

## GRADIENTES DE DIVERSIDADE E A TEORIA METABÓLICA DA ECOLOGIA

*Fernanda A.S. Cassemiro*<sup>1\*</sup> & *José Alexandre Felizola Diniz-Filho*<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universidade Federal de Goiás (UFG), Departamento de Biologia Geral, Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese, Campus Samambaia, Goiânia, GO, Brasil. CEP: 74001-970.

E-mails: fernandacassemiro@gmail.com, jafdinizfilho@gmail.com

### RESUMO

Há um contínuo debate na literatura ecológica sobre os mecanismos que determinam os padrões espaciais da riqueza de espécies. Uma das tentativas de encontrar explicações para esses padrões é a Teoria Metabólica da Ecologia (MTE – *Metabolic Theory of Ecology*). A MTE assume que os padrões de distribuição de espécies estão relacionados à temperatura e que esta interfere no metabolismo dos indivíduos. Neste trabalho, mostraremos que, embora controversa em vários aspectos, a MTE difere das demais hipóteses desenvolvidas para explicar os gradientes de riqueza por fazer previsões precisas em relação aos padrões de riqueza de espécies em ampla escala e propõe que uma variável ambiental influencia primariamente esses padrões (temperatura). Essas previsões tornam a teoria testável e falseável, o que tem tornado a MTE alvo de constantes debates na ecologia nos últimos anos. Desta forma, neste artigo analisaremos a repercussão da MTE na literatura científica através de análises cientométricas, descreveremos os princípios básicos dessa teoria e apontaremos suas principais vantagens e falhas ao tentar explicar os padrões latitudinais de riqueza de espécies. Apesar da MTE muito citada nos principais periódicos sobre ecologia, ela não se aplica à maioria dos processos ecológicos, pois não leva em consideração fatores fundamentais que, geralmente, regem os padrões de diversidade.

**Palavras-chave:** Riqueza de espécies; cientometria; gradiente de temperatura; taxa metabólica; macroecologia.

### ABSTRACT

**DIVERSITY GRADIENTS AND THE METABOLIC THEORY OF ECOLOGY.** There is an ongoing debate about the mechanisms involved in the origin and maintenance of geographical patterns in species richness. An attempt to explain these patterns is the Metabolic Theory of Ecology (MTE) was proposed. The MTE assumes that species richness patterns are related to environmental temperature, which influences on individual metabolism. In this paper, we show that although controversial in some aspects, the MTE differs from other theories by making precise predictions about species richness patterns in large spatial scale and proposing that an environmental variable (temperature) influences these patterns. These predictions make the theory testable and falsifiable, which has caused a considerable debate in Ecology in the last years. Thus, here we analyze the MTE impact on the scientific literature, via a scientometric analyses, as well as describing the basic principles of this theory and point out their main advantages and disadvantages. Although MTE has being highly cited by main ecology journals, it does not apply to most of ecological processes, because it does not consider fundamental features that, in general, drive the diversity patterns.

**Keywords:** Species richness; scientometry; temperature gradients; metabolic rate; macroecology.

### RESUMEN

**GRADIENTES DE DIVERSIDAD Y TEORÍA METABÓLICA DE LA ECOLOGÍA.** Existe un debate continuo en la literatura ecológica sobre los mecanismos que determinan los patrones espaciales de la riqueza de especies. Una de las tentativas de encontrar explicaciones para estos patrones es la Teoría Metabólica de

la Ecología, (MTE – Metabolic Theory of Ecology). La MTE asume que los patrones de distribución de las especies están relacionados con la temperatura y que ésta interfiere en el metabolismo de los individuos. En este trabajo, mostraremos que a pesar de generar controversia en varios aspectos, la MTE difiere de las demás hipótesis desarrolladas para explicar los gradientes de riqueza por hacer predicciones precisas en relación a los patrones de riqueza de especies a gran escala y proponer que una variable ambiental principal (la temperatura) influye en esos patrones. Estas predicciones hacen que la teoría sea susceptible de ser verificada o rechazada, lo cual ha hecho que la MTE sea objeto de debates constantes en la ecología en los últimos años. De esta forma, en este artículo analizaremos la repercusión de la MTE en la literatura científica a través de análisis cuantitativos, describiremos los principios básicos de esta teoría y mostraremos sus principales ventajas y fallas al tratar de explicar los patrones latitudinales de riqueza de especies. A pesar de que la MTE es ampliamente citada en las principales revistas sobre ecología, no se aplica a la mayoría de procesos ecológicos, pues no considera factores fundamentales que generalmente rigen los patrones de diversidad.

**Palabras claves:** Riqueza de especies; cuantimetría; gradiente de temperatura; tasa metabólica; macroecología.

## INTRODUÇÃO

Há um contínuo debate na literatura ecológica sobre os mecanismos que determinam os padrões espaciais da riqueza de espécies (Rohde 1992, Rosenzweig 1995, Gaston 2000, Hawkins *et al.* 2003, Willig *et al.* 2003, Mittelbach *et al.* 2007, Whittaker *et al.* 2007). O aumento no número de espécies dos pólos ao Equador é um padrão bem conhecido, e vários mecanismos têm sido propostos para explicá-lo. Entretanto, apesar de cerca de dois séculos de trabalho (Hawkins 2001), ainda há poucas explicações aceitas de forma consensual e as causas que geram esses padrões continuam incertas.

Em decorrência do intenso acúmulo de dados e avanços metodológicos sobre os padrões de diversidade realizados nas últimas décadas, muitas hipóteses têm surgido para explicar as origens e manutenção desses padrões (p.ex., Rohde 1992, Rosenzweig 1995, Gaston 2000, Hawkins *et al.* 2003, Willig *et al.* 2003, Mittelbach *et al.* 2007, Whittaker *et al.* 2007). Muitas dessas hipóteses falham por basearem-se em pressupostos lógicos questionáveis, por circularidade de raciocínio ou por ruptura com as evidências empíricas (Rohde 1992). Certamente, a complexidade desses padrões está ligada a fatores de causalidade múltipla, colinearidade entre as variáveis e eventos históricos difíceis de serem medidos e testados. De acordo com Ricklefs (1973), o padrão latitudinal geral no número de espécies deve estar relacionado a algum fator climático, ou a combinação de fatores, que mudam de forma consistente com a latitude. Vários fatores poderiam

servir como candidatos adequados: temperatura média, precipitação anual, estacionalidade, para dizer alguns, mas ecólogos têm falhado em encontrar um elo convincente entre a diversidade dos organismos (relacionados aos processos metabólicos) e característica do ambiente físico. Além disso, é preciso considerar os componentes históricos e evolutivos envolvidos na origem e manutenção desses padrões latitudinais.

A busca por uma teoria unificada que considere várias características na estrutura e funcionamento de sistemas ecológicos proporcionaria um grande avanço para a ecologia (Duncan *et al.* 2007). Nesse sentido, muito se tem feito para explicar os gradientes latitudinais de diversidade e, em uma redução significativa do número de hipóteses realizada recentemente, costuma-se pensar em cinco grupos de hipóteses tidas como as “mais aceitáveis”: clima, tempo evolutivo, heterogeneidade de habitats, disponibilidade de área e as restrições geométricas (Jetz & Rahbek 2001, Whittaker *et al.* 2001, Willig *et al.* 2003). No entanto, dentre essas, o clima tem se mostrado consistentemente um dos mais fortes preditores da riqueza de espécies em ampla escala espacial (Hawkins *et al.* 2003). Acredita-se que o clima (tendo temperatura como a variável mais expressiva) tem influência direta ou indireta sobre a distribuição geográfica das espécies, independentemente de processos de longa duração, como especiação e extinção em escala regional.

