; Diniz-Filho *et al.*, 2009). Assim, quando a matriz de variáveis explanatórias apresenta conjuntos de hipóteses concorrentes para a determinação do padrão de interesse, é possível quantificar o poder

explicativo de cada categoria de variáveis, bem como a magnitude de redundância entre esses componentes (Rangel *et al.*, 2010).

Desta forma, esta análise possibilitou avaliar mais precisamente o efeito dos componentes locais, regionais, espaciais (conjunto de dados compilados) e populacionais (conjunto de dados amostrados) na explicação da riqueza de espécies de peixes. Para os dados compilados, o puro efeito das variáveis temperatura e precipitação obteve maior relevância para a explicação do gradiente de riqueza. Porém a elevada interação entre os componentes regional e espacial revelam que estas variáveis estão fortemente estruturadas no espaço, o que é refletido na baixa porcentagem de explicação do modelo ajustado. A elevada redundância entre as diferentes variáveis na explicação da riqueza de espécies é comumente observada em estudos envolvendo grandes escalas espaciais, nos quais a maior parte da variação não pode ser inteiramente decomposta entre os componentes analisados, sendo o efeito não compartilhado de cada conjunto de preditores, geralmente, muito baixo (Diniz-Filho *et al.*, 2009).

Para os dados amostrados, o puro efeito dos parâmetros populacionais ou compartilhados com os demais componentes foi muito baixo, indicando que a ação combinada da abundância e tamanho do corpo (*b* RATC) das espécies contribuiu pouco para a explicação da riqueza de espécies de peixes. Neste sentido, considerar essas variáveis separadamente pode ser mais adequado ao utilizar tais atributos como descritores da riqueza de espécies em análises fora do contexto MTE. O efeito único do componente regional foi bastante elevado o que implica que a temperatura foi o preditor de maior relevância para a determinação do gradiente de riqueza observado. Segundo Hawkins *et al.* (2007a, b), a temperatura não seria uma boa variável preditora da riqueza de espécies nas menores latitudes, onde há uma grande quantidade de energia disponível. Nestas regiões a disponibilidade de água seria o fator mais relevante (Hawkins *et al.*, 2007a, b), com a temperatura assumindo papel secundário. Esta afirmativa pode ser verdadeira para ambientes terrestres, porém em ambientes aquáticos a temperatura parece ocupar posição central na explicação dos gradientes de diversidade. Neste sentido, comunidades aquáticas se mostram mais adequadas para o teste da MTE, uma vez que não se encontram sob os efeitos da disponibilidade de água.

Contudo, é possível concluir que a MTE pode ser repensada de forma a considerar o controle do esforço amostral, o que evitaria a falsa interpretação de resultados, fornecendo mais credibilidade à teoria. No entanto, é importante enfatizar que o intuito deste trabalho não

é propor um novo modelo, mas salientar que variáveis podem ser incorporadas à MTE para um ajuste mais fino. Neste sentido, vários avanços metodológicos e conceituais foram realizados na MTE desde a publicação do artigo do Brown *et al.* (2004), especialmente acerca de questões relacionadas a ciclagem de global de carbono (Allen *et al.*, 2005), aos parâmetros evolutivos (Allen *et al.*, 2006), mecanismos de dispersão (Allen & Gillooly, 2006), idade das comunidades em análise e o fato de que a mescla de níveis tróficos pode ocultar gradientes de riqueza-temperatura dentro de grupos funcionais (Stegen *et al.*, 2009). Em síntese, del Rio (2008) argumenta que a MTE corresponderia basicamente à um conjunto de modelos e não à uma teoria propriamente dita, que pode ser aplicada para diferentes grupos taxonômicos e ambientes. Uma teoria deve conter premissas mais coerentes que as apresentadas pela MTE, que a torne consistente de modo que, em modelos, limitações acerca das generalidades são mais aceitáveis (del Rio, 2008). Diante disso, conclui-se que grande parte das inconsistências e falhas da MTE podem ser reduzidas se esta passar a ser visualizada dentro da Ecologia como um importante modelo ecológico e não como uma teoria.

#### REFERÊNCIAS

Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Pelicice, F.M. (2007) *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Maringá: EDUEM, 501 p.

Agostinho, A.A., Pelicice, F.M. & Gomes, L.C. (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology*, **68**, 1119 – 1132.

Ahn, C.Y., Chung, A.S & Oh, H.M. (2002) Rainfall, phycocyanin, and N:P ratios related to cyanobacterial blooms in a Korean large reservoir. *Hydrobiologia* **474**: 117–124.

Algar, A.C., Kerr, J.T. & Currie, D.J. (2007) A test of metabolic theory as the mechanism underlying broad-scale species-richness gradients. *Global Ecol. Biogeogr.*, **16**, 170–178.

Allen, A.P. & Gillooly, J.F. (2006) Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters*, **9**, 947-954.

Allen, A.P. & Gillooly, J.F. (2007) The mechanistic basis of the metabolic theory of ecology. *Oikos*, **116**, 1073-1077.

Allen, A.P., Brown, J.H. & Gillooly, J.F. (2002). Global biodiversity, biochemical kinetics and the energetic equivalence rule. *Science*, **297**, 1545–1548.

Allen, A.P., Gillooly, J.J. & Brown, J.H. (2005) Linking the global carbon cycle to individual metabolism. *Functional Ecology*, **19**, 202-213.

Allen, A.P., Gillooly, J.F., Savage, V.M. & Brown, J.H. (2006) Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 9130–9135.

Barneche, D.R., Floeter, S.R., Ceccarelli, D. M., Frensel, D.M.B, Dinslaken, D.F., Mário, H.F.S., Ferreira, C.E.L. (2009) Feeding macroecology of territorial damselfishes (Perciformes: Pomacentridae). *Marine Biology*, **156**, 289–299.

Bêche, L.A. & Statzner B. (2009) Richness gradients of stream invertebrates across the USA: taxonomy- and trait-based approaches. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 3909–3930.

Beguer, M., Beaulaton, L. & Rochard, E. (2007) Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large-scale explanatory factors. *Ecology of Freshwater Fish*, **16**, 221–237.

Blamires, D., Oliveira, G. de, Barreto, B.S. & Diniz-Filho, J.A.F. (2008) Habitat use and deconstruction of richness patterns in Cerrado birds. *Acta Oecologica*, **33**, 97-104.

Brown, J.H. & Nicoletto, P.F. (1991) Spatial scaling of species composition: Body masses of north american land mammals. *The American Naturalist*, **138**, 1478-1512.

Brown, J.H. (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.

Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2004) Multimodel inference understanding AIC And BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, **33**, 261–304.

Cassemiro, F.A.S., Barreto, B.S., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2007a) Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 820–822.

Cassemiro, F.A.S., Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B. & Bini, L.M. (2007b) Spatial autocorrelation, model selection and hypothesis testing in geographical ecology: Implications for testing metabolic theory in New World amphibians. *Neotropical Biology Conservation*, **2**, 119–126.

Cassemiro, F.A.Z. & Diniz-Filho, J.A.F. (2010 a) The cost of assuming the unknown: the debate surrounding the use of the Metabolic Theory of Ecology to explain richness. *Ecol. Lett.*

Cassemiro, F.A.Z. & Diniz-Filho, J.A.F. (2010b) Gradientes de diversidade e a teoria metabólica da ecologia. *Oecol. Aust.*, **14**, 493-506.

Castella, E., Adalsteinsson, H., Brittain, J.E., Gislason, G.M., Lehmann, A., Lencioni, V. et al. (2001) Macrobenthic invertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biology*, **46**, 1811-1831.

Currie, D.J. (1991) Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist*, **137**, 27-49.

Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J.F., Hawkins, B.A., et al. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology letters*, **7**, 1121–1134.

Cyr, H. & Walker, S.C. (2004) An illusion of mechanistic understanding. *Ecology*, **85**: 1802–1804.

Damuth, J. (1981) Population density and body size in mammals. *Nature*, **290**, 699–700.

del Rio, M.C. (2008) Metabolic theory or metabolic models? *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 256–260.

Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography*, **14**: 177–185.

Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 53–64.

Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B. & Hawkins B.A. (2004) A test of multiple hypotheses for the species richness gradient of South American owls. *Oecologia*, **140**, 633–638.

Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B, Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2007) Macroevolutionary dynamics in environmental space and the latitudinal diversity gradient in New World birds. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 43–52.

Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Rangel, T.F.L.V.B. (2008) Model selection and information theory in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 479–488.

Diniz-Filho, J.A.F., Oliveira, G. de, Lobo, F., Ferreira, G.L., Bini, L.M. & Rangel, T.F.L.V.B. (2009) Agriculture, habitat loss and spatial patterns Of human occupation in a biodiversity hotspot. *Scientia Agricola*, **66**,.764-771

Dormann, C.F. (2007) Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 129–138.

Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., *et al.* (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609–628.

Duncan, R.P., Forsyth, D.M. & Hone, J. (2007) Testing the metabolic theory of ecology: allometric scaling exponents in mammals. *Ecology*, **88**, 324–333.

Finch,. O.D., Blick. T. & Schuldt, A. (2008) Macroecological patterns of spider species richness across Europe. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2849–2868.

Fischer, J.R.& Paukert, C.P. (2009). Effects of sampling effort, assemblage similarity, and habitat heterogeneity on estimates of species richness and relative abundance of stream fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **66**, 277–290.



Freestone, A.L. & Harrison, S. (2006) Regional enrichment of local assemblages is robust to variation in local productivity, abiotic gradients, and heterogeneity. *Ecology Letters*, **9**, 95–102.

Gaston, K.J., Chown, S.L. & Evans, K.L. (2008) Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography*, **35**: 483–500.

Gotelli, N.J. (2001) Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 337–343.

Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379–391.

Griffith, D.A. & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, **87**, 2603–2613.

Guégan, J.F., Lek, S. & Oberdorff, T. (1998) Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature*, **391**, 382–384.

Harrison, S., & Cornell, H. (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, **11**, 969–979.

Hawkins, B.A. (2001) Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 470.

Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., et al. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* **84**: 3105–3117.

Hawkins, B.A., Albuquerque, F.S., Araújo, M.B., Beck, J., Bini, L.M., Cabrero-Sañudo, F.J., et al. (2007a) A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, **88**, 1877–1888.

Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Araújo, M.B., Field, R., Hortal, J., et al. (2007b) Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? *Ecology*, **88**, 1898–1902.

Hillebrand, H. (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, **163**, 192–211.

Hunt, G., Cronin, T.M. & Roy, K. (2005) Species-energy relationship in the deep sea: a test using the Quaternary fossil record. *Ecology Letters*, **8**: 739–747.

Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, **93**, 145-159.

Jetz, W. & Rahbek, C. (2001) A two-dimensional geometric constraints model explains much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 5661–5666.

Johnson, J.P. & Omland, K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 101–108.

Kaspari, M. (2004) Using the metabolic theory of ecology to predict global patterns of abundance. *Ecology*, **85**, 1800-1802.

Kerr, J.T. & Packer, L. (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, **385**, 252- 254.

Kilpatrick, A.M., Mitchell, W.A., Porter, W.P. & Currie, D.J. (2006) Testing a mechanistic explanation for the latitudinal gradient in mammalian species richness across North America. *Evolutionary Ecology Research*, **8**, 333–344.

Koehl, M.A.R. & Wolcott, B.D. (2004) Can function at the organismal level explain ecological patterns? *Ecology*, **85**, 1808–1810.

Lappalainen, J. & Soininen, J. (2006) Latitudinal gradients in niche breadth and position-regional patterns in freshwater fish, *Naturwissenschaften*, **93**, 246–250.

Leathwich, J.R., Elith, J., Francis, M.P., Hastie, T. & Taylor, P. (2006) Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Marine Ecology Progress Series*, **321**, 267–281.

Lee, J.H., Kim, J.M., Kim, D.S., Hwang, S.J. & An, K.G. (2010) Nutrients and chlorophyll-a dynamics in a temperate reservoir influenced by Asian monsoon along with in situ nutrient enrichment bioassays. *Limnology*, **11** 49-62.

Legendre, P., Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.

Legendre, P., Dale, M.R.T., Fortin, M.J., Gurevitch, J., Hohn, M. & Myers, D. (2002) The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*, **25**, 601–615.

Levin, S.A. (1992) The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, **73**, 1943-1967.

Lobo, J.M., Lumaret, J. & Jay-Robert, P. (2002) Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology and Biogeography*, **11**: 265-277.

May, R.M. (1988) How Many Species Are There on Earth? *Science*, **241**, 1441-1449.

McCabe, D.J. & Gotelli, N.J. (2000) Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream invertebrates. *Oecologia*, **124**, 270–279.

McClain, C.R. (2004) Connecting species richness, abundance and body size in deep-sea gastropods. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 327–334.

Mellin, C., Bradshaw, C.J.A., Meekan, M.G. & Caley, M.J. (2010) Environmental and spatial predictors of species richness and abundance in coral reef fishes. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 212–222.

O'Connor, M.P., Kemp, S.J., Agosta, S.J., Hansen, F., Sieg, A.E., Wallace, B.P., *et al.* (2007) Reconsidering the mechanistic basis of the metabolic theory of ecology. *Oikos*, **116**, 1058-1072.

Oberdorff, T., Guégan, J.-F. & Hugueny, B. (1995) Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography*, **18**, 345–352.

Pianka, E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, **100**, 33-46.

Qian, H. (2010) Environment–richness relationships for mammals, birds, reptiles, and amphibians at global and regional scales. *Ecological Research*, **25**, 629–637.

Qian, H., Wang, X., Wang, S. & Li, Y. (2007) Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. *Ecography*, **30**, 471-482.

Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 321–327.

Rangel, T.F.L.V.B, Diniz-Filho, J.A.F & Bini, L.M. (2010) SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, **33**, 46-50.

Richards, S.A. (2005) Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology*, **86**: 2805–2814.

Ricklefs, R.E. (1973). *Ecology*. Chiron Press, Massachusetts.

Ricklefs, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology letters*, **7**, 1–15.

Rodríguez, M.Á., Belmontes, J.A. & Hawkins, B.A. (2005) Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica*, **28**, 65–70.

Rohde, K. (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, **65**, 514–527.

Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibanez, F., Gasparini, S., Chiba, S., Legendre, L. (2009). Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**, 3053-3062.

Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

Ruggiero, A. & Kitzberger, T. (2004) Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography*, **27**, 401-416.

Siemann, E., Tilman, D. & Haarstad, J. (1996) Insect species diversity, abundance and body size relationships. *Nature*, **380**, 704-706.

Stegen, J. C., Enquist, B.J. & Ferriere, R. (2009) Advancing the metabolic theory of biodiversity. *Ecology Letters*, **12**, 1001–1015.

Sterner, R.W. (2004) A one-resource ‘‘stoichiometry’’? *Ecology*, **85**: 1813–1815.

Taplin, J.R.D. & Lovett, J.C. (2003) Can we predict centres of plant species richness and rarity from environmental variables in sub-Saharan Africa? *Botanical Journal of the Linnean Society*, **142**, 187–197.

Terribile, L.C. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009). Spatial patterns of species richness in New World coral snakes and the metabolic theory of ecology. *Acta Oecologica*, **35**, 163–173.

Thornton, K.W. (1990) Perspectives on reservoir limnology. *Reservoir limnology, ecological perspectives* (ed. by K.W. Thornton, B.L. Kimmel & F.E. Payne), pp. 1-13. Wiley, New York.

Tognelli, M.F. & Kelt, D.A. (2004) Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography*, **27**, 427-436.

van der Meer, J. (2006) Metabolic theories in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 36–140.

White, E.P. & Hurlbert, A.H. (2010) The Combined Influence of the Local Environment and Regional Enrichment on Bird Species Richness. *The American Naturalist*, **175**, 35-43.

Whitfield, J. (2004) Ecology’s big, hot idea. *PloS Biology*, **2**, e440.

Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453–470.

Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **34**, 273–309.

