

Alometrias em toda parte.

William Roberto Luiz Silva Pereira

Bacharel e Licenciado em Ciências Biológicas pela Universidade Presbiteriana Mackenzie. Publicações científicas em Ecologia Teórica e Aplicada. Especialista em Matemática Aplicada à Biologia (Biomodelagem). Participação técnica no Guia para o Inventário Nacional de Bifenilas Policloradas (PCB) e em Mecanismos de Transposição para Ictiofauna. Assessor técnico na Bio.Sensu. Email: william_roberto_luiz@hotmail.com

Resumo

Uma relação de escala surge quando uma variável pode ser explicada em função de outra através de uma lei de potência na forma $Y = ax^b$. Uma relação alométrica surge quando uma dada variável biológica é explicada por uma lei de potência, mas dessa vez essa variável torna-se função da massa corporal do organismo, ou seja, $Y = am^b$ (mas para essa última definição há exceções). Tanto as relações de escala quanto as relações alométricas ocorrem em diversos níveis de organização biológica, desde metabólicas e fisiológicas até ecossistêmicas. Atualmente esse campo é intensamente debatido: de um lado os teóricos se esforçam para explicar porque certas alometrias sempre tendem a revelar valores característicos para o expoente e os mecanismos que os determinam; de outro estão os pesquisadores que descrevem novas alometrias a partir de experimentos cuidadosamente controlados, cujos resultados fortalecem ou enfraquecem a fundamentação teórica edificada pelo primeiro grupo. É difícil acompanhar todo o desenvolvimento gerado nesse campo interessantíssimo da biologia, dado a imensa quantidade de conhecimento gerado até os dias atuais. Portanto, o intuito desse artigo é conduzir o leitor desde o surgimento desse conceito, apontando alguns setores da biologia que fazem uso das relações de escala e das relações alométricas, apresentando alguns avanços e aplicações práticas.

Palavras-chave: alometrias, relações de escala biológicas, leis de potência.

Abstract

A scaling relationship emerges when a variable can be explained in function to another by a power-law $Y = ax^b$. An allometric scaling emerges when a given biological variable can be explained in a power-law $Y = am^b$, but in this case, the variable becomes function of organism's body mass (but to the last one there are exceptions). Both the scaling relationship and allometric scaling rise in several levels of biological organization, since metabolical and physiological to the ecosystemic approach. Currently this field is intensely debated: in one side theoreticals make an effort to explain why some allometries lay down in characteristics values to the exponents and the mechanisms that define the values; in the other side there are experts who describe new allometries from carefully controlled experiments, whose results strengthen or weaken theoretical arguments. It's too hard to follow all the development in this intriguing biological field, given the large knowledge generated until nowadays. Then, the propose of this article is to guide the reader since the initial investigations of the allometric concept, pointing some biological fields that scaling relationship and allometric scaling are studied and applied, pointing some advances and practical applications.

Key-words: allometric scaling, biological scaling relationships, power-laws.

Introdução

Julian Huxley e Georges Teissier cunharam o termo “alometria” em 1936, acreditando que o uso desse termo evitaria confusão no campo do crescimento relativo. Eles ainda se apoiaram nos símbolos para serem usados na fórmula algébrica de crescimento alométrico:

$$Y = ax^b$$

Ocorreram três fases de desenvolvimento da teoria das alometrias: por volta de 1924 as várias linhas de pesquisa em diferentes áreas da biologia convergiam para a lei do crescimento diferencial constante. Após 1924 o conceito de alometria e sua terminologia foram inventados; e após 1945, quando os biólogos, especialmente os biólogos evolucionistas, supuseram que o termo e a equação de alometria estavam equivocados (GAYON, 2000).

Em 1988 a definição de alometria já estava estabelecida, mas restrita a designar as mudanças nas dimensões relativas das partes de um organismo correlacionadas com mudanças no seu tamanho total, ou mais concisamente, entre mudanças de forma e tamanho. Em 2000 já existiam quatro conceitos de alometria: alometria ontogenética, referente ao crescimento relativo de um indivíduo; alometria filogenética, referente as razões de crescimento diferencial constantes em linhagens; alometria intraespecífica, referente a indivíduos adultos dentro de uma espécie ou a uma dada população local; alometria interespecífica, referente a algum tipo de fenômeno entre espécies relacionadas.

Em 2002 o conceito de alometria já estava mais que estabelecido, e a função-potência sugerida por Huxley & Teissier é usada para descrever três classes de fenômenos ecológicos (BROWN et al., 2002):

- A primeira classe inclui as leis de potência cujas constantes exibem uma amplitude limitada de valores, principalmente os valores do expoente de escala (b), que são geralmente múltiplos de um número. Por exemplo, fenômenos que exibem um expoente de escala da geometria Euclidiana têm expoentes que são múltiplos de $1/3$, quando a variável independente é a massa (M) ou volume (V), ou seja, as dimensões lineares escalam com $V^{1/3}$ e a área superficial escala com $V^{2/3}$. Alometrias biológicas, em contraste, são as escala de tratos em relação à massa corporal, M , e as leis de potência tendem a ter expoentes que são múltiplos de $1/4$: a taxa metabólica de organismos escalam com $M^{3/4}$; o tempo de desenvolvimento, tempo de vida e outros tempos biológicos escalam com $M^{1/4}$; e a taxa cardíaca, taxa máxima de crescimento populacional e outras taxas escalam com $M^{1/4}$;
- A segunda classe de leis de potência ecológicas não é tão restrita, pois as equações empíricas revelam uma grande amplitude de valores para a constante e para o expoente. Um exemplo é a lei de potência de Taylor que relaciona a variância e a média de séries temporais das

densidades populacionais de determinada espécie de inseto em sítios múltiplos e espacialmente separado (existe também a lei de potência de Taylor que é usada para medir o grau de agregação populacional, que revela valores bem diversos). Essa variabilidade de valores oferece poucas pistas para mecanismos físicos e biológicos específicos. A possibilidade da maior parte da variação ser relacionada a um processo chave existe, o qual pode ser caracterizado em termos de um parâmetro ou combinação de parâmetros;

A terceira classe de relações de escala alométrica ecológica pode não representar exemplos de comportamento escala auto-similar através de uma grande amplitude de escalas. Exemplos podem incluir a relação espécie-área e espécie-tempo e a distribuição de abundância ou massas corporais entre espécies de uma comunidade biológica. Há pesquisadores que afirmam que essas relações não são auto-similares em ordens de magnitudes maiores.

Derivando uma lei de potência a partir de premissas gerais

Uma variável qualquer, que podemos chamar de y , pode ser derivada em relação ao tempo, ou seja, dy/dt , da mesma maneira que outra variável, x , também pode ser derivada em relação ao tempo, ou seja, dx/dt . Essas duas variáveis podem acontecer ao mesmo tempo num dado sistema (seja num objeto que se transforma ao longo do tempo, num fenômeno natural, num sistema artificial, etc.) e possivelmente haveria uma equação que descrevesse a variação dessas variáveis em relação ao tempo. Derivações rápidas da equação geral da alometria podem ser conferidas no quadro 1.