Baseando-se na premissa acima, Brown *et al.* (2004) propuseram a “Teoria Metabólica da Ecologia” (MTE - *Metabolic Theory of Ecology*) na tentativa

de explicar muitos padrões ecológicos, incluindo os gradientes de riqueza de espécies. A MTE assume que os padrões de distribuição podem ser relacionados à temperatura, que interfere no metabolismo dos indivíduos (Allen *et al.* 2002). Assim sendo, a estrutura e a dinâmica de comunidades seriam inextricavelmente ligadas ao metabolismo individual (Allen & Gillooly 2007), ou seja, as interações entre organismos seriam restringidas pela taxa metabólica.

Neste trabalho, mostraremos que, embora controversa em vários aspectos (p.ex., Cyr & Walker 2004, Koehl & Wolcott 2004, Sterner 2004, Whitfield 2004, Muller-Landau *et al.* 2006a, b, van der Meer 2006, Cassemiro *et al.* 2007a, b, Duncan *et al.* 2007, del Rio 2008), a Teoria Metabólica da Ecologia difere das demais hipóteses desenvolvidas para explicar os gradientes de riqueza por fazer previsões precisas em relação aos padrões de riqueza de espécies em ampla escala e propõe que a temperatura ambiental influencia primariamente esses padrões atuando no nível individual ou populacional. Essas previsões tornam a teoria testável e falseável, o que tem tornado a MTE alvo de constantes debates na ecologia nos últimos anos. Desta forma, neste artigo analisaremos o impacto da MTE na literatura científica através de análises cienciométricas, descreveremos os princípios básicos dessa teoria e apontaremos suas principais vantagens e falhas ao tentar explicar os padrões latitudinais de riqueza de espécies.

## PRINCÍPIOS BÁSICOS DA TEORIA METABÓLICA DA ECOLOGIA

Com base em alguns estudos sobre padrões de distribuição espacial de riqueza de espécies (Hawkins 2001, Rosenzweig 1995) é possível assumir que a temperatura interfere no metabolismo das espécies, pelo menos em nível celular e que, por sua vez, influencia os padrões de distribuição (Allen *et al.* 2002). Neste caso, mecanismos metabólicos podem ser de grande utilidade em várias questões centrais na ecologia de populações e comunidades, tais como a regulação populacional, padrões de coexistência e os padrões de diversidade e abundância relativa das espécies (Brown *et al.* 2004).

A Teoria Metabólica da Ecologia, sintetizada por Brown *et al.* (2004) surgiu somente na última década com o objetivo de explicar uma variedade

de padrões macroecológicos, incluindo gradientes de diversidade, ligando processos ecológicos e evolutivos às taxas metabólicas de organismos ectotérmicos (Allen *et al.* 2002, Brown *et al.* 2004). Em geral, a riqueza de espécies segue um padrão, aumentando em direção ao Equador e diminuindo em direção aos pólos. Porém a maioria das explicações sobre esse padrão é fenomenológica (O'Connor *et al.* 2007), ou seja, origina-se de correlações estatísticas cuja significância é baseada em testes triviais de hipóteses nulas, onde não há relação entre a riqueza de espécies e a variável “causal” hipotetizada. A recente derivação axiomática da MTE fornece uma notável exceção: baseada na cinética bioquímica do metabolismo, a MTE apresenta uma previsão quantitativa precisa de como a riqueza de espécies deve variar com a temperatura ambiental (ver abaixo). Essa hipótese metabólica foi proposta por Allen *et al.* (2002) e é uma das hipóteses que compõe a Teoria Metabólica da Ecologia.

A principal equação da MTE tem dois componentes (del Rio 2008): um alométrico, que relaciona o metabolismo com a massa corporal e um termodinâmico, que estabelece a relação entre metabolismo e temperatura (Quadro 1). Proponentes da MTE afirmam que esses dois componentes são interligados, embora se argumente que essa ligação seja muito tênue (O'Connor *et al.* 2007). Neste trabalho, enfatizamos o componente termodinâmico da MTE, ou seja, a hipótese metabólica, mais especificamente o modelo no qual os padrões de riqueza de espécies em amplas escalas espaciais resultariam da dependência das taxas metabólicas individuais em relação à temperatura (Allen *et al.* 2002). A hipótese metabólica é baseada no primeiro princípio da termodinâmica e na cinética bioquímica em nível celular. Essa hipótese utiliza o pressuposto de equivalência energética (veja Damuth 1987) em uma assembléia local de organismos ectotérmicos por incluir os efeitos da temperatura sobre o metabolismo das espécies.

Assumindo que a temperatura corporal dos ectotérmicos é semelhante à temperatura ambiental, a hipótese metabólica prediz uma correlação positiva entre a temperatura e a riqueza de espécies pelos seguintes mecanismos: com o aumento da temperatura do corpo, há um aumento na taxa metabólica, resultando em maior gasto energético pelo indivíduo.

Desta forma, haverá uma aceleração dos processos biológicos, como o aumento das taxas de mutação que, por consequência, poderia aumentar as taxas de especiação (ver Allen *et al.* 2006). Considerando que o número total de indivíduos em uma comunidade permaneça constante ao longo do espaço geográfico, o resultado esperado é uma maior riqueza de espécies em regiões mais quentes (Figura 1).

#### Quadro 1. A principal equação da Teoria Metabólica

Os proponentes da teoria metabólica utilizam duas relações previamente conhecidas na ecologia para explicar o padrão de riqueza de espécies em grande escala espacial (Brown *et al.* 2004). A primeira delas se baseia na relação alométrica do tamanho do corpo:

$$I = i_0 M^b$$

onde  $I$  é a variável dependente (p.ex., taxa metabólica),  $i_0$  é a constante de normalização e  $b$  é o expoente alométrico.

A segunda relação estabelece a relação entre metabolismo e temperatura:

$$e^{-E/RT}$$

onde  $E$  é a ativação de energia,  $k$  é o fator de Boltzmann ( $8,617 \times 10^{-5}$ ) e  $T$  é a temperatura em graus Kelvin. O fator de Boltzmann (Boltzmann 1872) especifica como a temperatura afeta a taxa de reação mudando a proporção de moléculas com energia cinética suficiente,  $E$ , medida em elétron volts ( $1\text{ev} = 23,06\text{kcal/mol}$ ).

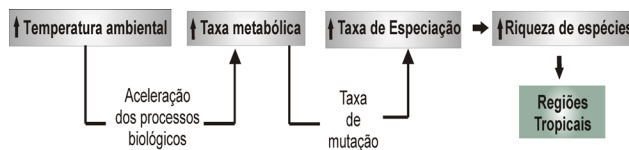
A equação principal da MTE surge da união das duas equações acima:

$$I = i_0 M^{3/4} e^{-E/RT}$$

A TME considera o valor 3/4 para o expoente alométrico, pois se baseia na regra de quarta potência (*quarter-power rules*; Peters, 1983).