Wright, D.H. (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, **41**, 495-506.

Zhao, S., Fang, J., Peng, C., Tang, Z. & Piao, S. (2006) Patterns of fish species richness in China's lakes. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 386–394.

**4 ANEXO 1**

Anexo 1 – Caracterização dos reservatórios analisados neste estudo. Destaques em negrito correspondem os reservatórios cujo esforço amostral para obtenção dos exemplares foi padronizado (39 reservatórios). UF = Unidade Federativa.

Reservatórios	UF	Longitude	Latitude	Ano de Fechamento	Ano de estudo	Área (Km <sup>2</sup> )	Idade (anos)	Fonte
1-Curuá Una	PA	-54,29	-2,79	1977	1978	78	1	Vieira 2000
2-Tucuruí	PA	-49,66	-3,75	1984	1987	2400	3	Leite 1993
3-Itaparica	PE-BA	-38,32	-9,10	1988	2002	722,5	14	Barros 2004
<b>4-Lajeado</b>	TO	-48,37	-9,76	2002	2004	630	2	Neamb*
<b>5-Peixe Angical</b>	TO	-48,37	-12,23	2006	2007	318,45	1	Neamb*
6-Serra da Mesa	GO	-48,3	-13,84	1996	1997	1784	1	Caramaschi, E.P. (comunicação pessoal)
7-Barragem de Pedra	BA	-40,05	-13,88	1978	2007	101	29	Nascimento et al. 2007
<b>8-Manso</b>	MT	-55,79	-14,86	2000	2004	427	4	UEM, Nup/Furnas 2001b
9-Juramento	MG	-43,65	-16,77	1981	2003	7,6	22	Silva et al. 2006
<b>10-Corumbá</b>	GO	-48,52	-17,99	1997	2000	65	3	UEM, Nup/Furnas 2001a
11-Três Marias	MG	-45,26	-18,22	1961	2005	1050	44	FUNDEP 2006
12-Itumbiara	GO-MG	-49,12	-18,42	1980	2003	778	23	Furnas Centrais Elétricas, 2003b
13-Capim Branco	MG	-48,15	-18,79	2005	2007	18,66	2	Rego 2008
14-Nova Ponte	MG	-47,69	-19,13	1994	1994	447	0	UFMG/FUNDEP 1995
15-Volta Grande	MG-SP	-48,22	-20,03	1974	1995	221,7	21	Braga & Gomiero 1997
16-Porto Colombia	GO-MG	-48,57	-20,12	1973	2002	143	29	Furnas Centrais Elétricas, 2002c
17-Estreito	MG-SP	-47,28	-20,15	1969	2003	47	34	Santos 1999
18-Cajuru	MG	-44,75	-20,25	1959	1994	27	35	Alves 1995
19-Mal. Mascarenhas de Moraes	MG	-47,07	-20,29	1956	2002	250	46	Furnas Centrais Elétricas, 2002d
20-Marimbondo	MG-SP	-49,2	-20,3	1975	2002	438	27	Furnas Centrais Elétricas, 2002e
21-Ilha Solteira	SP-MS	-51,36	-20,38	1978	2000	1195	22	CESP, 2000a
22-Furnas	MG	-46,32	-20,66	1963	2002	1440	39	Furnas Centrais Elétricas, 2002b
23-Três Irmãos	SP	-51,22	-20,67	1993	2000	817	7	CESP 2000a
24-Jupiá	MS-SP	-51,63	-20,78	1974	2000	544	26	CESP 2000a
25-Represa São José do Rio Preto	SP	-49,35	-20,80	1956	2003	5	47	Andrade 2003
26-Nova Avanhandava	SP	-50,2	-21,12	1982	2003	210	21	Vidotto 2005
27-Monte Alegre	SP	-47,72	-21,18	1942	1989	70	47	Arcifa & Meschiatti 1993
28-Eng. José Mendes Jr (Funil)	MG	-45,15	-21,19	2002	2006	34,71	4	Souza-Hojo 2008
29-Itutinga	MG	-44,62	-21,29	1955	1990	1,64	35	Alves et al. 1998
30-Promissão	SP	-49,78	-21,3	1977	2002	530	25	Eco Con Am/Com AES Tiete 2002
31-Chapéu d'Uvas	MG	-43,53	-21,58	1995	2000	12	5	Oliveira & Lacerda 2004
32-Caconde	SP	-46,62	-21,58	1966	2002	31,12	36	Eco Con Am/Com AES Tiete 2002
33-Euclides da Cunha	SP	-46,95	-21,6	1965	2002	1,07	37	Eco Con Am/Com AES Tiete 2002
34-Limoeiro	SP	-47,01	-21,63	1966	2002	2,7	36	Eco Con Am/Com AES Tiete 2002



Reservatórios	UF	Longitude	Latitude	Ano de Fechamento	Ano de estudo	Área (Km <sup>2</sup> )	Riqueza	Fonte
35-Ibitinga	SP	-48,99	-21,76	1969	2002	113,5	33	Eco Con Am/Com AES Tiete 2002
36-Ilha dos Pombos	RJ	42,58	-21,85	1924	2005	4,1	81	Aguiar 2008
37-Bariri	SP	-48,75	-22,15	1965	2003	62,5	38	Marciano 2005
38-Lobo Broa	SP	-47,82	-22,25	1936	2003	8	67	Velludo 2007
39-Mogi Guaçu	SP	-46,85	-22,35	1995	2006	5,73	11	Gonçalves & Braga 2008
40-Paraguaçu Paulista	SP	-50,55	-22,38	1963	2003	650	40	Carvalho et al. 2005
41-Porto Primavera	SP-MS	-52,88	-22,45	1998	2001	2250	3	CESP 2001
42-Barra Bonita	SP	-48,53	-22,52	1963	2002	310	39	Eco Con Am/Com AES Tiete 2002
43-Funil	RJ	-44,57	-22,53	1969	2002	40	33	Furnas 2002a
<b>44-Taquaruçu</b>	SP-PR	-52	-22,54	1980	2000	105,5	20	Brito & Carvalho 2006
45-Santana	RJ	-43,83	-22,58	1945	2004	5,95	59	Gomes et al. 2008
<b>46-Rosana</b>	SP-PR	-52,87	-22,6	1987	2002	220	15	Nupelia/Pronex (períodos 01 e 02)**
47-Vigário	RJ	-43,88	-22,63	1945	2004	3,8	59	Gomes et al. 2008
<b>48-Capivara</b>	SP-PR	-51,34	-22,66	1975	2001	576	26	Nupelia/Pronex**
49-Lajes	RJ	-43,88	-22,7	1907	1994	30	87	Araújo & Santos 2001
50-Americana	SP	-47,28	-22,7	1949	1982	11,5	33	Arcifa et al. 1988
<b>51-Salto Grande</b>	PR	-50	-22,9	1951	2001	12	50	Nupelia/Pronex**
<b>52-Canoas 1</b>	SP-PR	-50,52	-22,94	1998	2001	30,85	3	Nupelia/Pronex**
<b>53-Canoas 2</b>	SP-PR	-50,25	-22,94	1998	2001	22,51	3	Nupelia/Pronex**
54-Cachoeira	SP	-46,3	-23,03	1972	1979	8,69	7	Castro & Arcifa 1987
<b>55-Chavantes</b>	SP-PR	-49,73	-23,13	1971	2006	400	35	Magnoni 2009
56-Atibainha	SP	-46,37	-23,17	1972	1979	22,21	7	Castro & Arcifa 1987
57-Jaguari	SP	-46,03	-23,2	1972	2000	69	28	CESP, 2000a
58-Jurumirim	SP	-49,23	-23,21	1962	1997	425	35	Carvalho & Silva 1999
59-Santa Branca	SP	-45,88	-23,38	1960	1979	27,16	19	Castro & Arcifa, 1987
60-Paraibuna	SP	-45,6	-23,41	1978	2000	206	22	CESP, 2000a
61-Ponte Nova	SP	-45,93	-23,57	1972	2001	27,6	29	Giamas et al 2004
62-Itupararanga	SP	-47,4	-23,61	1912	2000	30,7	88	Smith & Petreire 2001
63-Guarapiranga	SP	-46,72	-23,67	1906	1997	34	91	Barbieri et al. 2000
64-Billings	SP	-46,67	-23,7	1928	1993	106,6	65	Costa 1998
<b>65-Apucarantina</b>	PR	-50,9	-23,75	1957	1999	2,1	42	Luiz 2000
66-Rio Grande	SP	-46,52	-23,77	1982	1993	20,2	11	Costa 1998
67-Rio das Pedras	SP	-46,48	-23,82	1926	1993	7,9	67	Costa 1998
<b>68-Mourão</b>	PR	-52,33	-24,1	1964	2002	11,3	38	Nupelia/Pronex (períodos 01 e 02)**
<b>69-Harmonia</b>	PR	-51,42	-24,33	1942	2001	0,64	59	Nupelia/Pronex**
<b>70-Melissa</b>	PR	-53,23	-24,67	1962	2001	0,1	39	Nupelia/Pronex**

Reservatórios	UF	Longitude	Latitude	Ano de Fechamento	Ano de estudo	Área (Km <sup>2</sup> )	Riqueza	Fonte
71-Alagados	PR	-50,08	-24,83	1945	2001	13,1	56	Nupelia/Pronex**
72-Santa Maria	PR	-51,5	-25	1950	2001	0,05	51	Nupelia/Pronex**
73-Patos	PR	-50,82	-25,22	1901	1999	1,3	98	Luiz 2000
74-Iraí	PR	-49,2	-25,37	1999	2002	14,6	3	Nupelia/Pronex (períodos 01 e 02)**
75-Itaipu	PR	-54,59	-25,43	1982	1998	1350	16	Nupelia/Itaipu**
76-Piraquara	PR	-49,15	-25,45	1979	2001	3,3	22	Nupelia/Pronex**
77-Gov. Parigot de Souza	PR	-48,87	-25,47	1970	2002	16	32	Nupelia/Pronex (períodos 01 e 02)**
78-Passaúna	PR	-49,37	-25,52	1989	2001	8,3	12	Nupelia/Pronex**
79-Salto Osório	PR	-53,03	-25,53	1975	2001	62,9	26	Nupelia/Pronex**
80-Curucaca	PR	-51,8	-25,53	1982	2001	1,2	19	Nupelia/Pronex**
81-Salto Caxias	PR	-53,5	-25,55	1998	2000	144,2	2	Nupelia/Caxias**
82-UJMF	PR	-53,12	-25,58	1970	2001	0,5	31	Nupelia/Pronex**
83-Salto Santiago	PR	-52,62	-25,65	1980	2001	208	21	Nupelia/Pronex**
84-Cavernoso	PR	-53,17	-25,67	1965	2001	0,05	36	Nupelia/Pronex**
85-Guaricana	PR	-48,95	-25,73	1957	2001	0,86	44	Nupelia/Pronex**
86-Jordão	PR	-52,08	-25,75	1996	2003	1,9	7	Luiz 2006
87-Segredo	PR	-52,1	-25,78	1992	1996	84,88	4	Nupelia/Segredo**
88-Salto do Meio	PR	-48,93	-25,82	1930	2001	0,1	71	Nupelia/Pronex**
89-Vossoroca	PR	-49,05	-25,83	1949	2001	5,1	52	Nupelia/Pronex**
90-Foz do Areia	PR	-51,65	-26,08	1979	2003	165	24	Nupelia/Foz do Areia**
91-Salto do Vau	PR	-51,25	-26,08	1959	2002	0,04	43	Nupelia/Pronex (períodos 01 e 02)**
92-Quebra Queixo	SC	-52,55	-26,65	2003	2005	5,6	2	LAPAD***
93-Itá	RS	-52,38	-27,27	1999	2009	141	10	LAPAD***
94-Machadinho	SC	-51,79	-27,53	2001	2009	79	8	LAPAD***
95-Passo Fundo	RS	-52,73	-27,55	1971	2003	153	32	Neotropical Consultoria Ambiental
96-Barra Grande	SC	-51,22	-27,77	2005	2009	92	4	LAPAD***
97-Castro Alves	RS	-51,37	-29,00	2008	2009	6,6	1	LimnoBios****
98-14 de Julho	RS	-51,67	-29,01	2004	2006	2,11	2	LimnoBios****
99-Monte Claro	RS	-51,52	-29,03	2008	2009	5	1	LimnoBios****

\*Banco de dados do Núcleo de Estudos Ambientais –Neamb; \*\*Núcleo de Pesquisa em Limnologia Ictiologia e Aquicultura – Nupelia; \*\*\*Banco de dados do Laboratório de Biologia e Cultivo de Peixes de Água Doce – LAPAD;\*\*\*\*LimnoBios Consultoria em Ambientes Aquáticos/Companhia Energética do Rio das Antas.

## REFERÊNCIAS

- Aguiar, K.D. (2008). Influência de uma barragem sobre atributos ecológicos da comunidade e biologia reprodutiva de peixes do rio Paraíba do Sul, UHE Ilha dos Pombos, Rio de Janeiro, Brasil. Dissertação (Mestrado). – Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Alves, C.B.M. (1995). Influência da manipulação artificial da época de enchimento na produtividade ictiofaunística em um reservatório de médio porte – UHE-cajuru, rio Pará (MG): uma proposta de manejo. Dissertação (Mestrado). – Ecologia, Conservação e manejo de vida silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Alves, C.B.M., Godinho, A.L., Godinho, H.P. & Torquato, V.C. (1998). A ictiofauna da represa de Itutinga, Rio Grande (Minas Gerais-Brasil). *Rev. bras. de Biologia*, 58, 121-129.
- Andrade, V.X.L. (2003). Ictiofauna da Represa Municipal de São José do Rio Preto, SP, rio Preto, afluente do rio Turvo, drenagem do rio Grande: Diversidade e Reprodução. Dissertação (Mestrado). –Aquicultura, Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Jaboticabal.
- Araújo, F.G. & Santos, L.N. (2001). Distribution of fish assemblages in Lajes reservoir, Rio de Janeiro, Brazil. *Braz. J. Biol.*, 61, 563-576.
- Arcifa, M.S. & Meschiatti, A.J. (1993). Distribution and feeding ecology of fishes in a brazilian reservoir: lake Monte Alegre. *Interciência*, 18, 302-313.
- Arcifa, M.S., Froehlich, O. & Northcote, T.G. (1988). Distribution and feeding ecology of fishes in a tropical Brazilian reservoir. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 48, 301-326.
- Barbieri, G. et al. (2000). Avaliação qualitativa da comunidade de peixes da represa de Guarapiranga, São Paulo. *Bol. Tec. Inst. Pesca*, 30, 1-21.
- Barros, A.C. (2004). Evolução de fatores hidrobiológicos no reservatório de Itaparica – Rio São Francisco (1987, 1989 e 2002). Dissertação (Mestrado). – Gestão e Políticas Ambientais, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

- Braga, F.M.S. & Gomiero, L.M. (1997). Análise da pesca experimental realizada no reservatório de Volta Grande, rio Grande (MG-SP). *Boletim do Instituto de Pesca*, São Paulo, 24, 131-138.
- Britto, S.G. de C. & Carvalho, E. D. (2006). Ecological attributes of fish fauna in the Taquaruçu Reservoir, Paranapanema River (Upper Paraná, Brazil): composition and spatial distribution. *Acta Limnol. Bras.*, 18, 377-388.
- Carvalho, E. D., Vidotto, A.P., Ramos, I.P., Teixeira, R.A.S. & Neto, J.A. (2005). Diagnóstico da ocorrência e composição de espécies de peixes do balneário municipal de Paraguaçu Paulista, SP: proposta de melhoria da sustentabilidade da pesca esportiva. *Rev. Ciênc. Ext.*, 2, 24-37.
- Carvalho, E.D. & Silva, V.F.B. (1999). Aspectos ecológicos da ictiofauna e da produção pesqueira do reservatório de Jurumirim (alto do rio Parapanema, São Paulo). In: Henry, R. (Ed.). *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. Botucatu: FUNDIBIO/FAPESP, cap. 26, 769-800.
- Castro, R.M. & Arcifa, M.S. (1987). Comunidades de peixes de reservatórios no sul do Brasil. *Rev. bras. de Biologia*, 47, 493-500.
- Cesp. (2001). UHE Engenheiro Sérgio Motta, programa de monitoramento da ictiofauna e recursos pesqueiros: período 1999-2001. São Paulo, 39 p., il. (algumas color.).
- Cesp. Programa de manejo pesqueiro: plano de trabalho 2000-2001. (2000a). São Paulo, 74f., il. (algumas color.).
- Costa, M.P. (1998). A ictiofauna como indicadora da qualidade ambiental do complexo Billings, São Paulo. Dissertação (Mestrado). – Ecologia Geral, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Eco Consultoria Ambiental e Comércio/AES Tietê. (2002). Programas de gestão ambiental AES Tietê S.A.: manejo pesqueiro, monitoramento da qualidade da água e manejo da flora. Promissão, SP, 273p., il. (algumas color.) + anexos.