Com isso podemos ver que uma lei de potência surge quando duas variáveis guardam uma relação entre si que é garantida por um fator de transformação b . Se essa relação existe, a variável tempo é eliminada, pois ambas as variáveis estão ocorrendo ao mesmo tempo durante a realização de ambos os fenômenos. Portanto, uma alometria só ocorre quando duas variáveis se inter-relacionam através de um expoente que promove o intercâmbio entre ambas, e essa inter-relação é garantida por uma lei de potência.

Diante dos infindáveis fenômenos que ocorrem nos sistemas naturais e artificiais, é tentador afirmar que pode existir um número infindável de alometrias. Basta apenas relacionar duas variáveis: se elas puderem ser descritas através de uma lei de potência, pronto (e satisfazendo alguns critérios estatísticos), mais uma relação de escala foi descoberta! E se for função da massa corporal de organismos vivos, ela irá pertencer ao grupo das relações alométricas biológicas.

<p>Supomos que duas variáveis quaisquer, x e y, possam ser derivada em relação ao tempo e que essas taxas guardem uma relação aproximada,</p> $\frac{dy}{dt} \approx \frac{dx}{dt}$ <p>e se acrescentarmos</p> $\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} \approx \frac{1}{x} \frac{dx}{dt}$ <p>essa aproximação se torna uma igualdade ao inserir uma constante que transforma uma variável na outra, ou seja,</p> $\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = b \frac{1}{x} \frac{dx}{dt}$ <p>chegando a</p> $\frac{dy}{dx} = b \frac{y}{x}$ $\frac{dy}{y} = b \frac{dx}{x}$ <p>e depois de integrada, surge</p> $y = ax^b$ <p>sendo a uma constante de integração, que na Teoria das Alometrias é chamada de constante de normalização. Essa é a equação que dá suporte ao conceito de alometria criado por Huxley & Teissier (1936).</p>	<p>A massa M é proporcional ao volume V, ou seja, $M \propto V$, e o volume é proporcional ao cubo do comprimento L ou $V \propto L^3$. Portanto</p> $M \propto V \propto L^3$ <p>A área é proporcional ao quadrado do comprimento do organismo</p> $A \propto L^2$ <p>Aí podemos eliminar das duas equações anteriores e obter, por esse método dedutivo, a relação entre $A(t)$ e a massa $M(t)$, que resulta</p> $M \propto L^3 = M^{\frac{1}{3}} \propto L^{\frac{3}{3}} = L \propto M^{\frac{1}{3}}$ $A \propto L^2 = A^{\frac{1}{2}} \propto L^{\frac{2}{2}} = L \propto A^{\frac{1}{2}}$ $A^{\frac{1}{2}} \propto M^{\frac{1}{3}}$ $A^{\frac{1}{2}(\frac{2}{1})} \propto M^{\frac{1}{3}(\frac{2}{1})}$ $A \propto M^{\frac{2}{3}}$ <p>O trabalho de Rubner ficou conhecido como a Lei da Superfície de Rubner (Rubner, 1883) incontestado por 49 anos, até Kleiber (1932).</p>
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Quadro 1. Derivação da lei de potência usada por Huxley & Teissier (1936) para fundamentar a Teoria das Alometrias. A direita está a derivação onde é demonstrada a Lei da Superfície de Rubner.

Na tabela seguinte estão descritas mais de 20 alometrias (Tabela D) dentro das ciências biológicas, principalmente na fisiologia animal e na ecologia. Mas essa lista é pequena diante do total já descrito em todos os setores relacionados à ciência da vida somados as diversas leis de potência existentes na física (lei de Stroke, por exemplo), economia (lei de Pareto, por exemplo), lingüística (lei de Mandelbrot-Zipf, por exemplo), na matemática (fractais, por exemplo), na estatística (análise R/S, por exemplo), etc. Ainda faltou cobrir todas as alometrias relacionadas à fisiologia e ecologia vegetal, que também compreende uma lista extensa.

Até o estabelecimento do conceito de alometria (a partir de Huxley, 1936), como os biólogos atuavam nessa frente de pesquisa?

CHAMP (1924), um fisiologista, escreveu o livro chamado *Sexuality and Hormones* e criou o termo “crescimento desarmônico”, onde clamou ter descoberto a lei que descreve o tamanho relativo de uma característica sexual em função do tamanho corporal. Na sua descoberta, ele descreveu a seguinte lei de potência:

$$V = aM^2$$

sendo V a medida da característica sexual secundária e M a massa corporal. Para o estudo o autor considerou o tamanho do chifre do besouro macho *Dynastes*, mostrando que se o peso aumenta duas vezes, o tamanho do chifre aumenta quatro vezes.

FULTON (1902) explorou a relação entre comprimento e peso de um número diferente de espécies de peixes. Em 1904 ele publicou estudos de

crescimentos de peixes relacionando o comprimento, volume e peso, e afirmou que “de acordo com uma lei bem conhecida, que preconiza que o volume de corpos de formas similares com mesma gravidade específica varia diretamente com o cubo da dimensão correspondente – lei apresentada por Herbert Spencer no seu *Principles of Biology* – um peixe que duplique seu comprimento deve aumentar seu peso em oito vezes”.

KEYS (1928) também cita a lei cúbica de Herbert Spences, afirmando que a relação peso-comprimento poderia ser expressa assim: o peso é igual ao cubo do comprimento vezes uma constante:

$$M = aL^3$$

Mas diante da grande variabilidade encontrada nos experimentos, o autor afirmou que essa relação não dava uma descrição correta da relação peso-comprimento, propondo uma fórmula mais geral

$$M = aL^b$$

A aceitação do conceito de alometria nos diferentes campos da biologia

Biologia da pesca – Relação peso-comprimento – Lei de Fulton

Após FULTON (1902), a relação peso-comprimento foi rapidamente estabelecida na biologia da pesca, principalmente depois de LE CREN (1951). Muitos trabalhos descreveram relações peso-comprimento para uma infinidade de espécies de peixes e isso permitiu a realização por Froese (2006) de uma meta-análise.

Como dito anteriormente, a relação peso-comprimento $M = aL^3$ foi generalizada para $M = aL^b$.

Os valores de b são normalmente distribuídos com média $b = 3$ (FROESE, 2006). Quando $b = 3$ é dito que o peixe cresce isometricamente em relação ao tamanho; quando $b > 3$ o peixe tem crescimento alométrico positivo e quando $b < 3$ é alométrico negativo. Os valores de b podem ir de $1,96 < b < 3,94$. O coeficiente a é entendido na biologia da pesca como fator de condição. Os valores para $\log a$ tem distribuição log-normal e podem ir de $0,0001 < a < 0,273$. Froese (2006) forneceu uma interpretação biológica para a quando $b \approx 3$: quando $a = 0,001$ o peixe tem forma de enguia (alongada); quando $a = 0,01$, o peixe tem forma fusiforme; quando $a = 0,1$, o peixe tem forma esférica.

Tabela I. Lista não exaustiva de diversas relações de escala e relações alométricas descritas na literatura biológica, incluindo o principal trabalho de HUXLEY & TEISSIER (1936) que estabeleceu um marco no desenvolvimento do tema.