**Quadro 1.** Equações que compõem a Teoria Metabólica da Ecologia. Adaptado de del Rio (2008).

**Box 1.** Equations of Metabolic Theory of Ecology. Adapted from del Rio (2008).



**Figura 1.** Esquema conceitual dos princípios básicos que regem a Teoria Metabólica da Ecologia (MTE).

Altas temperaturas levam ao aumento da taxa metabólica através da aceleração dos processos biológicos, principalmente em nível celular, o que proporciona um aumento da taxa de mutação e, conseqüentemente, na taxa de especiação. Desta forma, as regiões com temperaturas mais elevadas apresentam maior riqueza de espécies.

**Figure 1.** Conceptual diagram of basic principles that drives the Metabolic Theory of Ecology. The high temperatures lead an increase of the metabolic rate through of acceleration of biological processes (at cellular level), which leads an increase in the mutation rate and, consequently, in speciation rate. Thus, the regions with high temperatures show high species richness.

A hipótese de Allen *et al.* (2002) não prediz meramente um aumento na riqueza de espécies em direção aos trópicos, mas usa 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 predizer a forma da relação temperatura-riqueza de espécies com mais precisão. Especificamente, a hipótese de Allen *et al.* (2002) prediz que, para organismos ectotérmicos, o logaritmo natural da riqueza de espécies ( $\ln S$ ) aumentará conforme a função linear de  $1000/T$ , com uma inclinação da reta de  $E/1000k$  ou  $-9$ . Essa pode ser rearranjada e expressada como uma função de  $1/kT$  (i.e.,  $\ln S = 1/kT$ ), sendo essa a forma mais usada na Teoria Metabólica (Brown *et al.* 2004), resultando em uma curva predita de  $-E$  ou  $-0,78$ , podendo esta variar entre  $-0,6$  e  $-0,7$ . No entanto, essa relação não é esperada para endotérmicos, pois a sua taxa metabólica não é dependente da temperatura ambiental, como ocorre para os ectotérmicos (Allen *et al.* 2002).

Portanto, a MTE possui alguns pressupostos básicos (Tabela 1) ou seja, as suas predições se aplicam somente a (i) grupos de organismos ectotérmicos, (ii) com níveis mais altos de organização (i.e. alta diversidade taxonômica) e (iii) cujo tamanho do corpo e abundância não apresentem variação espacial (Allen *et al.* 2002, Brown *et al.* 2004). A violação de qualquer um dos pressupostos acima pode resultar em valores de  $b$  diferentes do predito pela Teoria Metabólica. Avaliar quantitativamente se a magnitude dos desvios do  $b$  predito pela MTE para a relação entre riqueza e temperatura é em função de violações dos pressupostos é um importante quesito para o desenvolvimento e sucesso dessa teoria.

## IMPACTO DA TEORIA METABÓLICA NA LITERATURA

Com a MTE, Brown *et al.* (2004) afirmam que a taxa metabólica controla os processos ecológicos em todos os níveis de organização, de indivíduos à biosfera (Koehl & Wolcott 2004) e que este pode ser um poderoso princípio unificador da ecologia. Pelo fato de ser muito abrangente, a MTE possui modelos que têm gerado várias controvérsias, estimulando um grande debate intelectual entre várias disciplinas e, conseqüentemente, proliferando novas pesquisas

principalmente no campo da ecologia, fisiologia e evolução (Koehl & Wolcott 2004). Desta forma, após a publicação de Brown *et al.* (2004), várias pesquisas que se empenham em testar suas assertivas têm surgido e, conseqüentemente, muitos trabalhos têm sido publicados com enfoque na MTE.

A repercussão da MTE na literatura científica foi analisada aqui com base em dados bibliográficos extraídos da seção Web of Science (WoS) do Institute for Scientific Information (ISI – Thomson Scientific, Philadelphia; acesso: <http://apps.isiknowledge.com>). O número de citações é utilizado para avaliar o impacto de um trabalho na comunidade científica diretamente ligada ao campo de abrangência do estudo (Verbeek *et al.* 2002). Dessa forma, espera-se que um trabalho inédito, abrangente e com resultados interessantes e inovadores, seja citado por vários outros autores.

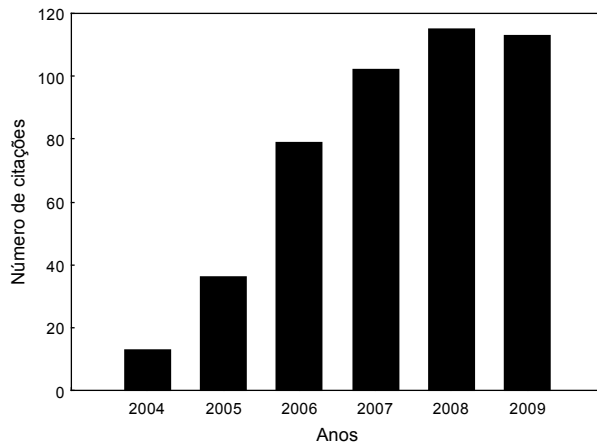
O artigo de Brown *et al.* (2004) foi o mais citado da Ecology entre 2004 e 2009, com 458 citações em diferentes periódicos (Figura 2), sendo que o segundo artigo mais citado, publicado na mesma revista e no mesmo ano (Colwell *et al.* 2004), foi citado 242 vezes no mesmo período. Desta forma, Brown *et al.* (2004) pode ser considerado um hot paper, reunindo características que atrai muita atenção e se destacando em relação a outros publicados no mesmo periódico científico (Garfield 1992). Além disso, o número de citações cresceu de forma acentuada entre 2004 e 2009 (Figura 2), apresentando uma leve queda de 2008 para 2009 (de 115 para 113 citações), o que pode indicar uma estabilização ou a diminuição do impacto dessa teoria na literatura. Contudo, análises futuras serão necessárias para confirmar essa tendência.

Outra forma de avaliar o impacto da MTE é analisar as características dos artigos que a citaram. Esses artigos foram publicados em 159 diferentes periódicos científicos, classificados em 41 categorias de assuntos diferentes (ecologia, genética, paleontologia, biofísica, para citar algumas), segundo classificação do site ISI. Isso sugere que a MTE teve impacto não somente na ecologia, mas em outros campos da ciência (Figura 3). Obviamente, seu maior impacto foi entre os ecólogos, uma vez que 11 dos 15 periódicos, nos quais mais artigos citaram Brown *et al.* (2004), têm um enfoque exclusivo para ecologia. Os outros quatro periódicos apresentam um enfoque multidisciplinar. Além disso, esses 15

**Tabela 1.** Componentes estruturais da Teoria Metabólica da Ecologia.  
**Table 1.** Structural components of Metabolic Theory of Ecology.