- Fundação de Desenvolvimento da Pesquisa da UFMG – FUNDEP. (2006). A ictiofauna do reservatório de Três Marias, Rio São Francisco, Minas Gerais. Relatório de Ictiologia (Três Marias).
- Furnas Centrais Elétricas. Estação de Hidrobiologia e Piscicultura. (2003b). Programa de estudo da ictiofauna no reservatório da UHE Itumbiara (1996-2003): relatório anual. São José da Barra, MG, 46 f., il. (algumas color.).
- Furnas Centrais Elétricas. Estação de Hidrobiologia e Piscicultura. (2002c). Programa de estudo da ictiofauna no reservatório da UHE Porto Colômbia (1998-2002): relatório anual. São José da Barra, MG, 35 f., il. (algumas color.).
- Furnas Centrais Elétricas. Estação de Hidrobiologia e Piscicultura. (2002b). Programa de estudo da ictiofauna no reservatório da UHE Furnas (1996-2002): relatório anual. São José da Barra, MG, 45 f., il. (algumas color.).
- Furnas Centrais Elétricas. Estação de Hidrobiologia e Piscicultura. (2002d). Programa de estudo da ictiofauna no reservatório da UHE Mal. Mascarenhas de Moraes (1998-2002): relatório anual. São José da Barra, MG, 33 f., il. (algumas color.).
- Furnas Centrais Elétricas. Estação de Hidrobiologia e Piscicultura. (2002e). Programa de estudo da ictiofauna no reservatório da UHE Marimbondo (1996-2002): relatório anual. São José da Barra, MG, 34 f., il. (algumas color.).
- Furnas Centrais Elétricas. Estação de Hidrobiologia e Piscicultura. (2002a). Programa de estudo da ictiofauna no reservatório da UHE Funil (2000-2002): relatório anual. São José da Barra, MG, 25 f., il. (algumas color.).
- Giamas, M.T.D., Campos, E.C., Camara, J.J.C., Junior, H.V. & Barbieri, G. (2004). A ictiofauna da represa de Ponte Nova, Salesópolis (São Paulo) - bacia do alto Tietê. *B. Inst. Pesca*, 30, 25 – 34.
- Gomes, J.H.C., Dias, A.C.I.M. & Branco, C.C. (2008). Fish assemblage composition in three reservoirs in the State of Rio de Janeiro. *Acta Limnol. Bras.*, 20, 373-380.

- Gonçalves, C.S. & Braga, F.M.S. (2008). Diversidade e ocorrência de peixes na área de influência da UHE Mogi Guaçu e lagoas marginais, bacia do alto Rio Paraná, São Paulo, Brasil. *Biota Neotrop.* 8, 103-114.
- Leite, R.A.N. (1993). Efeitos da usina hidrelétrica de Tucuruí sobre a composição da ictiofauna das pescarias experimentais de malhadeiras realizadas no baixo rio Tocantins (Pará). Dissertação (Mestrado). – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus.
- Luiz, E.A. (2000). Assembléias de Peixes de pequenos reservatórios hidrelétricos do Estado do Paraná. Dissertação (Mestrado). – Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Luiz, E.A. (2006). A influência da construção da Hidrelétrica do rio Jordão sobre a ictiofauna: Impactos e colonização. Tese (Doutorado). - Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Magnoni, A.P.V. (2009). Ecologia trófica das assembléias de peixes do reservatório de Chavantes (Médio rio Paranapanema, SP/PR). Tese (Doutorado).- Zoologia, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- Marciano, F.T. (2005). Composição, abundância e aspectos reprodutivos das espécies de peixes do reservatório Álvaro de Souza Lima (Bariri, SP) e sua relação com as características ambientais do sistema. Tese (doutorado).- Engenharia Ambiental, Universidade de São Paulo, São Carlos.
- Nascimento, C.P., Cerqueira, L., Lima, M., Jucá-Chagas, R., Oliveira, L. & Lima, L. (2007). Interação entre peixes e organismos alimento no Reservatório da Barragem da Pedra, BA. Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu, MG.
- Oliveira, J.C. & Lacerda, A.K.G. (2004). Alterações na composição e distribuição longitudinal da ictiofauna na área de influência do reservatório Chapéu d'Uvas, bacia do rio Paraíba do Sul (MG), pouco depois de sua implantação. *Rev. bras. de Zootecias*, 6, 45-60.
- Rego, A.C.L. (2008). Composição, abundância e dinâmica reprodutiva e alimentar de populações de peixes de um reservatório recém-formado (UHE- Capim Branco I/MG).

Dissertação (Mestrado). – Ecologia e Conservação dos recursos naturais, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.

Santos, G.B. (1999). Estrutura das comunidades de peixes de reservatórios do sudeste do Brasil, localizados nos Rios Grande e Paranaíba, bacia do Alto Paraná. Tese (Doutorado). – Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

Silva, A.R.M., Santos, G.B. & Ratton, T. (2006). Fish community structure of Juramento reservoir, São Francisco River basin, Minas Gerais, Brazil. *Rev. bras. De Zoologia*, 23, 832-840.

Smith, W.S. & Petrere Jr., M. (2001). Peixes em represas: o caso de Itupararanga. *Ciência Hoje*, 29, 74-77.

Souza-Hojo, D.M. (2008). Composição e alimentação da ictiofauna da área de influência da usina hidrelétrica de Funil, localizada no rio Grande, região Sul do Estado de Minas Gerais. Dissertação (Mestrado). – Aqüicultura, Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Jaboticabal.

Universidade Estadual de Maringá. Nupélia/Furnas. (2001a). Estudos ictiológicos na área de influência do AHE Corumbá: biologia e ecologia de peixes do reservatório de Corumbá – bases para manejo. Elaborado por A.A. Agostinho ...[et al.]. Maringá, 356p., il. Relatório Técnico.

Universidade Estadual de Maringá. Nupélia/Furnas. (2001b). Estudos ictiológicos na área de influência do APM Manso. Relatório Parcial 2000/2001. Elaborado por A.A. Agostinho ...[et al.]. Maringá, 110p., il. (algumas color.) Relatório Técnico.

Universidade Federal de Minas Gerais. Museu de História Natural. FUNDEP. (1995). Projeto operação de resgate da ictiofauna e monitoramento sob as condições emergentes em razão do fechamento das comportas da UHE Nova Ponte: relatório final. Belo Horizonte: FUNDEP, 39 p., il. Relatório técnico.

Velludo, M.R. (2007). Ecologia trófica da comunidade de peixes do reservatório do Lobo (Broa), Brotas-Itirapina/SP, com ênfase à introdução recente da espécie alóctone *Cicha kelberi* (Perciformes, Cichlidae). Dissertação (Mestrado). – Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

- Vidotto, A.P. (2005). Estrutura da comunidade de peixes do reservatório de Nova Avanhandava (baixo rio Tietê, SP), com ênfase na dinâmica populacional e dieta das espécies introduzidas. Dissertação (Mestrado). – Zoologia, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- Vieira, J. (2000). Frequência, constância, riqueza e similaridade da ictiofauna da bacia do rio Curuá-Una, Amazônia. *Rev. bras. de Zootecias*, 2, 51-76.



## **APÊNDICE 1**

**(Exame Geral de Qualificação – Defendido em 16 de julho de 2010)**

## Avanços do conhecimento sobre a relação entre abundância populacional e tamanho do corpo das espécies usando assembleias de peixes Neotropicais

### RESUMO

A relação entre o tamanho corporal e a abundância das espécies em diferentes assembleias tem recebido muita atenção nas últimas décadas, tornando-se um dos temas centrais em macroecologia. Esses estudos estiveram focados principalmente na comprovação ou rejeição da “Equivalence Energetic Rule” (EER), que postula que a quantidade de energia que cada espécie usa por unidade de área é independente do tamanho corporal, estando isso implícito em uma estimativa empírica de um coeficiente angular empírico de -0,75 para a relação entre os logaritmos da abundância e do tamanho do corpo. Assim, este trabalho testou as previsões da EER para assembleias de peixes de água doce em diferentes populações (trinta e um reservatórios localizados em seis bacias hidrográficas), avaliando se a relação apresenta padrões distintos considerando diferentes escalas espaciais (regional total, regional por bacia hidrográfica e local para cada reservatório). As relações entre abundância e o tamanho corporal nas escalas regionais (total e por bacia hidrográfica) apresentaram-se na forma de envelopes de restrição, exceto para a bacia do Paranapanema. Os valores das inclinações dos limites superiores direitos dos envelopes, embora negativos, foram mais íngremes que o predito pela EER, indicando que nessas assembleias espécies pequenas tendem a controlar desproporcionalmente maior quantidade de energia. Padrão inverso foi verificado para a bacia do rio Paranapanema, devido à constatação de inclinação mais rasa. Assembleias locais mostraram maior tendência em apresentar relações lineares que poligonais, padrão oposto ao registrado na literatura. Nessas assembleias foi também verificado que o tamanho confere vantagens às espécies pequenas em termos de uso de energia. Em geral, foi possível concluir que os resultados não foram compatíveis com as previsões da EER, ou seja, (i) a quantidade de energia utilizada pelas populações analisadas não é independente do tamanho corporal; (ii) que a escala espacial foi fator preponderante para determinar a forma das relações entre abundância e o tamanho do corpo e ainda, que (iii) o tamanho é um preditor extremamente fraco da abundância das espécies de peixes de água doce.

Palavras-chave: Regra da Equivalência Energética, uso de energia da população, alometria, relações poligonais.

### ABSTRACT

Relationship between body size and abundance of species in different assemblages has received much attention the last decades, becoming one of the central issues in macroecology. The focus of the studies has been restricted mainly to the confirmation or rejection of the “Energetic Equivalence Rule” (EER), which postulates that the energy use of populations is independent of body size through an empirical estimate of -0.75 for the angle of the slope generated by the relationship between the logarithms of abundance (dependent variable) and body size (independent variable). Therefore, this study tested the predictions of the EER for freshwater fish assemblages in different populations (thirty-one reservoirs located in six hydrographic basins), evaluating if the relationship shows distinct patterns by considering different spatial scales (regional total, regional by hydrographic basin and local for each reservoir). The relationships between abundance and body size in the regional scales (total and by hydrographic basin) presented constraint envelopes (except for the Paranapanema basin). The slope values of the right superior limits of the envelopes, although negatives, were steeper than the value predicted by EER, indicating that the small species assemblages tend to control disproportionately larger amount of energy. An inverse pattern was verified for the Paranapanema river basin due to the detection of less negative slope. Local assemblages showed greater tendency to present linear relationships instead of polygonal ones, an opposed pattern to that recorded in literature. It was also verified for these assemblages that size confers advantages to small species in terms of energy use. In general, the results were not compatible with the predictions of the EER, in other words, i) the amount of energy used by the analyzed populations is not independent of body size, ii) the spatial scale was a preponderant factor to determine the shape of the relationships between abundance and body size and additionally, iii) body size is an extremely weak predictor of the abundance of freshwater fish species.

Keywords: Energetic Equivalence Rule, energy use of the population, allometry, polygonal relationships.

## INTRODUÇÃO

Estudos macroecológicos buscam compreender os padrões que emergem da partição do espaço físico e dos recursos entre os organismos através da derivação de modelos empíricos envolvendo complexas variáveis biológicas e ecológicas (p.ex., tamanho do corpo, área de distribuição, abundância populacional, riqueza) de múltiplas espécies em largas escalas espaciais ao longo do tempo evolutivo (Brown & Maurer 1989; Brown 1995; Peters 1983; Blackburn & Gaston 1999; Gaston & Blackburn 2000; Krüger & McGavin 2000; Blackburn & Gaston 2001). Dentre estes padrões, a relação entre o tamanho corporal e a abundância das espécies em diferentes populações tem recebido muita atenção nas últimas décadas, tornando-se um dos temas centrais em macroecologia (Damuth 1981; 1987; Brown & Maurer 1987; Lawton 1989; Nee *et al.* 1991; Blackburn *et al.* 1993; Blackburn & Gaston 1997; Enquist, Brown & West 1998; Bini, Coelho & Diniz-Filho 2001; White *et al.* 2007), sendo que espécies menores são frequentemente encontradas no ambiente em maior número que aquelas com elevado tamanho corporal (Peters 1983; Damuth 1981; 1991; Currie 1993; Blackburn *et al.* 1993; Blackburn & Gaston 1997; Cyr, Peters & Downing 1997; Ackerman & Bellwood 2003).

Na maior parte dos casos, o foco dos estudos esteve restrito à comprovação ou rejeição da chamada “Regra de Equivalência Energética” (EER – Equivalence Energetic Rule; Damuth 1981; Nee *et al.* 1991), que postula que a quantidade de energia que cada espécie usa por unidade de área é independente do tamanho corporal, ou seja, todas as espécies da comunidade têm um consumo energético total semelhante (Damuth 1981; 1991). Isto ocorreria em decorrência de uma estimativa empírica do valor da inclinação da reta para a relação entre densidade e tamanho do corpo de -0,75 e de uma inclinação de 0,75 para a relação entre esta última variável e o requerimento metabólico individual. Assim, a combinação das duas equações alométricas resultaria em um expoente igual a zero para a relação entre o uso de energia da população e o tamanho do corpo, indicando assim que o uso energético em espécies de diferentes tamanhos é constante (Damuth 1981; 1987; 1991; Nee *et al.* 1991) e reflete uma restrição energética subjacente sobre a densidade populacional (de Bruyn, Marcogliese & Rasmussen 2002).

A EER sugere que alguma combinação de processos ecológicos e fisiológicos resulta em compensações energéticas, com recursos sendo divididos igualmente nas populações das diferentes espécies, independentemente do tamanho corporal (White *et al.* 2007). Desta maneira, a EER pode oferecer subsídios para o levantamento de novas questões acerca de

como a energia é partilhada entre as espécies dentro das assembléias, uma questão fundamental em ecologia (Pimm 1991; Brown 1995; Begon, Harper & Townsend 1996; Enquist & Nicklas 2001; Brown *et al.*, 2004).

O entendimento do papel do tamanho do corpo dos organismos na estrutura das comunidades tem sido foco de pesquisa em ecologia de comunidades desde que Hutchinson (1959) introduziu a idéia de relações de tamanho corporal entre espécies potencialmente concorrentes. Inicialmente, os estudos abordavam estas relações examinando a distribuição de frequência de tamanhos corporais de espécies em uma comunidade, fornecendo informações acerca da habilidade de espécies de tamanhos semelhantes coexistirem em comunidades (Hutchinson & MacArthur 1959; Brown & Nicoletto 1991). Esses modelos não consideram a abundância das diferentes espécies, oferecendo apenas uma visão simplista da partilha de recursos (Ernest 2005). Neste sentido, a EER forneceria informações mais precisas sobre o papel do tamanho do corpo das espécies na partição dos recursos dentro das comunidades (Gaston & Blackburn 2000), uma vez que o tamanho corporal pode ser uma variável usada para descrever os atributos dos indivíduos e comunidades (p.ex., longevidade, densidade populacional, riqueza de espécies).