Ano	Pesquisador (es)	Título do artigo - revista onde foi publicada	Variável dependente	Variável independente	Fórmula alométrica	Expoente	Lei
1883	Max Rubner	Über den Einfluss der Körpergröße auf Stoff- und Kraftverbrauch Zeitschrift für Biologie (Munich), 19: 535-562	Razão superfície-volume	Massa corporal	$S/V = aM^2$	$b = 2/3$	
1887	E. Dubois	Sur le rapport de l'encephale avec la grandeur du corps chez les Mammifères. Bull. Soc. anthropol. Paris, 4e se rie, 8: 337-374.	Peso do cérebro	Soma	$e = cs^2$		
1904	T. W. Fulton	The rate of growth of fishes Twenty-second Annual Report, Part III. Fisheries Board of Scotland, Edinburgh, pp. 141-241.	Peso do peixe	Comprimento	$W = aL^3$	$b = 3$	Relação peso-comprimento Lei cúbica
1922	O. Arnerhus	Species and area Journal of Ecology, 9: 95-99	Número de espécies	Tamanho da área	$S = cA^z$	$z = 0,25 = 1/4$	Relação espécie-área
1932	Max Kleiber	Body size and metabolism Hilgardia, 6:315-332.	Taxa metabólica basal	Massa corporal	$B = b_0M^3$	$b = 0,75 = 3/4$	Lei de Kleiber
1936	J. S. Huxley e G. Teissier	Terminology of relative growth Nature, 137: 780-782					
1961	L. R. Taylor	Aggregation, variance and the mean Nature, 189: 732-735	Variância populacional	Média populacional	$S_v = aM^2$	$1 < b < 2$	Lei de Potência de Taylor (ou Escala de flutuação espacial)
1965	J. R. Bonner	Size and Cycle Princeton University Press, USA	Tempo de geração (médio)	Massa corporal	$g = aM^b$	$b = 1/4$	
1969	Michael P. Hassell e G. C. Varley	New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control Nature, 223: 1133-1137	Eficiência de procura de recursos	Densidade de consumidores na mancha i	$a_i = cQ_i^m$		
1974	Tom Fenchel	Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size Oecologia (Berl.) 14: 317-326	Taxa intrínseca de crescimento	Massa corporal	$r_{max} = aM^b$	$b = -1/4$	Lei de Fenchel
1978	Robert M. May	Diversity of Insect Faunas eds. Mound, L. A. & Waloff, N. (Blackwell Scientific, Oxford), pp. 188-204.	Número de espécies (essencialmente vertebrados)	Comprimento corporal	$S(U) = cL^2$	$b = -3/2$	
1978	G. A. Parker	Searching for Mates In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds). Behavioural ecology: an evolutionary approach (pp. 234-44). Blackwells	Número de acasalamentos	Número de fêmeas ou Número de machos	$W = NM_0^m$		
1980	Daniel Pauly	On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. Int. Explor. Mer. 39: 175-192.	Comprimento assintótico	Constante de crescimento de von Bertalanffy	$L_\infty = DK^h$	$h = 0,5 = 1/2$	
1981	John Damuth	Population density and body size in mammals Nature 290: 699-700	Densidade populacional	Massa corporal média	$K = aM^b$	$b = -3/4$	Lei de Damuth
1982	L. R. Taylor, e I. P. Woilwod	Comparative synoptic dynamics: 1. Relationships between interspecific and intraspecific spatial and temporal variance-mean population parameters. J. Anim. Ecol. 51, 879-906	Variância temporal da população	Média temporal (em sítios múltiplos e espacialmente separados)	$S_v = aM^2$	$1 < b < 2$	Escala de flutuação temporal
1983	W. A. Calder	An allometric approach to population cycles of mammals Journal of Theoretical Biology 100: 275-282	Períodos de oscilação nas populações de mamíferos herbívoros	Massa corporal	$t = aM^b$	$b = 1/4$	Lei de Calder
1983	W. J. Sutherland	Aggregation and the ideal free distribution Journal of Animal Ecology 52: 821-828	Números de consumidores na mancha i	Número de itens de recursos	$P_i = cN_i^{1/m}$	Quando $m = 0$, todos os indivíduos se alimentam na mancha com a mais alta densidade de recursos	
1983	D. H. Wright	Species-energy theory: an extension of species-area theory Oikos, 41, 496-506					
2001	G. P. Burness, J. Diamond e T. Flannery	Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98, 14518-14523.	Tamanho corporal máximo de um grupo de vertebrados de um continente	Área do continente	$M = kA^2$	Sendo que $b = 0,5$ e k com valores diferentes para herbívoros de sangue quente, frio e carnívoros	
2001	D. A. Keit e D. H. Van Vuren	The Ecology and Macroecology of Mammalian Home Range Area American Naturalist, 157: 637-645	Tamanho do território (Home range)	Massa corporal	$H = aM^b$		
2004	Joel E. Cohen et al.	Body sizes of hosts and parasitoids in individual feeding relationship ????	Tamanho corporal do hospedeiro	Tamanho corporal do parasitóide	$L_{host} = aL_{par}^b$	$b = 3/4$	
2008	M. Kjeild e Ó. Ólafsson	Allometric (scaling) of blood components in mammals: connection with economy of energy? Can. J. Zool. 86: 890-899	Tamanho corporal Tamanho corporal	Hematócrito Hemoglobina			
2009	Callum et al.	Ecological consequences of scaling of chew cycle duration and daily feeding time in Primates Journal of Human Evolution 56: 570-585	Volume processado na mastigação Área dental oclusa Volume processado na mastigação Ciclo de mastigação	Área dental oclusa Massa corporal Massa corporal Massa corporal	$V_c = A_c^2$ $A_o = aM_c^2$ $V_c = aM_c^2$ $C_c = aM_c^2$	$b = 1$ $b = 0,75$ $b = 0,75$ $b = 0,181$	

Numa tentativa de aplicar a relação peso-comprimento e utilizar os parâmetros como indicadores de impacto ambiental, ARAÚJO e colaboradores (2011) estudaram três populações do peixe *Mugil curema*: uma em ambiente de preservação ambiental, uma em região com altas concentrações de compostos mutagênicos e outra em área com concentrações de compostos mutagênicos pouco elevados. Os parâmetros foram revelados e PEREIRA, William Roberto Luiz Silva. Alometrias em toda parte. **RevInter Revista Intertox de Toxicologia, Risco Ambiental e Sociedade**, v. 6, n. 1, p. 78-101, fev. 2013.

a população da região com maiores concentrações de compostos mutagênicos teve o expoente afastado da isometria ($b = 2,77$), enquanto no ambiente preservado ($b = 2,97$) e naquele com concentrações menores ($b = 2,93$) os expoentes ficaram mais próximos da isometria, sugerindo que o expoente poderia ser um bioindicador efetivo. Porém pouco se sabe sobre os mecanismos que determinam a sua variabilidade.