<b>Componentes da Teoria Metabólica da Ecologia</b>	
<i>Hipótese metabólica</i>	<i>Postulados</i>
<p>A MTE se aplica somente a:</p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1. Grupos de organismos ectotérmicos;</li> <li>2. Grupos com níveis mais altos de organização (alta diversidade taxonômica);</li> <li>3. Organismos com tamanho do corpo e abundância constante ao longo do espaço geográfico.</li> </ol> <p>O logaritmo natural da riqueza de espécies é função linear do inverso da constante de Boltzmann multiplicado pela temperatura em graus Kelvin (<math>1/kT</math>), ajustando um coeficiente angular de -0,7.</p>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Os padrões de riqueza de espécies em amplas escalas espaciais resultam da dependência das taxas metabólicas individuais em relação à temperatura;</li> <li>2. A temperatura ambiental, através de seus efeitos na taxa metabólica individual, influencia as taxas de especiação;</li> <li>3. Não é esperado que a MTE se aplique à categorias taxonômicas inferiores (ex. gêneros);</li> <li>4. Além da temperatura, outras variáveis bióticas e abióticas podem ser fundamentais para explicar o padrão de distribuição.</li> </ol>

periódicos apresentam alto fator de impacto (apenas três apresentam um fator de impacto menor do que três, ver Figura 3), estando acima da mediana (=1,67) dos fatores de impacto dos periódicos indexados no banco de dados Thomson-ISI (<http://www.scientific.thomson.com>), classificados nas categorias de assunto “ecology” e “biodiversity conservation”, em 2006.



**Figura 2.** Número de trabalhos que citaram Brown *et al.* (2004) desde 2004 até 2009. Os dados foram compilados a partir da base de dados Web of Science de publicações científicas do Thomson ISI (Thomson Institute for Scientific Information).

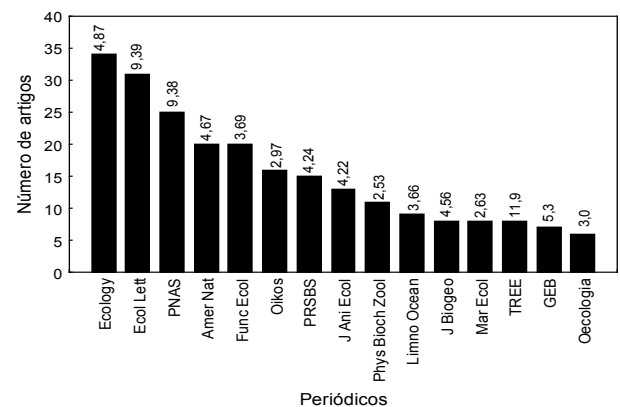
**Figure 2.** Number of articles citing Brown *et al.* (2004) from 2004 to 2009. Data were compiled from the Web of Science database in Thomson ISI (Thomson Institute for Scientific Information).

Os resultados evidenciam o considerável impacto da MTE na comunidade científica, destacando-se na ecologia. Lortie *et al.* (2007) afirmam que há poucos progressos na ecologia e parte disso se deve ao não realismo e simplificações das teorias ecológicas existentes ou a abordagens inadequadas para um bom teste de hipóteses. Por isso a ecologia ainda busca uma teoria sintética para explicar os padrões de diversidade em ambientes naturais (Leigh 2007).

Brown *et al.* (2004) usam uma forte abordagem dedutiva para testar a MTE: a relação observada entre temperatura e riqueza e sugerem que a força da MTE é fazer previsões quantitativas explícitas baseadas no primeiro princípio da termodinâmica. Desta forma, a estrutura dessa teoria difere das demais por inferir sobre o gradiente latitudinal de riqueza de espécies de forma clara, objetiva e quantitativa. Além disso, a MTE oferece um arcabouço teórico e metodológico bom o suficiente para ser testada, o que produziu grande repercussão na literatura científica, com o advento de vários trabalhos que testam empiricamente as suas principais previsões.

De fato, uma nova teoria gera muita excitação, mas a excitação inicial pode ser ‘temperada de forma

cautelosa’ na medida em que a teoria é escrutinizada e ‘desafiada por testes’. Nesse sentido, muitos pesquisadores (Hawkins *et al.* 2007a, b, O’Connor *et al.* 2007, del Rio 2008) acreditam que os pressupostos da MTE (Tabela 1) devem ser revistos. Porém, aqueles que defendem essa teoria simplesmente tentam, na maioria das vezes, explicar os padrões sem a pretensão de identificar os processos que os geraram (Allen & Gillooly 2009, Wang *et al.* 2009). Como consequência, vários avanços metodológicos e conceituais foram realizados na MTE desde a publicação do artigo do Brown *et al.* (2004) (p.ex., Allen *et al.* 2006, Allen & Gillooly 2009, Stegen *et al.* 2009). Por outro lado, muitos trabalhos também têm criticado a MTE (p.ex., Cassemiro *et al.* 2007a, b, Hawkins *et al.* 2007a, b), principalmente acerca de seus pressupostos e previsões. Essas discussões estão descritas nos tópicos a seguir.



**Figura 3.** Os 15 periódicos que publicaram artigos que mais citaram Brown *et al.* (2004). Os números acima das barras indicam os fatores de impacto dos periódicos. Ecol Lett = Ecology Letters; PNAS = Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America; Amer Nat = American Naturalist; Func Ecol = Functional Ecology; PRSB = Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences; J Ani Ecol = Journal of Animal Ecology; Phys Bioch Zool = Physiological and Biochemical Zoology; Limno Ocean = Limnology and Oceanography; J Biogeo = Journal of Biogeography; Mar Ecol = Marine Ecology; TREE = Trends in Ecology and Evolution; GEB = Global Ecology and Biogeography. Os dados foram compilados a partir da base de dados Web of Science de publicações científicas do Thomson ISI (Thomson Institute for Scientific Information).

**Figure 3.** The 15 journals that published articles that most cited Brown *et al.* (2004). The numbers above bars indicate journal impact factors. Ecol Lett = Ecology Letters; PNAS = Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America; Amer Nat = American Naturalist; Func Ecol = Functional Ecology; PRSB = Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences; J Ani Ecol = Journal of Animal Ecology; Phys Bioch Zool = Physiological and Biochemical Zoology; Limno Ocean = Limnology and Oceanography; J Biogeo = Journal of Biogeography; Mar Ecol = Marine Ecology; TREE = Trends in Ecology and Evolution; GEB = Global Ecology and Biogeography. Data were compiled from the Web of Science database in Thomson ISI (Thomson Institute for Scientific Information).

## CRÍTICAS À TEORIA METABÓLICA DA ECOLOGIA

A MTE é atualmente um tópico de muito debate. A falta de consenso talvez não surpreenda, pois além do fato da teoria ser muito recente, ela potencialmente pode explicar uma gama de processos e padrões ecológicos. Muitos axiomas da MTE têm sido refutados, incluindo a existência de uma escala metabólica universal (Bokma 2004, Kozłowski & Konarzewski 2004), o mecanismo que governa a alometria metabólica (Darveau *et al.* 2002), a ativação de energia do metabolismo (Clarke & Fraser 2004) e a regra de equivalência energética (Russo *et al.* 2003). A aplicabilidade da teoria aos gradientes de riqueza em ampla escala também tem sido questionada (Storch 2003, Hawkins *et al.* 2007a, b, Cassemiro *et al.* 2007a). Uma hipótese somente pode ser refutada quando observações não corroboram suas previsões mesmo quando os pressupostos são atendidos (Ellison 2004). Contudo, hipóteses não podem ser refutadas quando seus pressupostos não são respeitados (veja Tabela 1), ainda mais quando se considera o principal modelo da MTE uma simplificação grosseira de complexidades da natureza.