Vários estudos demonstram que assembléias com espécies de pequeno porte contêm mais indivíduos por unidade de área e, geralmente, comportam mais espécies de um tamanho reduzido (Damuth 1981; 1991; Cyr, Peters & Downing 1997; Schmid, Tokeshi & Schmid-Araya 2000; Ackerman & Bellwood 2003). Outro aspecto relacionado a essas assertivas é o de que a unidade que determina a capacidade de suporte de um ambiente é função do tamanho corporal do organismo e uso de recursos (Ackerman, Bellwood & Brown 2004).

Merece destaque que várias relações bivariadas em ecologia resultam em formas poligonais (Brown & Maurer 1987; Brown 1995; Blackburn & Gaston 1998; Gaston & Blackburn 2000; de Bruyn, Marcogliese & Rasmussen 2002; Diniz-Filho 2004; Henderson & Magurran 2010), o que frequentemente tem sido verificado para a relação entre o tamanho do corpo e abundância das espécies (Brown & Maurer 1987; Lawton 1989; Cotgreave 1993; Blackburn *et al.* 1993; Scharf, Juanes & Sutherland 1998; Knouf 2002; de Bruyn, Marcogliese & Rasmussen 2002; Andrew & Hughes 2008). Este padrão normalmente é ilustrado através de diagramas de dispersão com os limites superiores e inferiores da variável resposta mudando, muitas vezes com os valores da variável independente (Scharf, Juanes & Sutherland 1998). Desta maneira, a relação entre os logaritmos do tamanho do corpo e da densidade populacional (abundância), proposta originalmente por Damuth (1981) passou a ser visualizada mais recentemente como uma linha de restrição, definida como a hipotenusa de

um envelope, dentro do qual as espécies se situam (Blackburn *et al.* 1993; Coatsgraves 1993). Apesar das recentes contribuições estatísticas demonstrando interesse na caracterização dos limites de uma variável, um consenso sobre uma metodologia adequada para quantificar os limites de diagramas de dispersão ainda não foi alcançado (Cunha, Diniz-Filho & Brandão 2003). Assim, embora a EER seja uma das mais discutidas generalizações macroecológicas, diversos artigos têm questionado sua validade, com base em diferentes aspectos teórico-metodológicos e de análise de dados empíricos (Bini, Coelho & Diniz-Filho 2001).

Peixes de água doce mostram-se adequados para comparar a relação entre tamanho do corpo e abundância populacional entre assembléias de habitats similares porque este grupo exibe ângulo de inclinação da reta gerada pela relação entre tamanho do corpo e taxa metabólica de +0,75 (Glass 1969), que correspondente ao valor exato no qual a EER foi fundamentada. Diante disso e sabendo-se da importância de se conhecer os padrões que emergem em diversas comunidades, este trabalho testou as previsões da Regra de Equivalência Energética para assembléias de peixes de água doce em diferentes populações, levando em consideração diferentes escalas espaciais. Especificamente, foi avaliado se i) a relação entre abundância e tamanho do corpo das espécies é linearmente negativa e se o coeficiente angular dessa relação se ajusta ao valor predito pela EER em escala regional e local; ii) a forma dessas relações apresenta diferentes padrões em escalas regionais e locais, verificando se existe um limite máximo para a abundância determinado pelo tamanho corporal dos organismos e, caso esse limite exista, se ele é correspondente ao esperado pela EER; iii) o tamanho do corpo é um bom preditor da abundância das espécies.

## MATERIAL E MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDO

Neste estudo foram utilizadas informações acerca das assembléias de peixes de trinta e um reservatórios localizados em seis bacias hidrográficas, todas no Estado do Paraná ou áreas limítrofes. As amostras são provenientes de treze reservatórios situados na bacia do rio Iguaçu, sete na bacia do rio Paranapanema, quatro na bacia da Serra do Mar, três na bacia do rio Tibagi e dois nas bacias dos rios Ivaí e Piquiri (Figura 1). Estes reservatórios apresentam usos múltiplos, envolvendo desde o abastecimento público e lazer até a produção de energia elétrica, finalidade esta que predomina sobre as demais. Embora todos sejam enquadrados na categoria de lagos artificiais, estes ambientes apresentam variações e características

peculiares, especialmente no que diz respeito à idade e área, morfometria e tempo de residência. A tabela 1 apresenta algumas características dos reservatórios e assembléias estudadas.

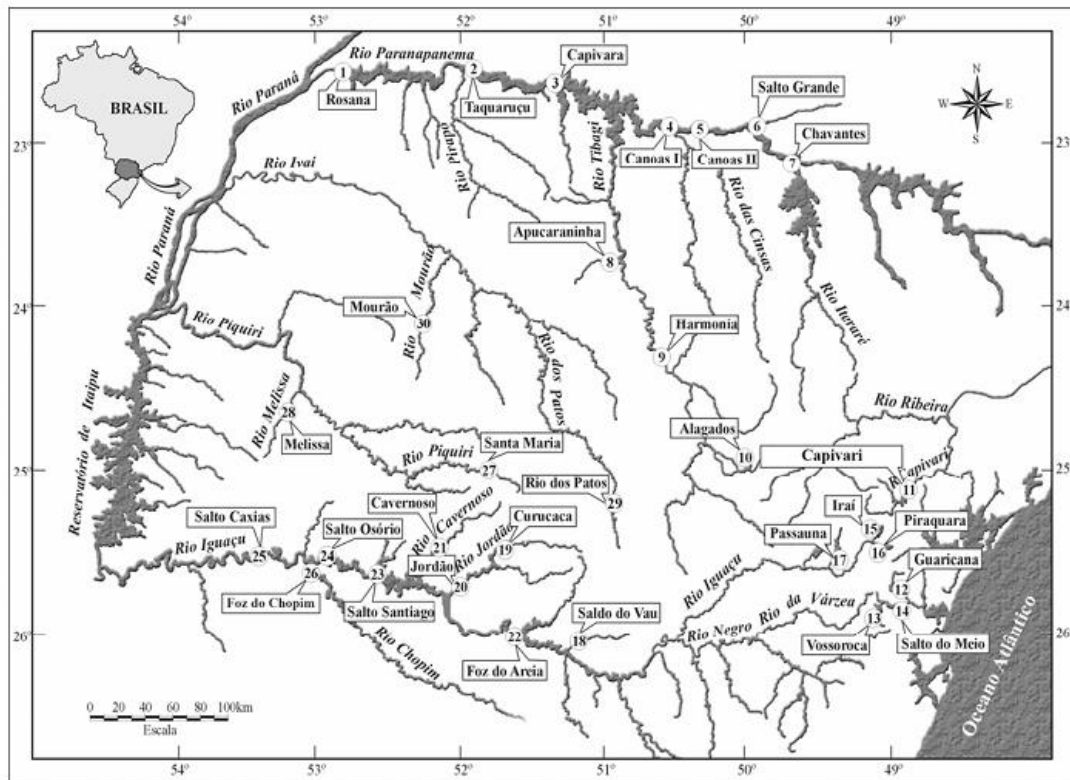


Figura 1 – Distribuição dos reservatórios estudados em suas respectivas bacias hidrográficas

Tabela 1 – Caracterização e localização dos reservatórios estudados (Julio-Junior *et al.*, 2005). As informações referentes aos dados biológicos são referentes às capturas realizadas em julho e novembro de 2001.

Reservatório	Bacia	Rio	Longitude	Latitude	Área (km <sup>2</sup> )	Ano de Fechamento	Riqueza	Número de indivíduos	Comprimento padrão médio (cm)
Cavernoso	Iguaçu	Cavernoso	-53,17	-25,67	0,05	1965	16	417	8,94
Salto Caxias	Iguaçu	Iguaçu	-53,5	-25,55	144,2	1998	20	2569	7,96
Curucaca	Iguaçu	Jordão	-51,8	-25,53	1,2	1982	14	554	9,12
Foz do Areia	Iguaçu	Iguaçu	-51,65	-26,08	165	1979	19	953	8,85
Salto Santiago	Iguaçu	Iguaçu	-52,62	-25,65	208	1980	19	1238	9,09
Iraí	Iguaçu	Iraí	-49,2	-25,37	14,6	1999	13	1071	10,36
Jordão	Iguaçu	Jordão	-52,08	-25,75	1,9	1996	16	578	9,52
Passaúna	Iguaçu	Passaúna	-49,37	-25,52	8,3	1989	9	700	9,10
Piraquara	Iguaçu	Piraquara	-49,15	-25,45	3,3	1979	6	191	12,42
Segredo	Iguaçu	Iguaçu	-52,1	-25,78	84,88	1992	22	1106	9,80
Salto Osório	Iguaçu	Iguaçu	-53,03	-25,53	62,9	1975	22	931	10,98
Salto do Vau	Iguaçu	Palmital	-51,25	-26,08	0,04	1959	8	201	7,89
UJMF	Iguaçu	Chopim	-53,12	-25,58	0,5	1970	16	438	8,56
Canoas 1	Paranapanema	Paranapanema	-50,52	-22,94	30,85	1998	30	376	17,88
Canoas 2	Paranapanema	Paranapanema	-50,25	-22,94	22,51	1998	28	246	17,58
Capivara	Paranapanema	Paranapanema	-51,34	-22,66	576	1975	25	721	11,16
Chavantes	Paranapanema	Paranapanema	-49,73	-23,13	400	1971	20	481	11,70
Rosana	Paranapanema	Paranapanema	-52,87	-22,6	220	1987	28	414	17,88
Salto Grande	Paranapanema	Paranapanema	-50	-22,9	12	1951	15	351	16,71
Taquaruçu	Paranapanema	Paranapanema	-52	-22,54	105,5	1980	29	383	18,32
Mourão	Ivaí	Mourão	-52,33	-24,1	11,3	1964	13	848	8,98
Patos	Ivaí	Patos	-50,82	-25,22	1,3	1901	9	538	8,04
Parigot Souza	Serra do Mar	Capivari	-48,87	-25,47	16	1970	10	632	9,77
Guaricana	Serra do Mar	Arraial	-48,95	-25,73	0,86	1957	8	912	7,90
Salto do Meio	Serra do Mar	Cubatão	-48,93	-25,82	0,1	1930	9	541	9,43
Vossoroça	Serra do Mar	São João	-49,05	-25,83	5,1	1949	11	815	7,55
Melissa	Piquiri	Melissa	-53,23	-24,67	0,1	1962	8	471	7,40
Santa Maria	Piquiri	Piquiri	-51,5	-25	0,05	1950	7	626	8,77
Alagados	Tibagi	Pitangui	-50,08	-24,83	13,1	1945	6	821	7,98
Apucarantina	Tibagi	Apucarantina	-50,9	-23,75	2,1	1957	4	81	11,20
Harmonia	Tibagi	Harmonia	-51,42	-24,33	0,64	1942	6	619	8,69



## DADOS BIOLÓGICOS

As assembleias de peixes foram amostradas em julho e novembro de 2001, nas zonas lacustres (Thornton, 1990) dos 31 reservatórios. Em cada amostragem foram utilizadas 11 redes de espera simples com 2 m de altura e 20 m de comprimento de diferentes malhagens (2,4; 3,0; 4,0; 5,0; 6,0; 7,0; 8,0; 10,0; 12,0; 14,0 e 16,0 cm entre nós opostos), as quais permaneceram expostas por 24 horas, com despescas nos períodos da manhã (8:00 h), tarde (16:00 h) e noite (22:00 h). Os peixes capturados foram identificados e para cada exemplar foi obtido o comprimento padrão, o qual corresponde à distância em centímetros do focinho até a última vértebra, sexo e estágio de maturação gonadal (imaturo, repouso, início de maturação, maturação, maduro, semi-esgotado, esgotado e recuperação) adaptado de Vazzoler (1996). A abundância das espécies foi obtida calculando-se os valores da captura por unidade de esforço (CPUE), sendo expressa pelo número de indivíduos por 1.000 metros quadrados de redes em 24 horas de exposição.

## RELAÇÃO ABUNDÂNCIA-TAMANHO DO CORPO

De acordo com Damuth (1981) a massa corporal e densidade ecológica (abundância atingida por uma determinada espécie dentro do hábitat que ela ocupa) para consumidores primários mamíferos mostram uma relação alométrica com coeficiente de -0,75. A partir desta constatação, a densidade de uma espécie (D) mostrou-se proporcional a  $D = C_1 M^{-0,75}$ , onde M é a massa corporal e  $C_1$  uma constante. Considerando que a requerimento metabólico basal individual (R) é expresso como  $R = C_2 M^{+0,75}$ , sendo  $C_2$  outra constante, a taxa de uso energético da população (UEP) de uma espécie em uma determinada área parece ser proporcional a  $UEP = C_1 M^{-0,75} * C_2 M^{+0,75} = C_3 M^0 = C_3$ . Em outras palavras, a quantidade de fluxo energético das populações das diferentes espécies em uma comunidade é constante ( $C_3$ ) e independente do tamanho corporal. Posteriormente, a descoberta de Damuth (1981) foi denominada Regra de Equivalência Energética (“Energetic Equivalence Rule” - Nee *et al.*, 1991).

Para o teste da EER foi utilizado o método de regressão linear OLS (“Ordinary Least Squares”) para avaliar a relação entre abundância (log) e tamanho corporal (log), a fim de constatar se a abundância populacional é função do tamanho corporal das espécies, como prediz a teoria e, assim, verificar se o valor da inclinação da reta dessa relação se ajusta ao parâmetro proposto por Damuth (1981) ( $b = -0,75$ ). Indivíduos imaturos foram desconsiderados por interferirem nas análises subestimando o tamanho médio de espécies que

atingem médio e grande porte na fase adulta. Distribuições de frequência das inclinações e dos coeficientes de determinação das relações foram utilizadas para avaliar se o maior número de observações destas variáveis é compatível com a EER (-0,75 para a inclinação), ou quão distantes estão de suas predições.