Bioenergética – Lei de Rubner e Lei Kleiber

RUBNER (1883) mediu a taxa metabólica basal de cães de vários tamanhos, notando que a taxa metabólica específica, definida como a taxa metabólica por unidade de massa corporal, era maior em cães menores e menores em cães maiores. Supôs que isso poderia ser atribuído ao fato de um animal menor ter uma área corporal maior em relação a massa, quando comparado a um animal maior. Como cães têm temperatura corporal constante eles devem, no mínimo, produzir calor metabólico na mesma proporção que o perdem na superfície. Ao medir a produção de calor por metro quadrado de superfície corporal, Rubner encontrou valores em torno de 1000 kcal/m² por dia em cães grandes e pequenos, fornecendo apoio para sua teoria de que a taxa metabólica basal deveria ser governada pela razão superfície/volume $S/V \sim M^{2/3}$ necessária para manter o animal aquecido.

De posse dessas evidências Rubner definiu as premissas: animais homeotermos tendem a perder calor para o ambiente; a perda de calor é proporcional a superfície corporal do animal; pequenos animais homeotermos com grandes áreas superficiais em relação ao volume perdem calor mais rapidamente; e um aumento no processo metabólico é necessário para que pequenos animais homeotermos possam manter a temperatura corporal.

Facilmente podemos chegar na alometria de Rubner, partindo de premissas geométricas (ver Quadro 1).

KLEIBER (1932) publicou o artigo “*Body size and metabolism*”, que incluiu um gráfico com o logaritmo do tamanho corporal de mamíferos (de ratos até gado) contra o logaritmo da sua taxa metabólica basal (*basal metabolic rate*, **BMR**), encontrando:

$$BRM = 3,52M^{0,74}$$

Em 1961, no livro *The Fire of Life*, Kleiber usou medidas de mamíferos (ratos até elefantes) aparecendo

$$BRM = 3,40M^{0,75}$$

BMR é medido em watts. Essa é uma das mais conhecidas generalizações na bionenergética, com centenas de BMRs disponíveis para animais de sangue frio (ectotérmicos) e de sangue quente (endotérmicos).

WEST (1999) previu a taxa metabólica de organismos com 20 ordens de magnitude usando a fórmula de Kleiber. Mais tarde, WEST e colaboradores (2002) verificaram que a mesma relação de escala de $M^{3/4}$ cobria 27 ordens de magnitude, revelando a taxa metabólica de uma única célula de determinado mamífero, de uma mitocôndria isolada, de seu

complexo respiratório e de uma molécula citocromo-oxidase. Ou seja, a taxa metabólica realizada por uma única molécula biológica até o maior mamífero terrestre existente (elefante) e quem sabe até o maior ser vivo da terra (baleia-azul), respeita uma mesma regra de escala universal. Quando os dados são estendidos para organismos de sangue frio e organismos unicelulares, a mesma dependência de $\frac{3}{4}$ é manifestada, porém a constante de normalização pode variar (SMIL, 2000).

Com todas essas evidências, essa alometria ficou conhecida como lei de Kleiber, que atualizada pode ser descrita

$$BRM(M) = aM_{esp}^{3/4}$$

Porém, físicos e biólogos queriam saber como o expoente $\frac{3}{4}$, gerado a partir de conceitos da geometria Fractal ou geometria da auto-similaridade, surgia em detrimento do expoente $\frac{2}{3}$, gerado a partir premissas geométricas Euclidianas. Note que de KLEIBER (1932) até WEST e colaboradores (1997) passaram-se 65 anos. A teoria das Geometrias Fractais ou Geometrias Auto-Similares foi estabelecida por MANDELBROT (1983), necessária para fomentar as derivações de WEST e colaboradores, e que coincidentemente, também se aproveita das leis de potência para o cálculo das Dimensões Fractais.

O que motivou WEST e colaboradores (1997) a desenvolver uma teoria geral das alometrias foi a maneira com que as redes de distribuição de recursos se organizam em diferentes sistemas fisiológicos (sistema circulatório, sistema respiratório em animais e sistema vascular nas plantas). O sistema circulatório (ou sistema cardiovascular) é um sistema orgânico que move substâncias para as células e substâncias produzidas pelas células. Os principais componentes do sistema são o coração, o sangue e os vasos sanguíneos (aorta, artéria, arteríolas e capilares). A rede possui diversas ramificações, da aorta (ramificação 0) até os capilares (ramificação N). Essas são as premissas iniciais que levam a derivação do expoente de $\frac{3}{4}$. Para a derivação completa, ver WEST e colaboradores (1997) e WEST (1999).

Sistema respiratório e cardiovascular – alometrias particulares

Os fisiologistas relacionaram diversas variáveis biológicas com a massa corporal. Ao defender a teoria universal que descreve como materiais essenciais são transportados através de redes fractais de preenchimento de espaços através de redes ramificantes e que prevê todos os expoentes relacionados ao transporte, WEST e colaboradores (1997) disponibilizaram essas alometrias encontradas na fisiologia do sistema cardiovascular e respiratório de mamíferos, todas relacionadas com a massa corporal (Tabela II).

Ecologia comportamental - Agregação populacional – Lei de Taylor

A lei de potência de Taylor (TAYLOR, 1961) foi descrita a partir de algumas constatações advindas da estatística. Ela foi usada pela primeira vez por SMITH (1938) e surge ao relacionar dados empíricos de densidades populacionais. Por exemplo, é definido num desenho amostral que serão feitas 10 amostras de organismos dentro de um volume de solo pré-determinado, a cada semana num dado ambiente, por 7 semanas: portanto, teremos 7 grupos com 10 amostras em cada grupo. Depois de contabilizados os organismos em cada amostra, a média e a variância em cada grupo de 10 amostras são calculadas. Esses valores são colocados num gráfico. Empiricamente surge a seguinte lei de potência:

$$S_i^2 = aM_i^b$$

onde S^2 é a variância de um dado grupo de amostras i e M a média desse mesmo grupo de amostras i . Ao plotar a variância contra a média surge uma relação de escala com um valor de b característico. Estatisticamente b mede a maneira que a variância muda com a média: a variância é dependente da densidade exceto quando $b = 1$.

Porém os valores de b descrevem a maneira que os organismos estão distribuídos espacialmente no ambiente, quer seja de maneira aleatória (quando $b = 1$) até a disposição totalmente agregada (quando $b = 2$). Quando $b = 0$, a distribuição espacial dos organismos é regular.

Tabela II. Alometrias descritas no nível fisiológico com seus expoentes característicos. A teoria de WEST e colaboradores (1997) previram todos esses expoentes, com boa aproximação aos dados experimentais.

Alometrias encontradas no sistema cardiovascular:

- Raio da aorta ($r_0 = aM^{\frac{3}{8}}$);
- Pressão da aorta ($\Delta p_0 = aM^0$);
- Velocidade sanguínea da aorta ($u_0 = aM^0$);
- Volume sanguíneo ($V_b = aM^1$);
- Tempo de circulação ($T = aM^{\frac{1}{4}}$);
- Distância de circulação ($l = aM^{\frac{1}{4}}$);
- Volume de curso cardíaco ($C = aM^1$);
- Frequência cardíaca ($\omega = aM^{-\frac{1}{4}}$);
- Output cardíaco ($E = aM^{\frac{3}{4}}$);
- Número de capilares ($N_c = aM^{\frac{3}{4}}$);
- Raio de serviço de volume ($R = aM^{\frac{1}{12}}$);
- Número de Womersley ($\alpha = aM^{\frac{1}{4}}$);
- Densidade dos capilares ($D = aM^{-\frac{1}{12}}$);
- Afinidade de oxigênio ao sangue P_{30} ($A = aM^{-\frac{1}{12}}$);
- Resistência total ($Z = aM^{-\frac{3}{4}}$);
- Taxa metabólica ($B = aM^{\frac{3}{4}}$).