A despeito disso, muito se tem debatido sobre as violações nos pressupostos da teoria e as falhas que esta apresenta em relação à abordagem conceitual e metodológica. Por exemplo, a MTE não considera o problema da autocorrelação espacial, quando se sugere o uso de uma regressão linear simples (OLS) para encontrar o valor da inclinação da reta predito pela teoria. Dessa forma, o teste de hipóteses pode ser enviesado, assim é necessário adotar uma abordagem de regressão espacial para testar a hipótese de um valor particular da inclinação da reta da regressão. Além disso, tanto a regressão não-espacial (p.ex., OLS) quanto a espacial (p.ex., modelos auto-regressivos) assumem que a relação entre a variável resposta e as preditoras se aplicam igualmente a toda área de estudo (estacionaridade espacial). Portanto, embora a violação do pressuposto de estacionaridade na regressão espacial possa criar dificuldades em generalizar seus resultados, a aplicação de modelos que incorporem a não-estacionaridade dos dados pode ser útil para revelar estruturas espaciais mais complexas quando testamos as previsões da MTE (Jetz *et al.* 2005, Foody 2004).

Além disso, segundo Hawkins *et al.* (2007a, b), a temperatura não é uma boa variável preditora para riqueza de espécies em baixas latitudes, onde há uma grande quantidade de energia, sendo essa o fator mais importante para o padrão de diversidade em baixas latitudes (Whittaker *et al.* 2007, Hawkins *et al.* 2003). Seguindo o raciocínio acima, Cassemiro *et al.* (2007a) observaram para anfíbios no Novo Mundo que o valor predito pela MTE ( $b = -0,7$ ) não é constante ao longo do espaço geográfico (Figura 4). Precisamente, os autores supracitados verificaram que a relação entre riqueza e temperatura é mais fraca em latitudes mais baixas (veja também Algar *et al.* 2007), enquanto nas latitudes mais altas os dados apresentaram um melhor ajuste à MTE. Esses resultados reforçam a idéia de que dificilmente há uma escala metabólica universal e, conseqüentemente, essas evidências podem ajudar a discutir a generalidade da MTE estabelecendo em qual domínio geográfico o modelo de Allen *et al.* (2002) prediz o padrão de riqueza de espécies corretamente.

De acordo com Cyr & Walker (2004), o argumento de que a Teoria Metabólica poderia unir a ecologia como um todo é interessante e desafiador, mas fracamente argumentado por Brown *et al.* (2004). A ecologia de comunidades é repleta de padrões gerais (p. ex., curva de espécie-abundância, curvas de espécie área, relações diversidade-productividade, relações densidade-tamanho do corpo, estrutura de teia trófica, proporção tamanho de presa-predador). Os mecanismos que geram essas relações ainda são incertos, mas não há dúvida que a disponibilidade de energia e matéria afeta a biomassa, produtividade e a diversidade dos organismos nas comunidades. Contudo, quantificar como muitos desses recursos estão realmente disponíveis aos organismos é uma tarefa laboriosa e não há razão para acreditar que espécies de todos os tamanhos têm acesso igual aos recursos (como sugerido pela regra de equivalência energética, uma das principais premissas da MTE).

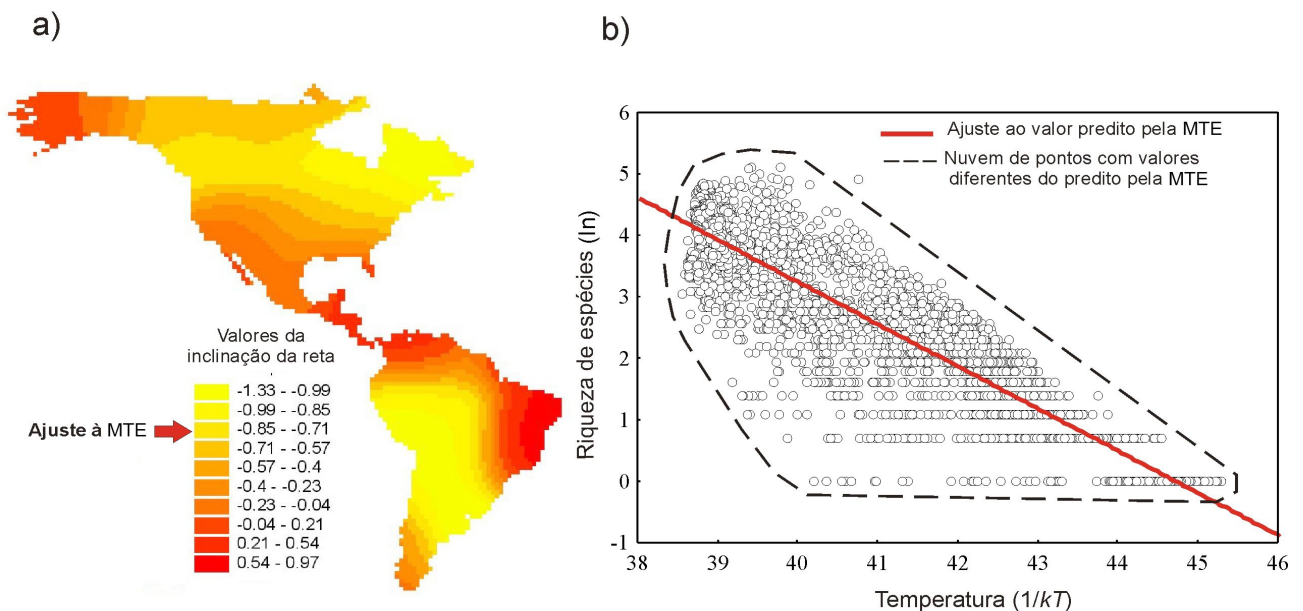
A MTE se aplica a um “organismo idealizado” (West & Brown 2005) que não é sujeito a pressões seletivas adicionais ou restrições que causam desvios de um “ótimo teórico”. Na realidade, organismos estão sujeitos a essas pressões e não se pode esperar um perfeito ajuste entre teoria e observação. Uma das razões pelos quais as características podem não ser perfeitamente adaptadas a seus atuais ambientes é

a história evolutiva: ambientes passados e pressões de seleção para os quais os organismos se adaptaram podem conflitar com a otimização de características focais ou podem impor restrições que mudem o ótimo além do valor teórico (p.ex., Carbone & Gittleman 2002). Espera-se que quanto mais estritamente relacionados são os taxa, mais similares são suas histórias evolutivas e, por isso, tais desvios do ótimo teórico podem estar correlacionados com a filogenia e, conseqüentemente se manifestarão conforme o sinal filogenético (Harvey & Pagel 1991, Blomberg *et al.* 2003). Essas características são essenciais e se não consideradas podem provocar um considerável viés no modelo a ser testado.

Quando são feitas previsões mais precisas, o uso de modelos mais detalhados é necessário (p.ex., Kooijman 2000). Há alguns exemplos de efetividade de uma abordagem metabólica/alométrica em ecossistemas (p.ex., Vanni 2002). Ao propor a Teoria Metabólica da Ecologia, Brown *et al.* (2004) nos desafiou a explorar as implicações das conhecidas relações em todas as escalas. Esta abordagem já mostrou resultados promissores na ecologia teórica de populações e em ecologia de comunidades (Carbone

& Gittleman 2002), mas ainda falta ser feito de forma mais convincente para populações e comunidades sob condições naturais.