#### AVALIAÇÃO DA EXISTÊNCIA DE ENVELOPES DE RESTRIÇÃO

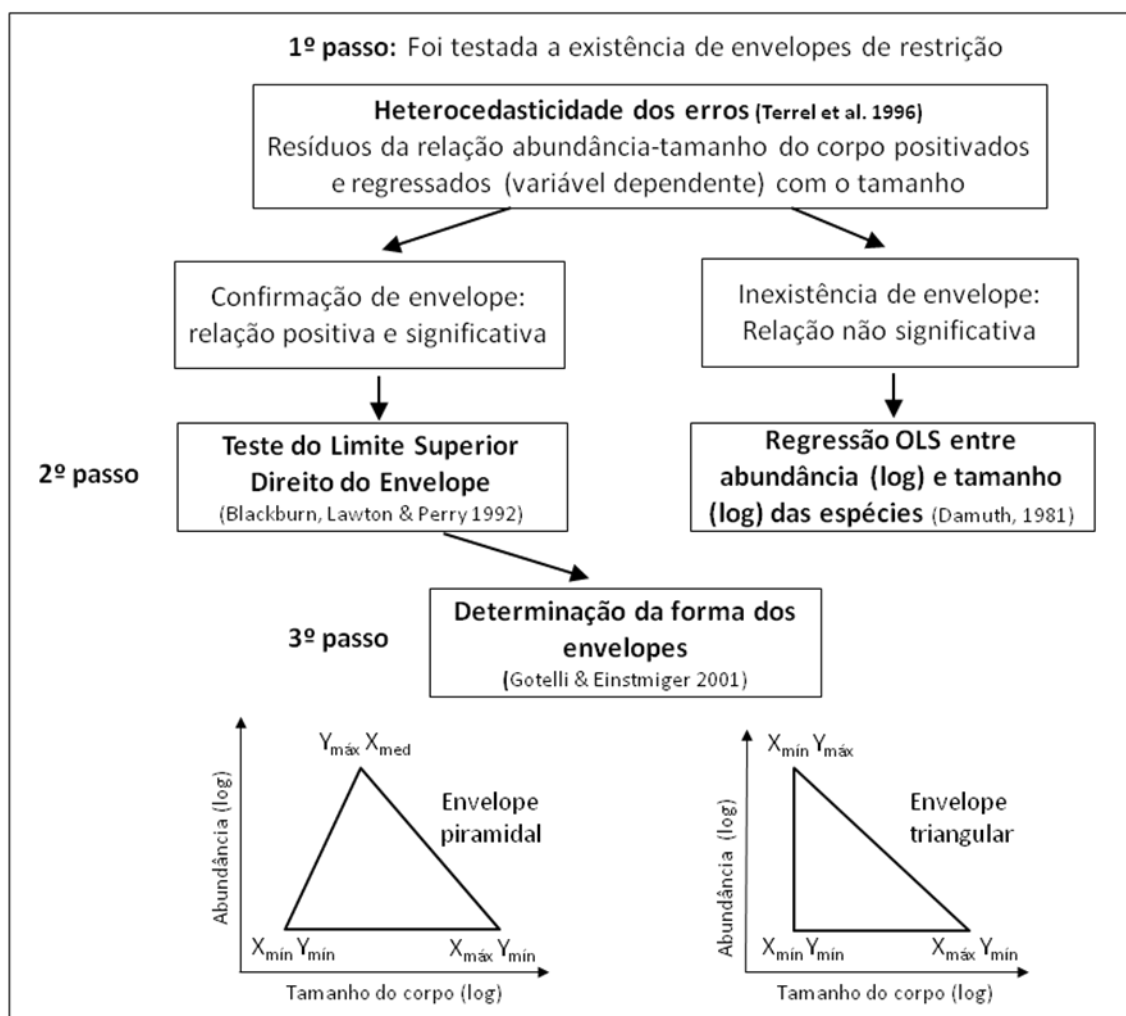
Embora a análise de diagramas de dispersão ofereça um indicativo acerca da existência de envelopes de restrição na relação entre tamanho do corpo e abundância, definir visualmente os limites dos polígonos usando os pontos extremos observados é insatisfatório porque há, geralmente, um número limitado de observações perto das bordas, muitas vezes tornando-os difíceis de detectar (Scharf, Juanes & Sutherland 1998). Assim, para a confirmação da existência de relações poligonais, cada conjunto de dados regional (total e por bacia) e local (reservatórios) foi submetido ao teste da distribuição heterocedástica dos erros (Terrell *et al.* 1996). Para tanto, resíduos gerados a partir de uma regressão linear OLS (log da abundância = variável dependente; log do tamanho do corpo = variável independente) foram positivados e regressados como variável dependente contra o tamanho do corpo das espécies (Glejser 1969, Harvey 1976). Quando a inclinação da reta gerada foi significativa e negativa, constata-se uma distribuição heterocedástica dos erros, confirmando, portanto, a existência de envelopes de restrição.

Ao constatar a presença destes polígonos, a regressão OLS não é a mais indicada para representar a relação entre as variáveis. Para lidar com esta questão Blackburn, Lawton & Perry (1992) introduziram uma técnica de regressão OLS para estimar a inclinação do limite superior dos polígonos. Esses autores consideram essa abordagem a mais adequada para estimar as inclinações dos limites das relações poligonais, sendo os parâmetros passíveis de serem comparados às predições da EER. Para as assembleias de peixes (regional e local) cujos envelopes de restrição foram confirmados, as observações foram agrupadas em um número de 5 a 10 classes de tamanho, sendo os pontos de abundância mais elevados dentro de cada classe utilizados para ajustar um modelo de regressão OLS do limite superior direito do envelope (LSDE – Blackburn, Lawton & Perry 1992). A primeira classe de tamanho foi estabelecida com base na moda registrada na distribuição de frequência do tamanho do corpo, valor a partir do qual a abundância decresce com o aumento dessa variável. Os parâmetros provenientes dessa regressão linear negativa foram então comparados às predições da EER.

## DETERMINAÇÃO DA FORMA DOS ENVELOPES DE RESTRIÇÃO

Para as assembleias cuja relação entre abundância e tamanho do corpo apresentou-se na forma de polígonos de restrição, procedimentos de aleatorização foram utilizados a fim de testar a forma do envelope, utilizando o programa Ecosim Versão 7.0 (Gotelli & Entsminger 2000). O envelope piramidal foi gerado ligando-se as coordenadas  $X_{\min}$   $Y_{\min}$ , sendo X e Y o tamanho do corpo e a abundância respectivamente, às coordenadas  $Y_{\max}$   $X_{\text{med}}$  e  $X_{\max}$   $Y_{\min}$ , sendo  $X_{\text{med}}$  o valor mediano do tamanho do corpo. O envelope triangular esquerdo foi gerado ligando-se as coordenadas  $X_{\min}$   $Y_{\min}$ ;  $X_{\min}$   $Y_{\max}$ , e  $X_{\max}$   $Y_{\min}$ . Os testes para a determinação da forma básica do envelope foram feitos com base i) na contagem do número de pontos (espécies) dentro do polígono (NPDP) e ii) na soma dos quadrados das distâncias dos pontos às extremidades do polígono (SQD). Os valores do número de pontos e da distância foram posteriormente comparados a uma distribuição nula dos valores de NEDP e SQD, obtidos após a aleatorização dos dados de tamanho do corpo e abundância. Esses testes foram efetuados com 10.000 aleatorizações, para medir o grau de aderência das espécies no espaço bivariado ao padrão inicialmente estabelecido (envelope piramidal e triangular). A determinação da forma do envelope foi baseada no menor valor de p, considerando-se os 2 testes (NEDP = p (observado  $\geq$  esperado); SQD = p (observado  $\leq$  esperado). As formas dos envelopes de restrição foram representadas graficamente. Uma sumarização da metodologia utilizada é apresentada no quadro 1.

Quadro 1 – Esquematização dos procedimentos metodológicos adotados neste estudo.



## RESULTADOS

Foram registradas 114 espécies de peixes que habitam a zona lacustre dos 31 reservatórios estudados, sendo estas representativas da ictiofauna regional total. Em nível de bacia hidrográfica, 36 espécies foram registradas nos reservatórios da bacia do rio Iguçu, 58 na do Paranapanema, 17 na bacia do rio Ivaí, 21 na bacia da Serra do Mar, 11 na do Piquiri e apenas 10 na bacia do rio Tibagi. Com relação aos padrões locais, o número de espécies variou de 4 a 30 nos reservatórios de Apucarantina (bacia do rio Tibagi) e Canoas 1 (bacia do rio Paranapanema), respectivamente (Tabela 1).

As relações entre abundância e o tamanho corporal mostram que, para toda a região avaliada (Figura 2) e para cada bacia hidrográfica (Figura 3), as variáveis estudadas não assumem relação linear negativa como descrito por Damuth (1981), apresentando, aparentemente, a forma de envelopes de restrição. De acordo com o teste da

heterocedasticidade dos erros, a existência de envelopes de restrição foi confirmada para a assembléia de peixes regional total e para cada bacia, excetuando-se a do Paranapanema, cujo intervalo de confiança do ângulo da inclinação da reta de regressão incluiu o zero, ou seja, a inclinação não é significativa ao nível de 5%, (Tabela 2A). Assim, para esta bacia, os parâmetros provenientes da regressão OLS são indicados para testar a EER. Embora a o valor da inclinação seja negativo ( $b = -0,23$ ), diferiu do predito pela EER. A capacidade do tamanho do corpo em prever a abundância das espécies foi incipiente ( $R^2 = 0,02$ ), indicando que, para a bacia do rio Paranapanema, praticamente não há relação entre essas variáveis (Tabela 2B).

Para as demais bacias, devido à confirmação dos polígonos de restrição, as predições da EER foram avaliadas pelo teste do limite superior direito do envelope (LSDE). No geral, ao empregar o teste verificou-se um aumento acentuado do  $R^2$ . Entretanto, os valores das inclinações das retas de regressão, embora negativos, foram mais íngremes que  $-0,75$ , estando, portanto, distantes das predições da EER (Tabela 2C).

Com relação à forma dos envelopes de restrição, a distribuição no espaço bivariado das espécies da assembléia regional total ajustou-se à forma piramidal assimétrica, com abundâncias máximas registradas nos comprimentos intermediários, diminuindo em direção aos menores e maiores tamanhos. De um total de 114 espécies analisadas, 110 estiveram presentes dentro do polígono definido pelo Ecosim. A chance de se obter essa mesma proporção de espécies dentro do envelope após 10.000 aleatorizações é de 98,6% (Tabela 2D). Para as bacias hidrográficas, a relação entre abundância e tamanho do corpo assumiu também forma piramidal para as assembléias das bacias do rio Iguçu, rio Ivaí e Serra do Mar. Relações triangulares, cuja abundância máxima das espécies relaciona-se negativamente com o tamanho do corpo foram verificadas para as bacias restantes. Em nenhuma das 10.000 aleatorizações o número simulado de espécies que está alocado dentro do envelope de restrição foi maior do que o observado, ou os quadrados das distâncias dos pontos aos limites do polígono simulados foram menores que o observado, indicando que a probabilidade de que as espécies estejam restritas em um envelope piramidal ou triangular apenas ao acaso é muito baixa (Tabela 2D). Entretanto, essa probabilidade é elevada para a bacia do rio Tibagi (0,30%), indicando que amostragens adicionais poderiam aumentar o número de espécies e dar mais robustez à forma encontrada, ou ainda que para essa assembléia a relação pode ser mais complexa.

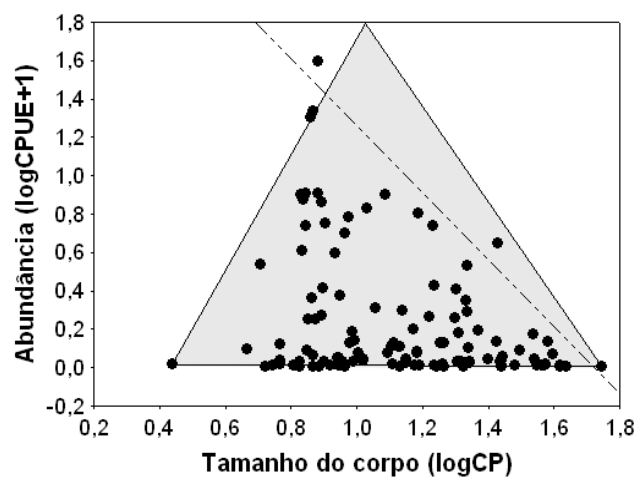


Figura 2 – Diagrama de dispersão da relação entre o logaritmo da abundância e do tamanho do corpo (comprimento padrão) para as assembléias de peixes de todos os reservatórios estudados. Figura geométrica representa a forma do polígono que melhor representa a relação. Linha tracejada corresponde ao limite superior direito testado segundo o método proposto por Blackburn, Lawton & Perry (1992).

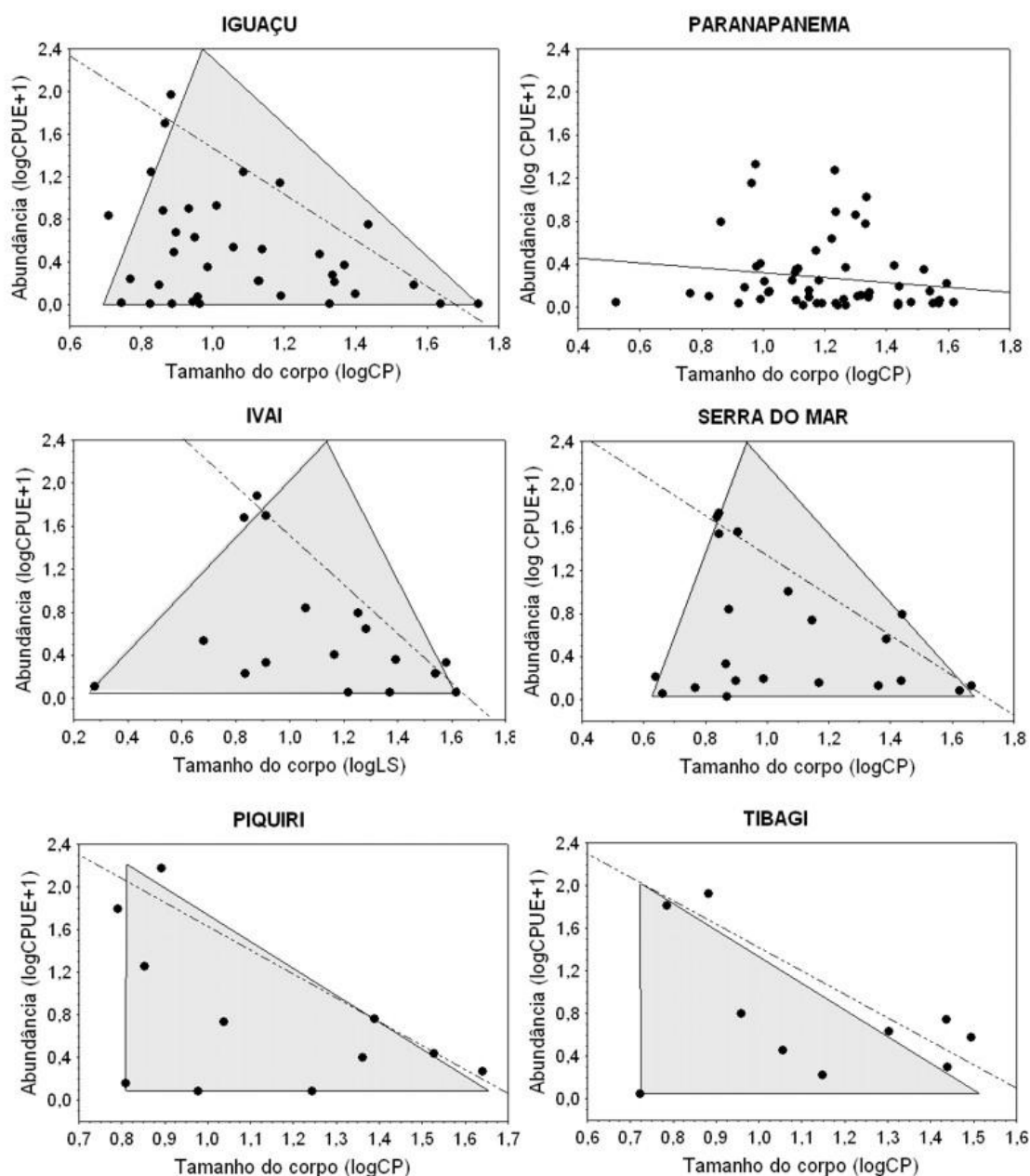


Figura 3 – Diagramas de dispersão das relações entre o logaritmo da abundância e do tamanho do corpo (comprimento padrão) para as assembléias de peixes dos reservatórios das diferentes bacias. Figuras geométricas representam a forma do polígono que melhor representa a relação. Linha tracejada corresponde ao limite superior direito testado segundo o método proposto por Blackburn, Lawton & Perry (1992).

Tabela 2 – Teste para a confirmação da existência de envelopes de restrição (heterocedasticidade dos erros, Terrell *et al.* 1996), resultados das regressões entre os logaritmos da abundância e tamanho do corpo das espécies (OLS, de acordo com Damuth 1981), teste do limite superior dos polígonos (Blackburn, Lawton & Perry 1992) e teste para determinação da forma dos envelopes (Gotelli & Einstmiger 2001) para as assembleias regionais (total e por bacia). \* Forma dos polígonos definida pelo NPDP, em que p (observado  $\geq$  esperado). \*\* Forma dos polígonos definida pela SQD, em que p (observado  $\leq$  esperado).