Alometrias encontradas no sistema respiratório:

- Raio da traquéia ($r_t = aM^{\frac{3}{8}}$);
- Pressão intrapleural ($\Delta p_{ip} = aM^0$);
- Velocidade do ar na traquéia ($v = aM^0$);
- Volume pulmonar ($V_l = aM^1$);
- Fluxo de volume de ar para o pulmão ($V_{ap} = aM^{\frac{3}{4}}$);
- Volume do alvéolo ($V_A = aM^{\frac{1}{4}}$);
- Volume tidal ($V_{tid} = aM^1$);
- Frequência respiratória ($f_{resp} = aM^{-\frac{1}{4}}$);
- Potência dissipada ($P = aM^{\frac{3}{4}}$);
- Número de alvéolos ($N_a = aM^{\frac{3}{4}}$);
- Raio do alvéolo ($r_A = aM^{\frac{1}{12}}$);
- Área do alvéolo ($A_A = aM^{\frac{1}{6}}$);
- Área do pulmão ($A_L = aM^{\frac{11}{12}}$);
- Capacidade de difusão do oxigênio ($D_{oxi} = aM^1$);
- Resistência total ($R_{tot} = aM^{-\frac{3}{4}}$);
- Taxa de consumo de oxigênio ($C_{oxi} = aM^{\frac{3}{4}}$).

A lei de potência de Taylor foi aplicada em algumas espécies de invertebrados da comunidade macrobêntica de regiões entre-marés (FLYNN & PEREIRA, 2009) (Figura 1). Esses ambientes são conhecidos como marismas (salt marshes), com a predominância de uma única espécie de planta, o capim-marinho (*Spartina alterniflora*). O ambiente de marisma pode ser classificado em marisma alto (upper marsh) e marisma baixo (lower marsh) pelo grau de exposição às marés. Alguns organismos podem ser encontrados em ambos os ambientes. Foi encontrado os valores de agregação para essas espécies, que coincidiram tanto em marisma alto como em marisma baixo, além de coincidir com a biologia das espécies. Por exemplo, os oligoquetos infaunais *Nereis oligohalina* e *Isolda pulchella* apresentaram $b \approx 2$, e seu modo de vida consiste em se manter no sedimento junto as raízes do capim-marinho. Já o organismo epifaunal *Sphaeromopsis mourei* apresentou $b \approx 1$. Os coeficientes variaram em função do grau de exposição às marés, o que permitiu que fosse criado um índice de estresse ambiental: os maiores valores de a foram associados ao menor sofrimento associado ao maior período de imersão e o aumento de fornecimento de nutrientes trazidos pelas águas.

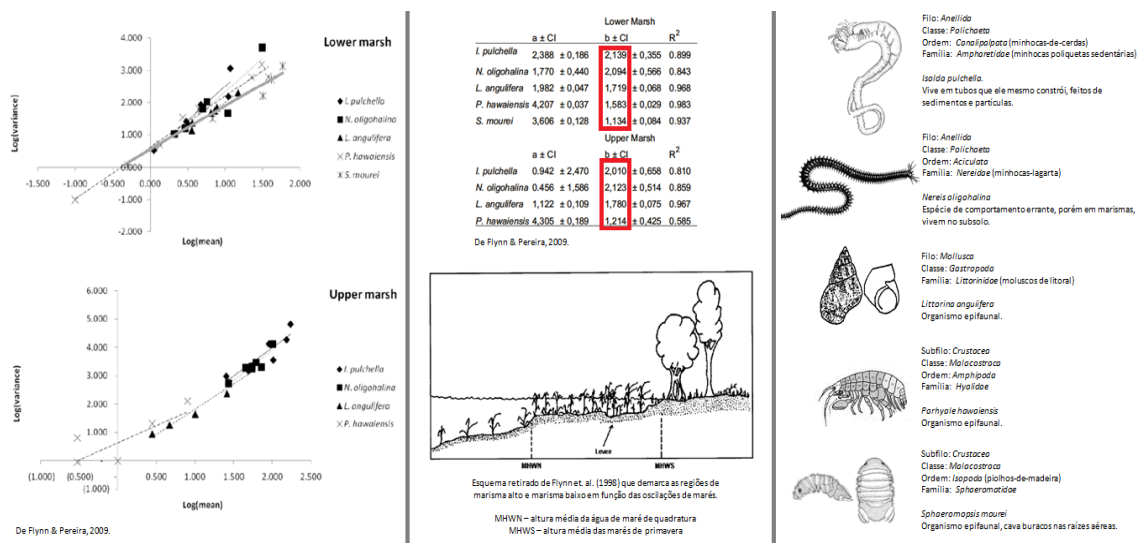


Figura 1. Esquerda: plotagem log-log da média e variância das abundâncias populacionais em marisma baixo (gráfico acima) e em marisma alto (gráfico abaixo) para as cinco principais espécies da macrofauna associada ao banco de capim-marinho *Spartina alterniflora*, que compreende o ecossistema de marisma (direita). No centro estão tabelados os valores para o índice de agregação (**b**) e o coeficiente (**a**), esse último denominado por FLYNN & PEREIRA (2009) como índice de estresse ambiental, associado ao grau de exposição às marés. A figura logo abaixo da tabela é uma representação artística do que seriam ambientes de marisma, alto e baixo.

Macroecologia - Relação espécie-área – Lei de Arrhenius

ARRHENIUS (1921) fez a seguinte experiência: contabilizou o número de espécies de plantas (S) contra uma área de amostragem (A) para uma série de amostras de diferentes tamanhos. Surpreendentemente, apareceu a seguinte regra:

$$S = cA^z$$

A forma fundamental dessa lei mostra que o número total de espécies aumenta com a área. Esse aumento acontece por dois motivos: quanto mais indivíduos são amostrados, a chance de se encontrar uma espécie adicional aumenta, principalmente se as espécies não estão aleatoriamente distribuídas; e uma grande área é apresentada provavelmente maior heterogeneidade ambiental, portanto, contém espécies adicionais que diferem em seus nichos.

Anos depois, e diante de diversas constatações, SCHOENER (1976) chamou-a de “uma das poucas leis genuínas da ecologia de comunidades”. Os valores de z se concentram em torno de $z = \frac{1}{4} = 0,25$. (Alguns exemplos podem ser conferidos na figura 2.