Embora a MTE tenha sido elogiada por revigorar o estudo metabólico e outras alometrias na ecologia (Cottingham & Scot Zens 2004, Harte 2004, Kaspari 2004), as bases do mecanismo proposto pela MTE são, no mínimo, inadequadamente testadas e suportadas e são inconsistentes com aspectos fundamentais da ecologia e fisiologia. O custo da minimização de transporte e a normalização de Boltzmann sobre os efeitos térmicos no metabolismo requerem uma resposta uniforme à temperatura, o que não é observado em animais. A MTE é muito simplificada, com uma descrição insuficiente dos mecanismos que regem as taxas metabólicas e não pode ser considerada como um mecanismo de explicação. Ao passo que a MTE é uma nobre tentativa de encontrar as relações gerais em um mundo muito complexo, estudos mais próximos dos mecanismos propostos, bem como um acúmulo da literatura sobre o assunto, sugere que nosso entendimento sobre a alometria metabólica avançará mais quando conhecermos os fatores causais múltiplos que provavelmente estão envolvidos nos processos ecofisiológicos.



**Figura 4.** A Teoria Metabólica da Ecologia (MTE) prediz que o logaritmo da riqueza de espécies deve ser igual ao inverso da temperatura em Kelvin vezes a constante de Boltzmann ( $\ln(S) = 1/kT$ ). (a) Contudo há evidências empíricas que provam que essa relação varia consideravelmente no espaço geográfico, pelo menos para anfíbios do Novo Mundo. (b) Devido à grande quantidade de dados ( $N = 4187$ ), a reta se ajusta às previsões da MTE ( $b = -0,686$ ), porém, a nuvem de pontos evidencia que muitos valores não se encontram sobre a reta da regressão, corroborando a falta de estacionaridade dos dados ao longo do mapa. Figuras modificadas de Cassemiro *et al.* (2007a).

**Figura 4.** The metabolic theory of ecology predicts that the logarithm of species richness should be the inverse of temperature in Kelvin degrees times the Boltzmann constant ( $\ln(S) = 1/kT$ ). (a) However empirical evidences show that this relationship considerably varies across geographical space, at least for New World's amphibians. (b) Due to great amount of data ( $n = 4187$ ), the regression slope fits to MTE predictions ( $b = -0.686$ ), however, the points cloud shows that some values are not fit in regression slope, corroborating the lack of stationarity across the map. Modified figures from Cassemiro *et al.* (2007a).



Em resumo, del Rio (2008) argumenta que algumas (embora não todas) controvérsias a respeito da MTE resulta do fato de que sua abordagem contrasta com aquelas da maioria dos biólogos. Mais especificamente, ele critica a forma com que a MTE é formulada, ou seja, a equação principal da MTE (Quadro 1) pode ser considerada como um teorema (conjunto de modelos) e não uma teoria propriamente dita. Em um teorema geralmente cada modelo possui sua premissa, permitindo, assim, que cada modelo possa ser testado independentemente, ao passo que numa teoria as premissas devem ser mais coerentes, o que torna uma teoria mais consistente (Keller 2007). Nesse contexto, del Rio (2008) defende que modelos são construídos com um restrito conjunto de objetividade em mente, ou seja, há menos liberdade para assumir generalidades em um teorema. Ao contrário, a generalidade da MTE é admitida por seus proponentes, que assumem que esta pode ser usada com dados dispostos em uma ampla escala espacial para explicar o padrão de diversidade das espécies através de processos ecofisiológicos, que podem ser aplicados a diversos grupos de animais e plantas.

## MODELOS E ABORDAGENS ALTERNATIVAS

A teoria formulada por Brown e colaboradores representa um progresso que contribui para a ecologia com uma nova perspectiva, sendo uma teoria quantitativa que lida com complexidade ecológica, de indivíduos a ecossistemas. Contudo, como qualquer nova teoria na ciência, ela pode ser melhorada e refinada (Market *et al.* 2004). Uma das primeiras modificações da teoria está relacionada ao valor de ativação de energia predito pela MTE. Por exemplo, em Allen *et al.* (2002), a ativação média de energia ( $E$ ) foi definida como  $-0,78\text{eV}$ , baseada nas análises de Gillooly *et al.* (2001). Depois de novas análises (p.ex., Brown *et al.* 2004, Gillooly & Allen (2007), este valor é agora consistentemente definido como  $-0,6$  -  $-0,7$  eV. Caso dados mais detalhados para esse parâmetro estejam disponíveis para um grupo de organismos, pode-se usar esses valores para definir o coeficiente da regressão entre  $\log(S)$  e  $1/kT$ , por exemplo. Recentes progressos, especialmente em relação aos parâmetros evolutivos, foram feitos por Allen *et al.* (2006) por estender modelos neutros de genética de populações e taxas de especiação. Mais

especificamente, esses modelos predizem que as taxas de especiação aumentam em direção aos trópicos (devido ao aumento da temperatura) e propõe que as taxas metabólicas dos indivíduos são os principais determinantes das taxas evolutivas. Aproveitando esse raciocínio, Allen & Gillooly (2006) associam princípios da teoria neutra da biodiversidade (Hubbell 2001) e da Teoria Metabólica (Brown *et al.* 2004) para analisar se mecanismos de dispersão contribuem para a origem e manutenção dos gradientes de diversidade (veja também Allen & Savage 2007).

Outras derivações do modelo de Allen *et al.* (2002) estão relacionadas ao ciclo de nutrientes. Allen *et al.* (2005) elaboraram a hipótese de que efeitos combinados do tamanho do corpo e temperatura sobre a taxa metabólica individual desempenham importantes restrições no ciclo global de carbono. Desta forma, o modelo utilizado para testar essa hipótese fornece um mecanismo sintético que une ciclos biogeográficos globais que se aplicam a processos em nível celular, individual e de comunidades. Mais recentemente, Allen & Gillooly (2009) aprimoraram o modelo acima, combinando a teoria metabólica com a teoria estequiométrica da Ecologia (Sternler & Elser 2002) com a intenção de elaborar uma teoria mais geral que englobe plantas, fisiologia animal e ecologia de comunidades e ecossistemas. Nesse sentido, Allen & Gillooly (2009) se deparam com modelos que são capazes de relacionar energia e fluxo de matéria de folhas, indivíduos e ecossistemas a densidades de organelas metabolicamente ativas.

Stegen *et al.* (2009) com o artigo intitulado “Advancing the metabolic theory of biodiversity”, fazem um apanhado geral sobre os principais avanços da Teoria Metabólica e sugerem modelos que associem os efeitos individuais da temperatura às taxas de mutação dependente de recursos, taxas de especiação, taxas de extinção e estrutura da comunidade. O diferencial desse trabalho é que ele faz previsões precisas sobre as derivações do modelo principal da Teoria Metabólica. As principais previsões são: (1) em comunidades que são relativamente jovens e, assim insaturadas ecologicamente, espera-se um gradiente de temperatura-riqueza com uma inclinação da reta negativa ( $-0,65$ ); (2) espera-se que valores da inclinação da reta mudem mais rapidamente durante os primeiros estágios de diversificação, sendo que comunidades relativamente jovens devem ser

caracterizadas pela grande variação dos valores de inclinação da reta e (3) heterogeneidade funcional (p.ex., mescla de níveis tróficos) em uma comunidade pode obscurecer gradientes de temperatura-riqueza dentro de alguns grupos funcionais. Contudo, os autores supracitados enfatizam que outros fatores não incluídos no modelo (p.ex., amplitude de nicho variando com a temperatura ou coevoluindo com o tamanho do corpo) devem desempenhar um importante papel nos gradientes de temperatura-riqueza.