Assembléias	Heterocedasticidade dos erros (A)		OLS (B)			Teste do limite superior (C)			Forma dos polígonos (D)			
	p	b ( $\pm$ IC)	R <sup>2</sup>	p	b ( $\pm$ IC)	R <sup>2</sup>	p	b ( $\pm$ IC)	polígono	Obs.	Sim.	p
Regional Total	0,000	-0,42 (-0,54; -0,29)	0,10	0,000	-0,38 (-0,60; -0,16)	0,91	0,012	-1,71 (-2,71; -0,71)	$\triangle^*$	110	106	0,014
Iguaçu	0,009	-0,50 (-0,87; -0,13)	0,10	0,066	-0,59 (-1,22; 0,04)	0,80	0,000	-1,84 (-2,60; -1,08)	$\triangle^*$	32	29	0,043
Paranapanema	0,097	-0,21 (-0,46; 0,04)	0,02	0,246	-0,23 (-0,61; 0,16)	---	---	---	---	---	---	---
Ivaí	0,004	-0,65 (-1,06; -0,24)	0,09	0,24	-0,51 (-1,39; 0,38)	0,77	0,004	-2,08 (-3,20; -0,96)	$\triangle^{**}$	10	12	0,089
Serra do Mar	0,001	-0,62 (-0,95; -0,29)	0,07	0,261	-0,5 (-1,39; 0,40)	0,83	0,03	-1,71 (-3,13; -0,29)	$\triangle^{**}$	11	14	0,036
Piquiri	0,029	-0,83 (-1,55; -0,11)	0,24	0,13	-1,13 (-2,66; 0,40)	0,74	0,06	-2,05 (-4,20; 0,20)	$\triangle^{**}$	6	12	0,034
Tibagi	0,008	-1,02 (-1,69; -0,34)	0,13	0,30	-0,81 (-2,50; 0,88)	0,43	0,35	-1,69 (-7,65; 4,27)	$\triangle^{**}$	4,4	3,7	0,3



Em geral, as assembleias locais mostraram maior tendência em apresentar relações lineares entre a abundância e o tamanho do corpo das espécies das diferentes populações (Figura 4). Das 31 assembleias de peixes analisadas, apenas em oito foi confirmada a presença de envelopes de restrição (Tabela 3A). Assim, para as 23 restantes a EER foi avaliada através dos parâmetros provenientes de regressão linear OLS, de acordo com o método utilizado por Damuth (1981), sendo verificada incompatibilidade com suas predições (Tabela 3B). Dentre estas, 15 assembleias apresentaram ausência de relação entre as variáveis ( $R^2 = 0,00$ ; Iraí, Rosana, Taquaruçu) ou relação fraca, com ângulos mais rasos que o predito (Foz do Areia, Jordão, Piraquara, Segredo, Canoas 2, Mourão, Guaricana e Vossoroça) ou mesmo positivos (Canoas 1, Chavantes, Salto Grande e Apucarantina). Para as oito assembleias restantes, as relações lineares apresentaram inclinações mais íngremes que  $-0,75$  e maior poder de explicação. Apenas para uma assembleia (Curucaca) o ângulo de inclinação da reta ( $-0,76$ ) foi compatível com o valor predito pela EER, porém a relação não foi significativa.

Para a minoria das assembleias em que a presença de envelopes de restrição foi confirmada, o teste do LSDE revelou o mesmo padrão observado em escala regional total e por bacia (inclinações das retas de regressão mais negativas que  $-0,75$ ), porém com menores valores de  $R^2$  (Tabela 3C). Com relação à forma desses envelopes, foi verificado predomínio dos triangulares sobre os piramidais em escala local. No entanto, a probabilidade de que a distância dos pontos aos limites do polígono para os dados simulados seja menor que a distância para os dados observados seja apenas um efeito do acaso é alta para as assembleias dos reservatórios de Salto do Meio e Santa Maria (Tabela 3D).

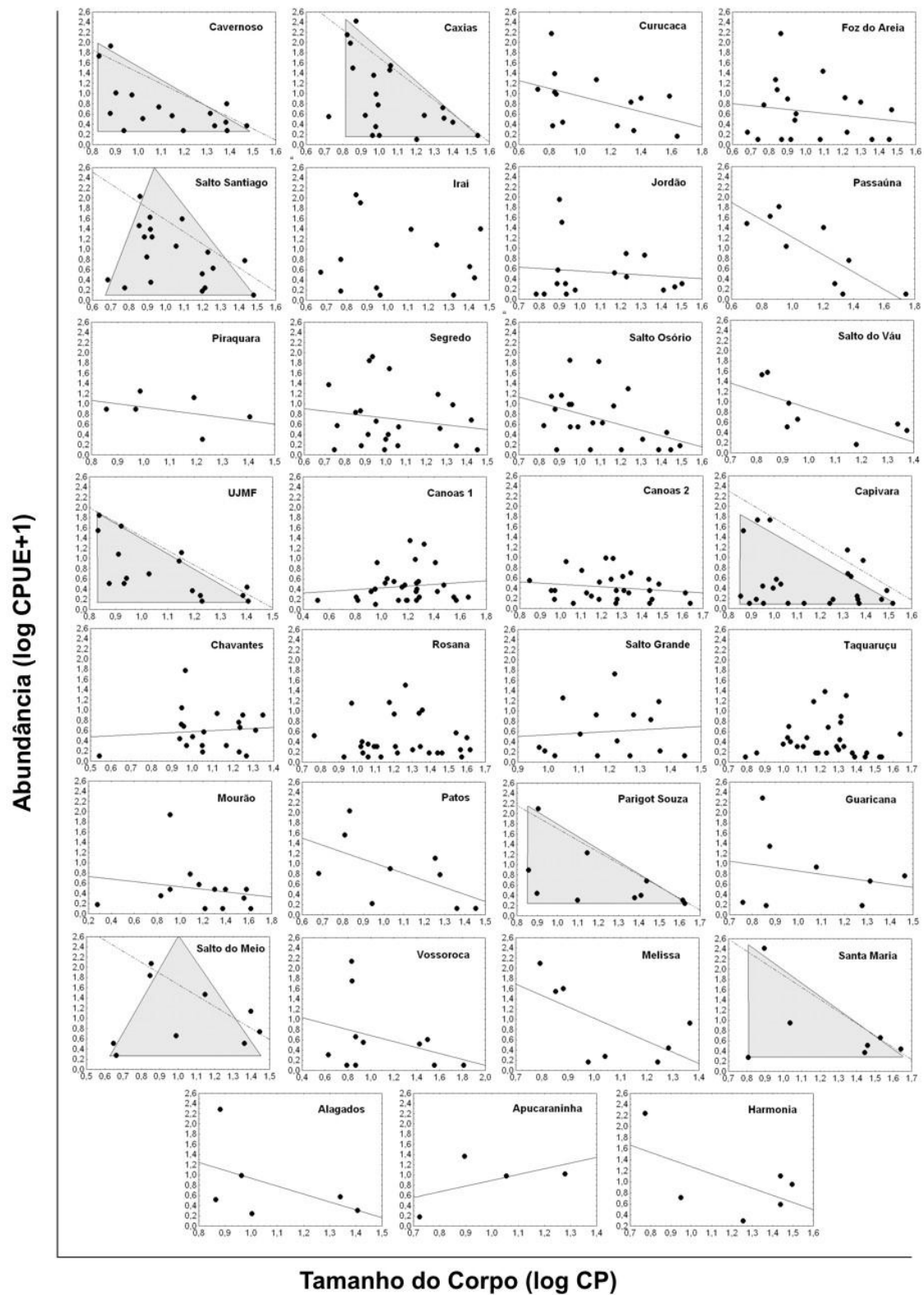


Figura 4 - Relações entre as variáveis abundância e tamanho do corpo, ambas logaritimizadas para todos os locais estudados.

Tabela 3 – Teste para a confirmação da existência de envelopes de restrição (heterocedasticidade dos erros, Terrel *et al.* 1996), resultados das regressões entre os logaritmos da abundância e tamanho do corpo (OLS, de acordo com Damuth, 1981), teste do limite superior dos envelopes (LSDE - Blackburn, Lawton & Perry 1992) e teste para determinação da forma dos envelopes (Gotelli & Einstmiger, 2001) para as assembléias regionais locais. \* Forma dos polígonos definida pelo NPDP, em que p (observado  $\geq$  esperado). \*\* Forma dos polígonos definida pela SQD, em que p (observado  $\leq$  esperado).

Assembléias	Heterocedasticidade dos erros (A)		OLS (B)			Teste do LSDE (C)			Forma dos polígonos (D)			
	p	b ( $\pm$ IC)	R <sup>2</sup>	p	b ( $\pm$ IC)	R <sup>2</sup>	p	b ( $\pm$ IC)	Polígono	Obs.	Sim.	p
Iguaçu												
Cavernoso	0,039	-0,63 (-1,22; -0,04)	0,36	0,014	-1,34 (-2,36; -0,32)	0,60	0,069	-1,85 (-3,92; 0,23)		4,8	7,4	0,016
Salto Caxias	0,001	-1,08 (-1,67; -0,49)	0,26	0,023	-1,63 (-3,01; -0,25)	0,88	0,002	-2,78 (-3,97; -1,58)		5,3	10,6	0,048
Curucaca	0,691	-0,10 (0,66; 0,45)	0,20	0,109	-0,76 (-1,71; 0,19)							
Foz do Areia	0,360	-0,29 (-0,94; 0,36)	0,03	0,506	-0,38 (-1,56; 0,80)							
Salto Santiago	0,043	-0,58 (-1,13; -0,02)	0,13	0,127	-0,94 (-2,17; 0,29)	0,66	0,049	-2,22 (-4,42; -0,02)		7,3	12,02	0,006
Irai	0,390	-0,31 (-1,06; 0,45)	0,00	0,860	-0,13 (-1,73; 1,47)							
Jordão	0,101	-0,61 (-1,36; 0,14)	0,01	0,674	-0,25 (-1,50; 1,00)							
Passaúna	0,990	0,00 (-0,45; -0,46)	0,67	0,007	-1,70 (-2,77; -0,63)							
Piraquara	0,756	0,13 (-0,98; 1,25)	0,17	0,422	-0,66 (-2,72; 1,40)							
Salto Segredo	0,383	-0,29 (-0,96; 0,38)	0,03	0,442	-0,45 (-1,66; 0,75)							
Salto Osório	0,424	-0,27 (-0,96; 0,42)	0,18	0,051	-1,09 (-2,18; 0,00)							
Salto do Vau	0,474	-0,21 (-0,87; 0,45)	0,50	0,049	-1,65 (-3,29; -0,01)							
UJMF	0,016	-0,60 (-1,07; -0,13)	0,48	0,003	-1,83 (-2,93; -0,73)	0,77	0,01	-2,62 (-4,28; -0,97)		4,53	7,15	0,03
Parapanema												
Canoas 1	0,348	0,15 (-0,16; 0,48)	0,02	0,497	0,17 (-0,34; 0,67)							
Canoas 2	0,447	-0,11 (-0,41; 0,19)	0,03	0,370	-0,24 (-0,78; 0,30)							
Capivara	0,024	-0,61 (-1,13; -0,09)	0,06	0,224	-0,59 (-1,57; 0,39)	0,28	0,218	-1,54 (-4,34; 1,27)		10,2	13,9	0,033
Chavantes	0,475	-0,24 (-0,93; 0,45)	0,01	0,691	0,21 (-0,86; 1,27)							
Rosana	0,760	-0,06(-0,48; 0,35)	0,00	0,734	-0,12(-0,81; 0,58)							
Salto Grande	0,564	0,28(-0,75; 1,32)	0,01	0,737	0,33(-1,72; 2,37)							
Taquaruçu	0,516	0,15(-0,31; 0,60)	0,00	0,934	-0,03(-0,76; 0,70)							
Ivaí												
Mourão	0,170	-0,39(-0,98; 0,20)	0,04	0,524	-0,25(-1,09; 0,59)							
Patos	0,167	-0,52 (-1,32; 0,28)	0,33	0,104	-1,38 (-3,16; 0,37)							
<b>Serra do Mar</b>												
Parigot Souza	0,009	-0,84 (-1,41; -0,28)	0,32	0,089	-1,12 (-2,46; 0,21)	0,37	0,148	-1,70 (-4,26; 0,85)		4,5	6,8	0,069
Guaricana	0,060	-1,13 (-2,32; 0,06)	0,06	0,573	-0,64 (-3,29; 2,00)							
Salto do Meio	0,036	-0,64 (-1,22; -0,06)	0,00	0,946	-0,05 (-1,89; 1,78)	0,27	0,374	-1,17 (-4,75; 2,41)		1,38	2,2	0,202
Vossoroça	0,052	-0,63 (-1,27; 0,01)	0,11	0,315	-0,58 (-1,82; 0,66)							
Piquiri												
Melissa	0,844	-0,11 (-1,46; 1,24)	0,41	0,089	-2,23 (-4,92; 0,46)							
Santa Maria	0,030	-1,18 (-2,20; -0,17)	0,22	0,292	-1,03 (-3,29; 1,22)	0,76	0,054	-2,07 (-4,22; 0,07)		5,2	6,7	0,22
Tibagi												
Alagados	0,148	-1,31 (-3,33; 0,72)	0,23	0,337	-1,54 (-5,48; 2,39)							
Apucarantina	0,397	-0,63 (-3,16; 1,90)	0,28	0,469	1,13 (-4,34; 6,60)							
Harmonia	0,072	-0,57 (-1,23; 0,08)	0,33	0,236	-1,29 (-3,87; 1,29)							

Considerando-se todos os valores das inclinações (regressão OLS para todas as espécies da assembléia quando as relações foram lineares e regressão OLS para aquelas próximas do LSDE quando as relações foram poligonais) estimadas em escalas regional (total e por bacia) e local, verificou-se que a moda do coeficiente de determinação da relação esteve restrita a valores extremamente baixos ( $R^2 < 0,08$ ), indicando que o tamanho do corpo das espécies é um preditor muito pobre da abundância de peixes de água doce em reservatórios (Figura 5A). Com relação aos ângulos de inclinação, a moda foi registrada nos valores mais íngremes que predito pela EER e a média das inclinações foi de  $-1,07$  ( $IC \pm 0,048$ ) (Figura 5B).

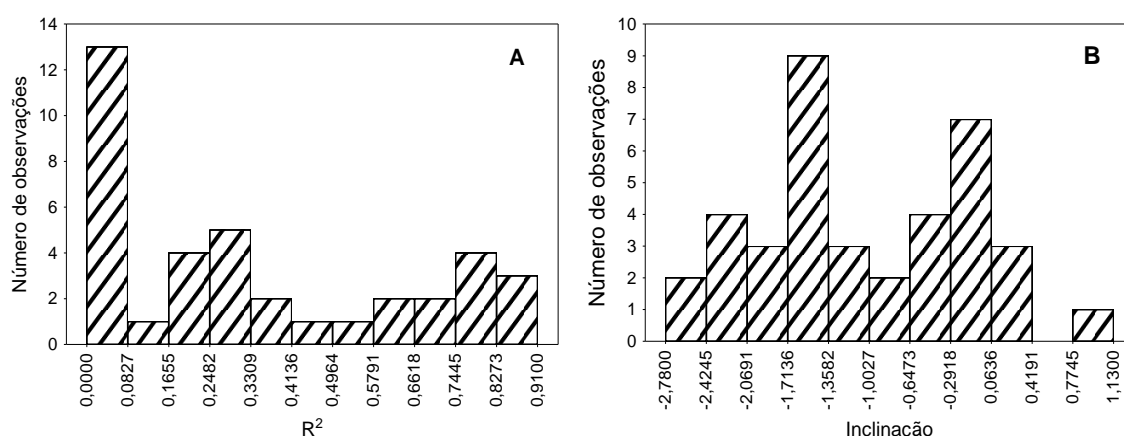


Figura 5 - Distribuição de frequência valores dos coeficientes de determinação das regressões entre abundância e tamanho do corpo (A) e dos valores de inclinação das retas (B).