SCHEINER (2003) reconheceu seis tipos de curvas para descrever a relação espécie-área, que podem ser construídas a partir de quatro esquemas de amostragem: (a) *quadrats* estritamente aninhados; (b) *quadrats* arranjados num *grid* contínuo; (c) *quadrats* arranjados em *grids*

regulares, mas não contíguos; (d) ou em áreas em que variam de tamanho, como ilhas ou fragmentos florestais.

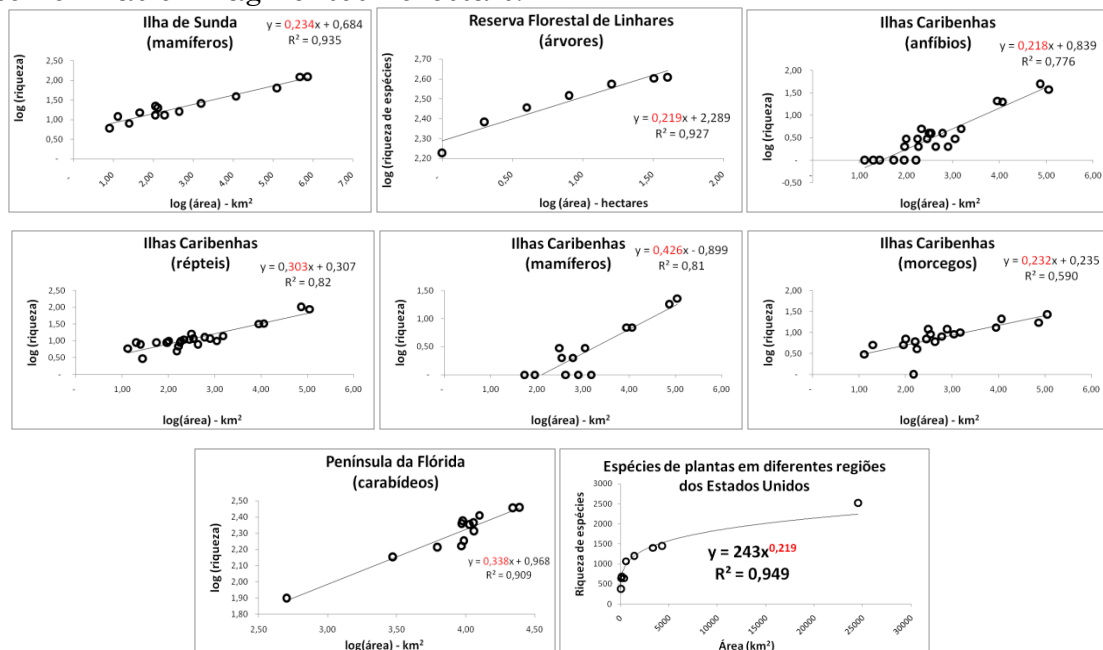


Figura 2. Alguns exemplos de plotagens log-log da riqueza de espécies contra a área, revelando o expoente da relação espécie-área. Não importa o táxon e nem a região, a relação tende a ser respeitada, com maior ou menor coeficiente de determinação e alguma variabilidade no expoente. O último gráfico não apresenta os dados logaritimizados. Dados para Ilhas Caribenhas: WRIGHT (1981); Estados Unidos: JOHNSON et al. (1968); Península da Flórida, Estados Unidos: PECK et al. (2005); Ilha de Sunda (?); Reserva Florestal de Linhares, Brasil: ROLIM & NASCIMENTO (1997).

Numa meta-análise, DRAKARE et al. (2006) obtiveram os expoentes (z) e os coeficientes de correlação (R^2) para 794 relações espécie-área publicadas na literatura. O valor médio para a inclinação foi de $z = 0,27$, variando entre $0 < z < 1$, com o valor médio da qualidade do ajustamento de $R^2 = 0,718$. Diversas variáveis foram consideradas ao classificar as diferentes relações espécie-áreas, dado a diferenças substanciais nos estudos realizados em arquipélagos e continentes, bem como entre habitats, diferentes graus de conectividade. Os valores foram testados considerando o ecossistema terrestre e aquático (o fator do domínio) e foram testadas diferenças entre tipos de ecossistema (habitat, contraste, ilhas, continentes florestados, continentes não-florestados, lagos, riachos e oceanos). Os “domínios” refletem as diferenças nas origens fisiológicas e evolutivas das espécies em ambientes terrestres e aquáticos bem como os contrastes na complexidade espacial entre esses ecossistemas maiores. “Habitats” focam as diferenças potenciais que surgem a partir de diferentes complexidades espaciais e isolamento. Os autores esperaram encontrar diferenças significantes. Os resultados mostraram que as diferenças encontradas no expoente foram mínimas entre os domínios terrestres e aquáticos, porém foram encontradas variações significantes entre diferentes habitats, tanto

para o expoente quanto para o coeficiente de correlação. A discussão é extensa e pode ser conferida em DRAKARE et al. (2006).

Existe uma inter-relação entre a relação espécie-área e mais duas leis de escala ecológicas: a frequência de espécies *versus* o comprimento da espécie e a massa corpórea máxima *versus* a área. SOUTHWOOD e colaboradores (2006) mostraram que resultados empíricos relacionando a massa corpórea máxima de vertebrados terrestres com a raiz quadrada da área se adaptam as expectativas teóricas dadas pelas duas leis citadas. Além disso, o expoente que surge ao relacionar o comprimento das espécies *versus* a frequência de espécies sugere uma dimensão para o espaço de nicho para comunidades de vertebrados de $D \approx 3/2$ e esse valor associado à lei de potência para tamanho corpóreo máximo *versus* a área, dão origem ao expoente canônico da relação espécie-área $z \approx 1/4$.

Dinâmica populacional - Taxa intrínseca de crescimento – Lei de Fenchel

Toda população biológica possui a capacidade natural de crescer e essa lei é formulada da seguinte maneira: uma população irá crescer (ou declinar) exponencialmente desde que toda a interferência sentida pelos indivíduos permanecer constante ao longo do tempo. Sua formulação é muito antiga e nasceu do demógrafo Thomas Malthus (MALTHUS, 1798). Parte da equação diferencial

$$(1) \frac{dN}{dt} = rN = (b - d)N$$

cuja solução é uma função exponencial na forma

$$(2) N(t) = N(0)e^{rt} = N(0)e^{(b-d)t}$$

Essas equações podem ser traduzidas da seguinte maneira. A forma diferencial diz que a taxa de crescimento da população N em função do tempo (lado esquerdo da equação 1) diz que a taxa de crescimento populacional (r) regula o crescimento dessa população e essa mesma taxa se traduz num balanço entre a taxa de indivíduos que nascem (b) e a taxa de indivíduos que morrem (d).

A solução da equação (1) é apresentada na equação 2, informando que o crescimento dessa população acontece na forma exponencial, possuindo uma variável (o tempo t) e dois parâmetros (r e $N(0)$). Quem determinará o quanto a população irá crescer/diminuir dentro de um intervalo de tempo será a taxa de crescimento (r). Para uma população crescer, ela dependerá de uma população inicial ($N(0)$). Nunca crescerá se $N(0) = 0$ (condição de extinção), pois não há indivíduos para reprodução. Teoricamente toda população isolada crescerá num ambiente estável e livre de interferências ambientais somente quando $N(0) = 2$, uma população compreendida por um único macho e uma única fêmea. Porém existem organismos que se reproduzem por fissão binária, por exemplo.