Sobretudo, muito ainda resta a ser feito para uma melhor aceitação da MTE entre os ecólogos. Em relação à parte empírica, testar as previsões de Allen *et al.* (2002) representa um desafio substancial. Dados de tamanho do corpo, de abundância e diversidade em ampla escala são escassos, mas eles existem (p.ex., Pautasso & Gaston 2005). Essa teoria certamente necessita de mais e melhores dados em ampla escala espacial. Em relação à parte teórica, a estrutura desta teoria requer um melhor entendimento de como a limitação de água e outros fatores controla a abundância da comunidade e como a abundância, por sua vez, afeta as dinâmicas de especiação e extinção. Como futuros discernimentos ou como modificações são necessárias, a teoria continuará a se desenvolver.

Casemiro & Diniz-Filho (no prelo) mostram que é possível, através de uma abordagem comparativa, avaliar o quanto do desvio da expectativa da MTE pode ser em função de falhas nos pressupostos. Assim, nesse trabalho os autores explicam empiricamente porque a MTE falhou em prever o padrão de riqueza de espécies, em vários grupos de anfíbios do Novo Mundo. Em geral, a MTE conseguiu prever esse padrão somente em níveis taxonômicos mais altos e quando os pressupostos do modelo básico não são violados. Como esses pressupostos são muito difíceis de serem testados, é evidente que a hipótese de que o padrão de riqueza é em função da temperatura ambiental sobre a energia cinética dos organismos é uma assertiva simplificada e que não considera processos ambientais e ecológicos importantes. Portanto, os proponentes da MTE estão pagando o custo de estabelecer pressupostos restritivos que são difíceis de serem testados no mundo real e que criam problemas para testar o modelo.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A Teoria Metabólica da Ecologia procura entender a interface entre fisiologia, ecologia e evolução baseando-se na variação da taxa metabólica entre os organismos. Uma das principais premissas da MTE é que o metabolismo individual é fundamental à ecologia, pois é através do metabolismo que os organismos interagem com o ambiente. Nesse caso, mecanismos metabólicos podem ser de grande utilidade em várias questões centrais na ecologia de populações e comunidades, assim como a regulação populacional e o controle da coexistência de padrões de diversidade e abundância relativa das espécies. Dessa forma, estudos macroecológicos que busquem entender os padrões de diversidade em amplas escalas espaciais se beneficiam com o advento de novas teorias que, para se estabelecerem dentro da ecologia, necessitam ser testadas.

Como uma tentativa de explicar os gradientes latitudinais de riqueza de espécies, a MTE é atraente e pretensiosa. As previsões quantitativas da hipótese metabólica para riqueza de ectotérmicos permitem rigorosos testes do mecanismo proposto, pois tanto a dependência da taxa metabólica e a equivalência energética em relação à temperatura, aplicam-se a organismos que ocupam uma ampla distribuição geográfica (Gillooly *et al.* 2001, Enquist *et al.* 1998). Contudo, a MTE falha em vários aspectos, que devem ser considerados quando se trata de padrões de riqueza em ampla escala espacial.

Como mostrado ao longo deste trabalho, cada vez mais na literatura estão surgindo avaliações empíricas de como os padrões observados de riqueza se ajustam às previsões centrais da MTE (Allen *et al.* 2002, Kaspari *et al.* 2004, Hunt *et al.* 2005, Roy *et al.* 2004, Algar *et al.* 2007), mas, por enquanto, nenhum se propôs a testar todos os pressupostos da teoria. Além disso, como opositores da MTE têm argumentado que esta considera gradientes de diversidade numa variação muito grande de escalas (de montanha à continente, inclusive gradientes globais), além de poder ser aplicada em muitos grupos ectotérmicos (Allen *et al.* 2002, Brown *et al.* 2004), se faz necessário testar a generalidade das previsões da teoria para confirmar sua solidez.

A MTE explica parcimoniosamente um conjunto muito limitado de características dos ecossistemas,

consequentemente, ela não se aplica à maioria dos processos ecológicos, pois não leva em consideração fatores fundamentais que, geralmente, regem os padrões de diversidade (p.ex., estratégias reprodutivas, sucessão, estabilidade, teias tróficas, estocasticidade e ciclos temporais, influência de distúrbios e comportamento dos organismos). Uma teoria parcimoniosa de quase tudo na ecologia está muito longe de ser alcançada, portanto, qualquer teoria que apareça para explicar esses padrões, será alvo de muitas críticas e discussões e, consequentemente, lapidada ou rejeitada. Acima de tudo, qualquer esforço para explicar os padrões de biodiversidade é válido e bem-vindo.

**AGRADECIMENTOS:** Este estudo recebeu o apoio da Capes (PNPD, nº 02391/09-0), através da bolsa de pós-doutorado concedida ao primeiro autor, e do CNPq pela bolsa de pesquisador 1A ao segundo autor.

## REFERÊNCIAS

- 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 Ecology Biogeography*, 16: 170-178.
- ALLEN, A. P., BROWN, J. H. & GYLLOOLY, 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. 2006. Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters*, 9: 947-954.
- ALLEN, A.P.; GILLOOLY, J.F.; SAVAGE, V. M. & BROWN, J.H. 2006. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence. *Proceeding of National Academy of Sciences*, 103: 9130-9135.
- ALLEN, A.P. & GILLOOLY, J.F. 2007. The mechanistic basis of the metabolic theory of ecology. *Oikos*, 116: 1073-1077.
- ALLEN, A.P. & SAVAGE, V.M. 2007. Setting the absolute tempo of biodiversity dynamics. *Ecology Letters*, 10: 637-646.
- ALLEN, A.P. & GILLOOLY, J.F. 2009. Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. *Ecology Letters*, 12:3 69-384.
- BLOMBERG, S.P.; GARLAND, T. & IVES, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57: 717-745.
- BOKMA, F. 2004. Evidence against universal metabolic allometry. *Functional Ecology*, 18: 184-187.
- 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.
- CARBONE, C. & GITTLEMAN, J.L. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. *Science*, 295: 2273-2276.
- CASSEMIRO, F.A.S. & DINIZ-FILHO, J.A.F. 2010. The cost of assuming the unknown: the debate surrounding the use of the metabolic theory of ecology to explain richness gradients. *Ecology* (No prelo).
- 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 and Conservation*, 2: 119-126.
- CLARKE, A. & FRASER, K.P.P. 2004. Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology*, 18: 243-251.
- COLWELL, R.K.; MAO, C. X. & CHANG, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85: 2717-2727.
- COTTINGHAM, K. L. & SCOT ZENS, M. 2004. Metabolic rate opens a grand vista on ecology. *Ecology*, 85: 1805-1807.
- CYR, H. & WALKER, S.C. 2004. An illusion of mechanistic understanding. *Ecology*, 85: 1802-1804.
- 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.