## DISCUSSÃO

A relação linear e negativa entre abundância e tamanho do corpo, com uma inclinação da reta de regressão de  $-0,75$ , como predito por Damuth (1981; 1991), não se aplica às assembléias de peixes de água doce que habitam reservatórios em escala regional (total e por bacia hidrográfica). A observação de apenas uma fraca relação linear negativa para a bacia do rio Paranapanema e a constatação de que para as demais bacias as variáveis assumem o modelo de Brown & Maurer (1987), apresentando a forma de um envelope de restrição, corroboram que o tamanho do corpo é um preditor extremamente fraco da abundância do total de populações de diferentes espécies de peixes em escala regional.

De acordo com Blackburn & Gaston (1997), as formas das relações e inclinações das retas de regressão entre abundância e tamanho do corpo para diferentes grupos podem ser afetadas principalmente pela escala espacial (local e regional), origem dos dados utilizados (compilações e estudos amostrais), medida da abundância (densidade bruta e ecológica), variação do tamanho corporal (grande ou pequena extensão desta variável) e

dimensionalidade das assembléias (grupos avaliados utilizam o ambiente em duas ou três dimensões). Porém, vale destacar que o efeito destes fatores resulta da forma com que eles próprios estão relacionados à variação da escala espacial (Blackburn & Gaston 1997), ou seja, podem apresentar diferentes padrões em diferentes escalas. Esse padrão foi confirmado na análise da EER apresentada nesse estudo, comparando dados em diferentes escalas geográficas.

Com relação à influência dos fatores supracitados sobre a forma das relações, comumente observa-se que relações poligonais tendem a ser restritas a pequenas escalas espaciais, envolvendo basicamente assembléias locais, diferentemente das relações lineares negativas, que tendem a aparecer como o aumento da extensão geográfica em que o estudo é conduzido (Blackburn *et al.* 1993; Blackburn & Gaston 1997; Gaston & Blackburn 2000). Curiosamente, neste estudo, o inverso foi observado. Relações poligonais predominaram em escala regional e as lineares foram mais freqüentes em escala local, atestando que a escala espacial foi fator preponderante para determinar a forma das relações das assembléias de peixes avaliadas. A importância da escala para estabelecer a forma das relações para diferentes grupos foi também verificada em outros estudos (Blackburn *et al.* 1993; Blackburn & Gaston 1997; Passy 2008).

O principal fator que pode ter contribuído para este resultado é o tipo ou origem dos dados utilizados. No geral, relações lineares negativas são obtidas para dados compilados da literatura em escala regional e global, já as poligonais são provenientes de dados amostrados localmente (Lawton 1989; Blackburn & Gaston 1997; Gaston & Blackburn 2000; Schmid, Tokeshi & Schmid-Araya 2000; Passy 2008). Neste estudo os dados foram oriundos apenas de amostragens em campo o que pode ter contribuído para a formação de relações poligonais em escala regional.

A questão da origem dos dados utilizados nos diferentes estudos acerca da EER é largamente debatida entre os ecologistas (Loeuille & Loreau 2006) porque podem gerar diferentes resultados, os quais são interpretados subsidiando novas teorias ecológicas, que depois de formuladas são replicadas e testadas para diferentes ambientes e grupos e a partir de então, divergências começam a surgir. Isso ocorreu com a EER, que foi estruturada a partir de uma intensa compilação de dados na busca de informações acerca da abundância de espécies de mamíferos herbívoros com tamanho conhecido. Esse amplo conjunto de informações englobou populações de diferentes continentes e de áreas geográficas muito distantes em um mesmo continente (Marquet, Navarrete & Castilla 1990; Blackburn *et al.* 1993). Sendo assim, os resultados dos estudos pautados nesta metodologia para o levantamento de dados podem

ser enviesados em direção às abundâncias máximas das espécies, uma vez que há uma tendência de ecologistas realizarem estudos em nível de populações em locais onde a espécie em questão é abundante (Lawton 1989; Cotgreave 1993; Blackburn *et al.* 1993; Marquet, Navarrete & Castilla 1995).

Em contrapartida, estudos de dinâmica de populações focando espécies raras são extremamente difíceis (ou até inviáveis) de serem conduzidos, principalmente se além de rara, a espécie é pequena e, portanto, mais difícil de encontrar (Lawton 1989). Desta maneira, as compilações de dados de Damuth (1981; 1987) sobreestimaram as abundâncias mínimas por omitir informações referentes à raridade das espécies (Brown & Maurer 1987; Lawton 1989; 1991). Em contraste, dados amostrados evitam este problema por incluírem bom número de espécies raras nas amostras (Blackburn & Gaston 1997). Uma vez que neste estudo a metodologia empregada é apropriada para capturar também espécies de pequeno porte, os efeitos deste tipo de viés não devem estar presentes.

Diante disso, uma simples relação inversa entre os logaritmos da abundância e tamanho do corpo envolvendo escalas continentais e/ou globais pode se constituir em um artefato da técnica de compilação de dados (Lawton 1989). Por este motivo, os dados utilizados por Damuth (1981), provenientes de estudos que empregaram metodologias distintas para a obtenção dos exemplares (o que é compreensível, pois amostragens padronizadas se tornam impossíveis de serem realizadas em tamanha escala espacial) constituem-se num problema para modelar abundância das espécies. Este inconveniente é bastante clarificado por Arneberg & Andersen (2003) que utilizaram dois métodos de amostragem em assembléia de insetos que habitam a mesma área. Para um deles a inclinação não diferiu de -0,75, havendo compatibilidade com as predições da EER, enquanto para o outro ocorreu o inverso, com valores positivos para os ângulos das retas de regressão.

A extensão da variação do tamanho do corpo das espécies das diferentes populações também interfere na forma da relação (Lawton 1989; Blackburn & Gaston 1997; Gaston & Blackburn 2000). Esse fator é fortemente interligado aos fatores escala e origem dos dados. Relações lineares negativas (tipicamente originadas de dados compilados para grandes áreas geográficas, cujas espécies raras têm sempre elevado tamanho corporal) abrangem várias ordens de magnitude de tamanho do corpo. Em oposição, para relações poligonais, essa amplitude de variação é menor, limitada pela amostragem em escala local (Blackburn & Gaston 1997). De acordo com esta vertente, relações poligonais são reduzidas a simples segmentos de uma relação linear negativa ampla, envolvendo grande amplitude de tamanho do corpo das espécies (Ver fig. 6A; Lawton 1989; Currie 1993; Blackburn & Gaston 1997).

Seguindo este raciocínio, uma amostragem mais abrangente mudaria a força e a forma da relação? Parece que não. Há que se entender que uma relação poligonal é um padrão da comunidade e não um efeito da amostragem. Isso fica claro quando considerados os nossos resultados, os quais envolveram apenas amostragens em campo com rigorosa padronização do esforço, que quanto mais abrangentes (por bacia e para a totalidade de reservatórios) foram reveladores de relações poligonais claras e confirmadas pelo teste de heterocedasticidade dos erros. Considerando-se este fato e adicionando-se a questão da subestimativa das espécies raras de pequeno porte existente em dados compilados para grandes áreas geográficas, relações poligonais não seriam fragmentos de relações lineares negativas, mas estas assumiriam a forma de um polígono se espécies raras fossem adicionadas de alguma forma ao conjunto de dados (ver. Fig. 6B). Observe-se que, na figura 6A, que espécies raras possuem apenas elevado tamanho corporal, sendo a representação de uma comunidade ecologicamente atípica.

Os resultados revelaram que a medida da abundância e a dimensionalidade não são fatores preponderantes para determinar as formas das relações. O fato de que estudos envolvendo abundâncias brutas e assembléias constituídas por espécies que utilizam o espaço em três dimensões (como nesse estudo) apresentam, geralmente, relações na forma de envelopes de restrição (Blackburn & Gaston 1997; Gaston & Blackburn 2000) não pode, nesse caso, ser utilizado como argumento para justificar a existência das formas poligonais, uma vez que em escala local as relações, em sua maioria, foram lineares.

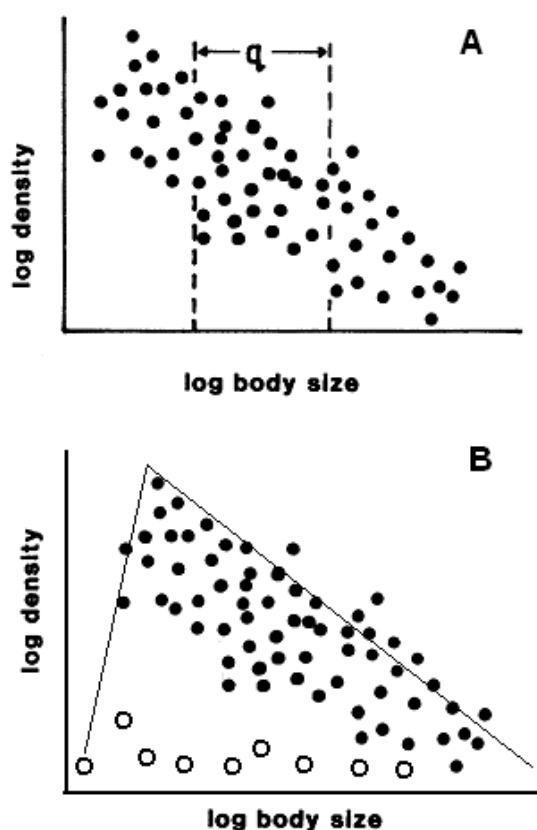


Figura 6 – A) Representação da relação linear negativa padrão entre a abundância e tamanho do corpo apresentada por Lawton (1989), sendo a letra  $q$  representativa de um fragmento dos pontos dispersos no espaço bivariado, os quais seriam correspondentes a um envelope de restrição. B) Representação da relação mostrada na figura 6A, adicionando-se espécies raras (círculos), a qual tomaria a forma de um polígono.

Os limites dos envelopes de restrição apresentam significados ecológicos relevantes, tornando imprescindível uma avaliação mais precisa destes quando polígonos estão presentes. As regiões do espaço tridimensional além dos limites dos polígonos comumente não contêm pontos porque elas representam combinações impossíveis de fatores para a sobrevivência das espécies, constituindo-se em restrições absolutas (Brown & Maurer 1987). Nesse estudo as relações entre abundância e tamanho do corpo foram complexas, assumindo formatos tanto piramidais quanto triangulares. Relações piramidais apresentam abundância máxima em tamanhos intermediários, sendo constituídas por dois limites: um cuja abundância diminui em direção aos menores tamanhos e outro cuja abundância diminui em direção aos maiores tamanhos (Brown & Maurer 1987; Cotgreave *et al.* 1993; Blackburn *et al.* 1997). Relações triangulares apresentam apenas este último limite. Assim, como este estudo está dentro do contexto da EER, o sentido está em avaliar apenas este último, a partir do qual restrições energéticas estão limitando a ocorrência das espécies.



Sendo assim, uma vez que relações poligonais estiveram presentes, as populações que se encontram próximas ao limite superior direito têm grande potencial de serem limitadas pela energia dentro da comunidade (Lawton 1989; 1991). Desta maneira, a inclinação da reta gerada pelos pontos ao longo deste limite consiste na forma mais apropriada para testar a EER (Lawton 1991; Blackburn, Lawton & Perry 1992). Mesmo aplicando-se esta metodologia (LSDE), os resultados foram discordantes das predições da EER. Os ângulos das inclinações foram mais íngremes que  $-0,75$ , indicando que peixes menores tendem a controlar desproporcionalmente maior quantidade de energia nas assembléias em escala regional. Mesmo padrão foi verificado para assembléias de peixes de ambientes lacustres de diferentes regiões do globo terrestre (Cyr, Peters & Downing 1997).

Esses resultados devem-se ao fato de que pequenos caracídeos são dominantes em todas as bacias estudadas (excetuando-se a do Paranapanema), sendo que espécies dos gêneros *Astyanax* (CP médio = 7,4 cm) presentes nas bacias do Iguaçu, Ivaí, Piquiri e Tibagi e *Deuterodon* (CP médio = 7,2 cm) presentes na bacia da Serra do Mar apresentam amplo predomínio sobre as demais. Neste caso o tamanho do corpo conferiu características vantajosas às espécies de pequeno porte, como maturação rápida, período reprodutivo prolongado, desova parcelada, elevada fecundidade e ovos pequenos (Bailly *et al.* 2005; Suzuki *et al.* 2005). Esses atributos são típicos de estrategistas oportunistas e permitem eficiente colonização de habitats perturbados em decorrência da elevada taxa intrínseca de aumento populacional (Winemiller 1995).

Vantagens conferidas aos representantes desses gêneros devido ao pequeno tamanho corporal são observadas também com relação à alimentação. De acordo com a Gerking (1994), o tamanho do alimento a ser consumido aumenta com o tamanho da abertura bucal das espécies, ou seja, aumenta com o tamanho corporal. Assim espécies dos gêneros *Astyanax* e *Deuterodon* são aptas a consumirem apenas itens pequenos, como algas, pedaços de folhas, pequenos frutos, sementes e insetos, sendo classificadas como onívoras devido aos amplos hábitos alimentares que apresentam (Aranha, Takeuti & Yoshimura 1998; Cassemiro *et al.* 2002; Vilella, Becker & Hartz 2002; Abelha *et al.* 2006; Vitule, Braga & Aranha 2008; Wolf *et al.* 2009). O predomínio de fontes autotróficas na dieta torna o conteúdo energético das espécies bastante elevado devido ao consumo direto do recurso no nível mais concentrado de energia (Dourado *et al.* 2005). Neste sentido, foi diagnosticado que espécies de peixes onívoras em reservatórios concentram maior conteúdo calórico médio que representantes de outras guildas alimentares (Dourado *et al.* 2005).

Com relação ao padrão local observado, caracterizado pelo predomínio de relações lineares, dicotomias foram encontradas com relação ao uso de energia das populações dessas assembleias. Para aquelas em que as inclinações foram mais negativas que  $-0,75$  (8 relações lineares e 8 poligonais, sendo considerados para estas os parâmetros provenientes do LSDE) as causas geradoras deste padrão são as mesmas que aquelas apontadas para escala regional. Já para as 15 assembleias restantes os ângulos foram mais rasos que o predito pela EER ou positivos, o que implica que nessas assembleias populações de espécies grandes usam em média maior quantidade de energia que populações de pequeno tamanho corporal. Condizentes com essa situação estão os estudos de Silva & Downing (1995) para mamíferos, Knouft (2002) e de Bruyn, Marcogliese & Rasmussen (2002) para peixes de água doce, Ackerman & Bellwood (2003) para assembleia de peixes marinhos, King (2010) para formigas e Blackburn *et al.* (1993) envolvendo diferentes grupos de animais. É importante destacar que dentro das assembleias que apresentaram este padrão estão incluídos 6 dos 7 reservatórios que compõem a bacia do Paranapanema, sendo que para 3 deles foram registradas relações positivas (embora não significativas). Este cenário, muito provavelmente, deve estar relacionado à presença nessas assembleias de *Plagioscium squamosissimus* (corvina), uma espécie introduzida da bacia Amazônica que obteve sucesso na colonização dos diferentes reservatórios do rio Paranapanema (Agostinho, Gomes & Pelicice 2007), figurando neste estudo entre as espécies mais abundantes nesses ambientes. Esta é uma espécie piscívora de grande porte com elevado potencial para afetar a fauna de peixes nativa devido sua voracidade no processo de predação (Santos *et al.* 1994). O desaparecimento da ictiofauna de pequeno porte em reservatórios do rio Grande e Paranapanema tem sido atribuído ao forte poder de predação exercido por *P. squamosissimus* (Agostinho, Gomes & Pelicice 2007, Hoeinghaus, Winemiller & Agostinho 2007), atestando a influência de espécies introduzidas na estruturação das comunidades de peixes. Resultado semelhante foi verificado em assembleias de serpentes da Nigéria, cuja relação entre abundância e tamanho do corpo mostrou-se positiva devido à presença de uma espécie invasora de grande porte (*Naja nigricollis*), a qual se tornou abundante nos habitats estudados após sua introdução (Luiselli *et al.* 2005).