Darwin usou os princípios dessa equação para formular a teoria da Seleção Natural. O próprio Malthus chegou a conclusões que ajudaram no desenvolvimento da Sociologia e da Economia. Sua modelagem muito fácil PEREIRA, William Roberto Luiz Silva. Alometrias em toda parte. **RevInter Revista Intertox de Toxicologia, Risco Ambiental e Sociedade**, v. 6, n. 1, p. 78-101, fev. 2013.

faz parte de muitos cursos de introdução ao cálculo diferencial e integral e é a porta de entrada para conceitos relacionados à dinâmica de populações, como veremos.

FENCHEL (1974) mostrou que r não está relacionado apenas com o balanço entre nascimentos e mortes. Ao relacionar r com o tamanho corporal de diversos seres vivos, de diferentes espécies, encontrou uma relação alométrica muito interessante, onde a taxa intrínseca diminuía conforme o tamanho corporal aumentava. Designou r_{max} , pois essas taxas foram obtidas a partir de experimentos controlados, onde se garantia as condições necessárias para que houvesse um crescimento populacional explosivo (ou seja, minimizou a quantidade de baixas no contingente). Fenchel encontrou valores que puderam ser aproximados a seguinte lei de escala:

$$r_{max} = aM^{-1/4}$$

Deduz-se que r_{max} raramente acontece na natureza, dados os diversos fatores biológicos que regulam e/ou controlam as populações naturais. Os valores para o expoente ficaram muito próximos de -0,25, porém o coeficiente variou para os diferentes grupos estudados (fagos, bactérias, protozoários, homeotermos metazoários e homeotermos). BLUEWEISS e colaboradores (1978) usaram os dados de Fenchel para populações cultivadas em laboratório, atingindo um amplo espectro de táxons, encontrando $r_{max} = 1,6M^{-0,26}$. O expoente se manteve muito próximo de $b = -0,25 = -1/4$.

REISS & SCHMID-ARAYA (2010) calcularam e compararam o potencial de crescimento de organismos que realizam fissão binária, de várias espécies mantidas em cultura (das ordens Ciliata, Turbellaria, Rotifera, Nematoda, Oligochaeta, Cyclopoida, Harpacticoida, Ostracoda e Cladocera), além de dados de outras espécies disponíveis na bibliografia, resultando num total de 100 espécies. Assumindo que as taxas usadas no trabalho representam a taxa de crescimento potencial inerente de culturas e que o crescimento populacional é exponencial, e fornecendo o valor de rotatividade de biomassa por dia. Após estimar a massa corporal média e a taxa de crescimento para cada uma das espécies, os valores foram plotados num gráfico log-log. A equação gerada foi:

$$\log(r_{max}) = -0,29\log(M) - 1,38$$

ou na forma usual

$$r_{max} = 0,041M^{-0,29}$$

MASSARO (2006) acompanhou o crescimento populacional de *Hydra viridissima*, o principal representante do filo Cnidaria de água doce. A espécie foi cultivada em laboratório, em 9 experimentos diferentes (figura 3).

Se considerarmos que o grupo Ciliata tem massa individual média de $M = 0,038 \pm 0,238 \mu\text{g C}$ (REISS & SCHMID-ARAYA, 2010) e inclui a espécie *H. viridissima*, aplicando na relação $r_{max} = 0,041M^{-0,29}$, encontraremos $r_{max}(H. viridissima) = 0,1058/\text{dia}$, valor diferente daquele encontrado por MASSARO (2006) $r_{max}(H. viridissima) = 0,047/\text{dia}$. Porém a massa corporal média para esse grupo apresentou uma grande variação. Se considerarmos a amplitude máxima de variação, ou seja, $M = 0,038 +$

0,238 = 0,276 $\mu\text{g C}$ e aplicarmos novamente na lei de potência, surge $r_{\max}(\text{H. viridissima}) = 0,059/\text{dia}$, se aproximando do valor médio encontrado por MASSARO (2006). No experimento 2 de Massaro, surgiu $r_{\max}(\text{H. viridissima}) = 0,061/\text{dia}$. Portanto, a lei de Fenchel realmente prevê a taxa máxima de crescimento natural conhecendo a massa corporal média do organismo, apresentando, no entanto, grande variação dos valores.

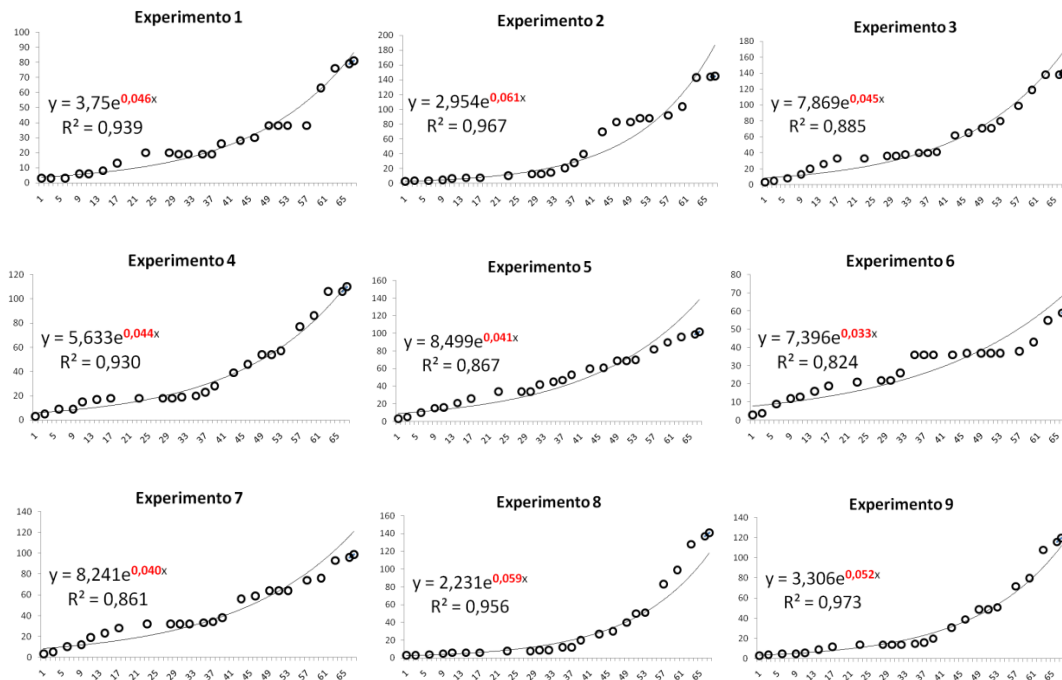


Figura 3. Crescimento exponencial de *Hydra viridissima* em experimentos controlados, revelando r_{\max} . Note que houve variação nos valores, sendo que foi sugerido para espécie $r_{\max} = 0,047 \pm 0,009$. Adaptado de Massaro (2006).