- DARVEAU, C.A.; SUAREZ, R.K.; ANDREWS, R.D. & HOCHACHKA, P.W. 2002. Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism. *Nature*, 417: 166-170.
- DEL RIO, M. C. 2008. Metabolic theory or metabolic models? *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 256-260.
- DUNCAN, R.P.; FORSYTH, D.M. & HONE, J. 2007. Testing the metabolic theory of ecology: allometric scaling exponents in mammals. *Ecology*, 88: 324-333.
- ELLISON, A.M. 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters*, 7: 509-520.
- ENQUIST, B.J.; BROWN, J.H. & WEST, G.B. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 395: 163-165.
- 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 Ecology and Biogeography*, 13: 315-320.
- GARFIELD, E. 1992. Contract research services at ISI – citation analysis for governmental, industrial, and academic clients. *Essays for Informatic Sciences*, 15: 75-83.
- GASTON, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- GILLOOLY, J.F.; BROWN, J.H.; WEST, G.B.; SAVAGE, V.M. & CHARNOV, E.L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293: 2248-2251.
- GILLOOLY, J.F. & ALLEN, A.P. 2007. Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology*, 88: 1890-1894.
- HARTE, J. 2004. The value of null theories in ecology. *Ecology*, 85: 1792-1794.
- HARVEY, P.H. & PAGEL, M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, New York. 239p.
- 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.; GUÉGAN, J.F.; KAUFMAN, D.M.; KERR, J.T.; MITTELBACH, G.G.; OBERDORFF, T.; O'BRIEN, E.M.; PORTER, E. E. & TURNER, J.R.G. 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.; KERR, J. T.; RAHBEEK, C. RODRIGUEZ, M.Á. & SANDERS, N.J. 2007b. Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? *Ecology*, 88: 1898-1902.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey. 396p.
- 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.
- JETZ, W. & RAHBEEK, C. 2001. A two-dimensional geometric constraints model explains much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings National Academy of Science*, 98: 5661-5666.
- JETZ, W.; RAHBEEK, C. & LICHSTEIN, J.W. 2005. Local and global approaches to spatial data analysis in ecology. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 97-98.
- KASPARI, M. 2004. Using the metabolic theory of ecology to predict global patterns of abundance. *Ecology*, 85: 1800-1802.
- KELLER, E.F. 2007. A clash of two cultures. *Nature*, 445: 603.
- KOEHL, M.A.R. & WOLCOTT, B.D. 2004. Can function at the organismal level explain ecological patterns? *Ecology*, 85: 1808-1810.
- KOOIJMAN, S.A.L.M. 2000. *Dynamic energy and mass budgets in biological systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 444p.
- KOZLOWSKI, J. & KONARZEWSKI, M. 2004. Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Functional Ecology*, 18, 283-289.
- LEIGH, E.G. 2007. Neutral theory: a historical perspective. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 2075-2091.

- LORTIE, C.J.; AARSSSEN, L.W.; BUDDEN, A.E.; KORICHEVA, J.K.; LEIMU, R. & TREGENZA, T. 2007. Publication bias and merit in ecology. *Oikos*, 116: 1247-1253.
- MARQUET, P. A., F. A. LABRA, AND B. A. MAURER. 2004. Metabolic ecology: linking individuals to ecosystems. *Ecology*, 85: 1794-1796.
- MITTELBACH, G.G.; SCHEMSKE, D.W.; CORNELL, H.V.; ALLEN, A.P.; BROWN, J.M.; BUSH, M.B.; HARRISON, S.P.; HURLBERT, A.H.; KNOWLTON, N.; LESSIOS, H.A.; MCCAIN, C.M.; MCCUNE, A.R.; MCDADE, L.A.; MCPEEK, M.A.; NEAR, T.J.; PRICE, T.D.; RICKLEFS, R.; ROY, K.F.; SAX, D.; SCHLUTER, D.; SOBEL, J.M. & TURELLI, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10: 315-331.
- MULLER-LANDAU, H.C.; CONDIT, R.S.; CHAVE, J.; THOMAS, S.C.; BOHLMAN, S.A.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; et al. 2006a. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters*, 9: 575-588.
- MULLER-LANDAU, H.C.; CONDIT, R.S.; HARMS, K.E.; MARKS, C.O.; HOMAS, S.C.; BUNYAVEJCHEWIN, S. et al. 2006b. Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models. *Ecology Letters*, 9: 589-602.
- O'CONNOR, M.P.; KEMP, S.J.; AGOSTA, S.J.; HANSEN, F.; SIEG, A.E.; WALLACE, B.P.; MCNAIR, J.N. & DUNHAM A.E. 2007. Reconsidering the mechanistic basis of the metabolic theory of ecology. *Oikos*, 116: 1058-1072.
- PAUTASSO, M. & GASTON, K.J. 2005. Resources and global avian assemblage structure in forests. *Ecology Letters*: 282 – 289.
- PETERS, R. 1983. A critique for ecology. Cambridge University Press, New York. 386p.
- RICKLEFS, R.E. 1973. Ecology. Chiron Press, Newton, Massachusetts, 861 p.
- ROHDE, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65: 514-527.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 436p.
- ROY, K.; JABLONSKI, D. & VALENTINE, J.W. 2004. Beyond species richness: biogeographic patterns and biodiversity dynamics using other metrics of diversity. 151-170p. In: M.V. LOMOLINO & L.R. HEANEY (Eds.). *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Massachusetts: Sinauer Associates. 436p.
- RUSSO, S.E., ROBINSON, S.K. & TERBORGH, J. 2003. Sizeabundance relationships in an Amazonian bird community: implications for the energetic equivalence rule. *The American Naturalist*, 161: 267-283.
- STEGEN, J.C.; ENQUIST, B.J. & FERRIERE, R. 2009. Advancing the metabolic theory of biodiversity. *Ecology Letters*, 12: 1001-1015.
- STERNER, R.W. & ELSER, J.J. 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press.
- STERNER, R.W. 2004. A one-resource “stoichiometry”? *Ecology*, 85: 1813-1815.
- STORCH, D. 2003. Comment on “Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule”. *Science*: 299.
- VAN DER MEER, J. 2006. Metabolic theories in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 36-140.
- VANNI, M. J. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 341-370.
- VERBEEK, A.; DEBACKERE, K.; LUWEL, M. & ZIMMERMANN, E. 2002. Measuring the progress and evolution in science and technology - I: The multiple uses of bibliometric indicators. *International Journal of Management Reviews*, 4: 179-211.
- WANG, Z.; BROWN, J.H.; TANG, Z. & FANG, J. 2009. Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 13388-13392.
- WEST, G.B. & BROWN, J.H. 2005. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *Journal of Experimental Biology*, 208: 1575-1592.
- WHITFIELD J. 2004. Ecology's big, hot idea. *PloS Biology*, 2: e440.

WHITTAKER, R.J., KATHERINE, WILLIS, J. & FIELD, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 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 Ecology and Biogeography*, 16:76-89.

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.

Submetido em 11/02/2010

Aceito em 30/03/2010