Contudo, em geral, é esperado para comunidades aquáticas que relações entre a abundância e tamanho do corpo sejam mais íngremes que  $-0,75$  (Cyr, Peters & Downing 1997; Marquet, Navarrete & Castilla 1990; Schmid, Tokeshi & Schmid-Araya 2000; Jonsson, Cohen & Carpenter 2005). Isso pode estar associado ao fato que a extensão de variação do tamanho do corpo das espécies aquáticas tem magnitude maior quando comparadas às

espécies terrestres (White *et al.* 2007). Uma vez que em estudos de assembléias locais a extensão de variação do tamanho do corpo das espécies é tida como menor que em escala regional, esta seria uma vantagem dos estudos em ambientes aquáticos sobre os terrestres, ou seja, mesmo em escala local, seria possível obter uma extensão representativa da variação do tamanho do corpo das espécies.

Como mencionado anteriormente, o tamanho do corpo foi considerado um preditor extremamente fraco da abundância populacional das espécies de peixes das assembléias tanto em escala local quanto regional. A produtividade do corpo d'água em termos de clorofila *a* parece ser o descritor determinante da abundância de peixes em reservatórios (Gomes, Miranda & Agostinho 2002, Piana *et al.* 2005). Elevados níveis de clorofila *a* têm sido correlacionados positivamente com a biomassa de peixes, sendo que as principais vias de assimilação desta fatia de energia são o consumo direto de detritos produzidos pelo fitoplâncton e o consumo de invertebrados que se alimentam das algas ou dos detritos por elas gerados (Hoeinghaus, Winemiller & Agostinho 2008). Outro ponto a ser destacado é que em organismos ectotérmicos o aumento exponencial da taxa metabólica com o a temperatura do corpo sugere que a temperatura ambiental pode adicionalmente restringir a abundância das populações (Buckley, Gordon & Jetz 2008).

Diante do que foi exposto conclui-se que tanto para escala regional quanto local, os resultados não foram compatíveis com as predições da EER, que a escala espacial foi fator preponderante para determinar a forma da relação entre abundância e tamanho do corpo e ainda, que o tamanho do corpo interfere no uso de energia da população das assembléias analisadas. Ficou evidente que a quantidade de energia utilizada pelas populações das diferentes espécies de peixes nas assembléias avaliadas não é independente do tamanho corporal, estando a maior parte da energia concentrada nas espécies de pequeno tamanho corporal. Diferentemente do que foi postulado por Damuth (1981; 1987; 1991), o tamanho do corpo é uma variável biológica que fornece às espécies mecanismos que confere vantagens na tomada de recursos. Assim, é possível que a amplitude de variação observada para as inclinações das retas de regressão seja o resultado de diferentes quantidades de energia disponíveis a espécies de tamanhos distintos, indicando que essas assembléias não são governadas por uma única regra ecológica ou energética. Por fim, é possível concluir que a falta de ajuste da EER, pode ser devido, especialmente, ao fato de que essa teoria foi estruturada a partir de espécies que nunca irão interagir na natureza (Marquet, Navarrete & Castilla 1990; Blackburn *et al.* 1993), tornando-se, portanto, inapropriada a comparação dessas populações em termos de requerimentos energéticos e disponibilidade de energia.

## REFERÊNCIAS

- Abelha, M.C., Goulart, E., Kashiwaqui, E.A.L. & Silva, M.R. (2006) *Astyanax paranae* Eigenmann, 1914 (Characiformes: Characidae) in the Alagados Reservoir, Paraná, Brazil: diet composition and variation. *Neotropical Ichthyology*, **4**, 349-356.
- Ackerman, J.L. & Bellwood, D.R. (2003) The contribution of small individuals to density-body size relationships. *Oecologia*, **136**, 137-140.
- Ackerman, J.L., Bellwood, D.R. & Brown, J.H. (2004) The contribution of small individuals to density-body size relationships, examination of energetic equivalence in reef fishes. *Oecologia*, **139**, 568-571.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Pelicice, F.M. (2007) *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. EDUEM, Maringá, Brasil.
- Andrew, N.R. & Hughes, L. (2008) Abundance-body mass relationships among insects along a latitudinal gradient. *Austral Ecology*, **33**, 253-260.
- Aranha, J.M.R., Takeuti, D.F. & Yoshimura, T. (1998) Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of Atlantic Forest, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, **46**, 951-959.
- Arneberg, P. & Andersen, J. (2003) The energetic equivalence rule rejected because of a potentially common sampling error: evidence from carabid beetles. *Oikos*, **101**, 367-375.
- Bailly, D., Agostinho, A.A., Suzuki, H.I. & Luiz, E.A. (2005) Características reprodutivas de espécies de *Astyanax* e sucesso na colonização de reservatórios do rio Iguaçu, PR. *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*, (eds L. Rodrigues, S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & L.C. Gomes), pp 243-252. Rima, São Carlos, Brasil.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996) *Ecology, Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London.
- Bini, M., Coelho, A.S.G. & Diniz-Filho, J.A.F. (2001) Is the relationship between population density and body size consistent across independent studies? A meta-analytical approach. *Revista Brasileira de Biologia*, **61**, 1-6.

- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (1997) A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 233–249.
- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (1998) Some Methodological Issues in Macroecology. *The American Naturalist*, **151**, 68-83.
- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (1999) The relationship between animal abundance and body size, a review of the mechanisms. *Advances in Ecological Research*, **28**, 181-210.
- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2001) Linking patterns in macroecology. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 338-352.
- Blackburn, T.M., Brown, V.K., Double, B.M., Greenwood, J.J.D., Lawton, J.H. & Storki, N.E. (1993). The relationship between abundance and body size in natural animal assemblages. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 519–528.
- Blackburn, T.M., Lawton, J.H. & Perry, J.N. (1992) A method of estimating the slope of upper bounds of plots of body size and abundance in natural animal assemblages. *Oikos*, **65**, 107–112.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. (1987) Evolution of species assemblages, effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *The American Naturalist*, **130**, 1-17.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. (1989) Macroecology, the division of food and space among species on continents. *Science*, **243**, 1145-1150.
- Brown, J.H. & Nicoletto, P.F. (1991) Spatial scaling of species composition, Body masses of north american land mammals. *The American Naturalist*, **138**, 1478-1512.
- Brown, J.H. (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savege, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Buckley, L.B., Gordon, H.R. & Jetz, W. (2008) Thermal and energetic constraints on ectotherm abundance, a global test using lizards. *Ecology*, **89**, 48–55.

- Cassemiro, F.A.S., Hahn, N.S. & Fugi, R. (2002) Avaliação da dieta de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Osteichthyes, Tetragonopterinae) antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum*, **24**, 419-425.
- Cotgreave, P. (1993) The relationship between body size and population abundance in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 244–248.
- Cunha, H.F., Diniz-Filho, J.A.F. & Brandão, D. (2003) Distribuição de abundância e tamanho do corpo de invertebrados do folhicho em uma floresta de terra firme na Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **47**, 59-62.
- Currie, D.J. (1993) What shape is the relationship between body size and population density? *Oikos*, **66**, 353–358.
- Cyr, H., Peters, R.H. & Downing, J.A. (1997) Population density and community size structure, comparison of aquatic and terrestrial systems. *Oikos*, **80**, 139–149.
- Damuth, J. (1981) Population density and body size in mammals. *Nature*, **290**, 699–700.
- Damuth, J. (1987) Interspecific allometry of population density in mammals and other animals, the independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society*, **31**, 193–246.
- Damuth, J. (1991) Of size and abundance. *Nature*, **351**, 268-269.
- deBruyn, A.M.H., Marcogliese, D.J. & Rasmussen, J.B. (2002) Altered body size distributions in a large river fish community enriched by sewage. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 819-828.
- Diniz-Filho, J.A.F. (2004) Macroecology and the hierarchical expansion of evolutionary theory. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 1–5.
- Dourado, E.C.S., Benedito-Cecilio, E. & Latini, J.D. (2005) O grau de trofia do ambiente influencia a quantidade de energia dos peixes? *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*, (eds L. Rodrigues, S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & L.C. Gomes), pp 211-222. Rima, São Carlos, Brasil.

- Enquist, B.J. & Niklas, K.J. (2001) Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature*, **410**, 655-660.
- Enquist, B.J., Brown, J.H. & West, G.B. (1998) Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* **395**, 163-165.
- Ernest, S.K.M. (2005) Body size, energy use, and community structure of small mammals. *Ecology*, **86**, 1407-1413.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T. (2000) *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science.
- Glass, N.R. (1969). Discussion of calculation of power function with special reference to respiratory metabolism in fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **26**, 2643-2650.
- Glejser, H. (1969) A new test for heteroskedasticity. *Journal of the American Statistical Association*, **64**, 316-323.
- Gomes, L.C., Miranda, L.E., & Agostinho, A.A. (2002) Fishery yield relative to chlorophyll *a* in reservoirs of the upper Paraná river, Brazil. *Fisheries Research*, **55**, 335-340.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2000) Ecosim, null models software for ecology. Version 5.0. Acquired Intelligence & Kesey-Bear. <<http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>> março 2002.
- Harvey, A.C. (1976) Estimating regression models with multiplicative heteroscedasticity. *Econometrica*, **44**, 461-465.
- Henderson, P.A. & Magurran, A.E. (2010) Linking species abundance distributions in numerical abundance and biomass through simple assumptions about community structure. *Proceedings of The Royal Society Biological Sciences*, **277**, 1561-1570.
- Hoeinghaus, D.J., Winemiller, K.O. & Agostinho, A.A. (2007) Landscape - scale hydrologic characteristics differentiate patterns of carbon flow in large - river food webs. *Ecosystems* **10**, 1019-1033

- Hoeinghaus, D.J., Winemiller, K.O. & Agostinho, A.A. (2008) Hydrogeomorphology and river impoundment affect food - chain length of diverse Neotropical food webs. *Oikos*, **117**, 984-995
- Hutchinson, G.E. & MacArthur, R.H. (1959) A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *The American Naturalist*, **93**, 117-125.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93**, 145-159.
- Jonsson, T., Cohen, J.E. & Carpenter, S.R. (2005) Food webs, body size, and species abundance in ecological community description. *Advances in Ecological Research*, **36**, 1–84.
- King, J.R. (2010) Size-abundance relationships in Florida ant communities reveal how ants break the energetic equivalence rule. *Ecological Entomology*, **35**, 287–298
- Knouft, J.H. (2002) Regional analysis of body size and population density in stream fish assemblages, testing predictions of the energetic equivalence rule. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 1350–1360.
- Krüger, O. & McGavin, G.C. (2000) Macroecology of local insect communities. *Acta Oecologica*, **21**, 21-28.
- Lawton, J.H. (1989) What is the relationship between population density and body size in animals? *Oikos*, **55**, 429–434.
- Lawton, J.H. (1991) Species richness and population dynamics of animal assemblages, patterns on body size, abundance space. *Philosophical Transactions Royal Society B*, **330**, 283–291.
- Loeuille, N. & Loreau, M. (2006) Evolution of body size in food webs, does the energetic equivalence rule hold? *Ecology Letters*, **9**, 171–178
- Luiselli, L., Akani, G.C., Rugiero, L. & Politano, E. (2005) Relationships between body size, population abundance and niche characteristics in the communities of snakes from three habitats in southern Nigeria. *Journal of Zoology*, **265**, 207–213



- Marquet, P.A., Navarrete, S.A. & Castilla, J.C. (1990) Scaling population density to body size in rocky intertidal communities. *Science*, **250**, 1125-1127.
- Marquet, P.A., Navarrete, S.A. & Castilla, J.C. (1995) Body size, population density and the energetic equivalence rule. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 325-332.
- Nee, S., Read, A.F., Greenwood, J.J.D. & Harvey, P.H. (1991) The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*, **351**, 312-313.
- Passy, S.I. (2008) Species size and distribution jointly and differentially determine diatom densities in U.S. Streams. *Ecology*, **89**, 475-484.
- Peters, R.H. (1983) *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Piana, P.A., Gaspar da Luz, K.D., Pelicice, F.M., Costa, R.S., Gomes, L.C. & Agostinho. (2005) Predição e mecanismos reguladores da biomassa de peixes em reservatórios. *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*, (eds L. Rodrigues, S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & L.C. Gomes), pp 303-310. Rima, São Carlos, Brasil.
- Pimm, S.L. (1991) *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Santos, G.B., Maia-Barbosa, P.M., Vieira, F. & López, C.M. (1994) Fish and zooplankton community structure in reservoirs of southeastern Brazil, effects of the introduction of exotic predatory fish. *Ecology and human impact on lakes and reservoirs in Minas Gerais, with special reference to future development and management strategies*, (eds R.M. Pinto-Coelho, A. Giani & E. Von Sperling), pp 115-132. SEGRAC, Belo Horizonte, MG, Brasil.
- Scharf, F.S., Juanes, F. & Sutherland, M. (1998) Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams, comparison of regression techniques. *Ecology*, **79**, 448-460.
- Schmid, P.E., Tokeshi, M. & Schmid-Araya, J.M. (2000) Relation between population density and body size in stream communities. *Science*, **289**, 1557-1560.
- Silva, M. & Downing, J.A. (1995) The allometric scaling of density and body mass, a nonlinear relationship for terrestrial mammals. *The American Naturalist*, **145**, 704-727.

- Suzuki, H.I., Bulla, C.K., Agostinho, A.A. & Gomes, L.C. (2005) Estratégias reprodutivas em assembléias de peixes em reservatórios. *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*, (eds L. Rodrigues, S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & L.C. Gomes), pp 223-242. Rima, São Carlos, Brasil.
- Terrell, J.W., Cade, B.S., Carpenter, J. & Thompson, J.M. (1996) Modeling stream fish habitat limitations from wedge-shaped patterns of variation in standing stock. *Transactions of the American Fisheries Society*, **125**, 104-117.
- Thornton, K.W. (1990) Perspectives on reservoir limnology. *Reservoir limnology, ecological perspectives*, (eds K.W. Thornton, B.L. Kimmel & F.E. Payne), pp 1-13. J. Wiley, New York, USA.
- Vazzoler, A.E.A. de M. (1996) *Biologia da reprodução de peixes teleósteos, teoria e prática*. EDUEM, Maringá; São Paulo, SBI.
- Vilella, F.S., Becker, F.G. & Hartz, S.M. (2002) Diet of *Astyanax* species (Teleostei, Characidae) in an Atlantic Forest River in Southern Brazil. *Brazilian archives of biology and technology*, **45**, 223-232.
- Vitule, J.R.S., Braga, M.R. & Aranha, J.M.R. (2008) Ontogenetic, spatial and temporal variations in the feeding ecology of *Deuterodon langei* Travassos, 1957 (Teleostei, Characidae) in a Neotropical stream from the Atlantic rainforest, southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **6**, 211-222.
- White, E.P., Ernest, S.K.M., Kerkhoff, A.J. & Enquist, B.J. (2007) Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends ecology e evolutions*, **22**, 323-330.
- Winemiller, K.O. (1995) Fish ecology. *Encyclopedia of environmental biology*, (eds W.A. Nierenberg), pp 49-55. Academic Press, New York, USA.
- Wolff, L.L., Abilhoa, V., Rios, F.S. & Donatti, L. (2009) Spatial, seasonal and ontogenetic variation in the diet of *Astyanax* aff. *fasciatus* (Ostariophysi, Characidae) in an Atlantic Forest river, Southern Brazil *Neotropical Ichthyology*, **7**, 257-266.