Recentemente os pesquisadores procuram pelos mecanismos que permeiam o surgimento de r_{\max} e a lei de Fenchel. Além da taxa máxima ser função da massa corporal, é função também da temperatura, sendo que esse último determinante está intimamente associado ao fornecimento de energia necessário para disparar reações metabólicas de transformação de energia e biossíntese. A biossíntese reflete na taxa metabólica, e esta é dependente da massa corporal (SAVAGE et al., 2004).

A Lei de Fenchel e os achados de SAVAGE e colaboradores (2004) participam primariamente na ecologia e evolução das espécies porque r_{\max} controla a habilidade da população se recuperar de um impacto, de expandir para habitats ainda não ocupados e de competir com outras espécies (ANDERSON-TEIXEIRA et al., 2009).

A taxa intrínseca parece realmente fornecer à espécie habilidade de se recuperar de um estresse de origem biótica causado pelos efeitos da competição interespecífica. No litoral sul de São Paulo, Brasil, os crustáceos anfípodas *Hyale nigra*, *Caprella penantis* e *C. danilevskii* foram monitoradas junto às demais espécies que compreendem a comunidade associada à alga *Bryocladia thrysigera* (VALERIO-BERARDO & FLYNN,

2002). *C. penantis* e *C. danilevskii* quando isoladas no ambiente, apresentam $r = 0,04/\text{dia}$ e $r = 0,05/\text{dia}$, respectivamente. Durante o processo competitivo, quando as densidades dos dois caprelídeos se encontraram baixas, *H.nigra* realizou um início de crescimento exponencial, que curiosamente também revelou $r = 0,05/\text{dia}$ (FLYNN & PEREIRA, 2012, no prelo). Os autores não verificaram se essas taxas correspondem à taxa máxima. Entretanto, as ótimas condições ambientais e bióticas onde os caprelídeos monitorados realizaram crescimento exponencial, a habilidade de *H. nigra* se recuperar de um período de interferência competitiva e a convergência dos resultados levam a crer que os r 's calculados se encontravam próximos de r_{max} .

Dinâmica Populacional - Densidades populacionais – Lei de Damuth

Os conceitos da dinâmica de populações de abundância populacional e massa corporal incentivaram Damuth (1981) a relacionar essas duas variáveis. Damuth compilou densidades populacionais estacionárias (algo próximo da capacidade suporte K) de várias espécies de mamíferos herbívoros (consumidores primários), e relacionou a densidade populacional média de cada espécie com a massa corporal média dos indivíduos da espécie correspondente, encontrando uma relação alométrica importante:

$$N(M_{\text{média}}) = cM_{\text{espécie}}^{-3/4}$$

Esse resultado significativo mostra que é possível prever a densidade populacional média que uma espécie pode realizar no equilíbrio (ou seja, na capacidade-suporte) se conhecermos a massa corporal média que uma espécie tem, ou em outras palavras, a densidade populacional média no equilíbrio é função da massa corporal média. A densidade populacional decai à medida que a massa corporal aumenta, seguindo uma taxa de decaimento constante (de -0,75 ou -3/4). Essa descoberta levou Damuth a supor que existam mais regras gerais que determinem a estrutura de comunidades biológicas.

Em 1987 Damuth foi além e fez a mesma relação incluindo outros mamíferos (564 no total de espécies estudadas, sendo N medido em indivíduos/km² e massa M medida em g, de ratos até elefante), chegando ao resultado de

$$N(M_{\text{média}}) = 10^4 M_{\text{espécie}}^{-0,76}$$

O expoente ficou muito próximo de $b = -0,75 = -3/4$.

Comentários

Nesse breve levantamento podemos verificar que as alometrias levaram um longo tempo para se estabelecer e que foram investigadas por mais de um século. À medida que as diferentes áreas da biologia se

desenvolviam, lentamente as relações de escala apareciam diante dos pesquisadores, revelando que a natureza guardava uma propriedade até então desconhecida na sua integridade, manifestada através das leis de potência. Para muitos a natureza é complexa demais para ser entendida, mas paradoxalmente, existem regras muito claras e simples que a natureza tende a respeitar. Óbvio que existe grande variabilidade, originada de diversas fontes que promovem variações genéticas, fisiológicas, evolutivas, ambientais, entre outras, que podem explicar os desvios que surgem nessas relações. Mas, mesmo assim, parece que existe um “manual” de organização, contido nos diferentes níveis de organização natural e uma das indicações contida nesse manual é que a realização de um fenômeno dependa essencialmente do funcionamento e realização de outro, determinado por um fator de transformação (seguindo Huxley & Teissier) ou por um expoente característico (seguindo os demais pesquisadores).

Se as alometrias surgiram naturalmente apontando uma maneira possível de descrever e entender as inter-relações entre os mais diversos fenômenos naturais, parece que há muita coisa ainda a ser descoberta. Basta apenas combinar as variáveis certas. E além do mais, a combinação de alometrias leva a outras, como a Regra da Equivalência Energética, demonstrada por DAMUTH (1987) ou a Teoria Metabólica da Ecologia, edificada por BROWN e colaboradores (2004).

O campo das alometrias está em pleno desenvolvimento, envolvendo muito debate entre ecólogos, fisiologista, botânicos, físicos, matemáticos, bioquímicos, etc. Portanto, é um setor da biologia muito interessante e com potencial enorme para resolver problemas de aplicação prática.

Referências bibliográficas

ANDERSON-TEIXEIRA, K. J.; SAVAGE, V .M; ALLEN, A. P.; GILLOOLY, J. F. **Allometry and metabolic scaling in ecology**. In: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, p. 1-9. 2009.

ARAÚJO, C. C.; FLYNN, M. N.; PEREIRA, W. R. L. S. Fator de condição e relação peso-comprimento de *Mugil curema* Valenciennes, 1836 (Pisces, Mugilidae) como indicadores de estresse ambiental. **RevInter Revista Intertox de Toxicologia, Risco Ambiental e Sociedade**, v. 4, n. 3, p. 51-64, 2011.

ARRHENIUS, O. Species and area. **Journal of Ecology**, v. 9, p. 95-99, 1921.

BLUEWEISS, L. et al. Relationship between body size and some life history parameters. **Oecologia**, v. 37, n. 2, p. 257-272, 1987.

PEREIRA, William Roberto Luiz Silva. Alometrias em toda parte. **RevInter Revista Intertox de Toxicologia, Risco Ambiental e Sociedade**, v. 6, n. 1, p. 78-101, fev. 2013.

BROWN, J. H. et al. The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B: Biological Science**, v. 357, p. 619-626, 2002.

BROWN, J. H. et al. Towards a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771-1789, 2004.

CHAMPY, C. **Sexualité et hormones**. Doin, Paris. 1924.

DAMUTH, J. Population density and body size in mammals. **Nature**, v. 290, p. 699–700, 1981.

DAMUTH, J. 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, 1987.

DRAKARE, S.; LENNON, J. J. & HILLEBRAND, H. The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. **Ecology Letters**, v. 9, p. 215-227, 2006.

FENCHEL, T. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. **Oecologia**, v. 14, p. 317-326, 1974.

FLYNN, M. N.; WAKABARA, Y. & TARARAM, A. S. Macrobenthic associations of the lower and upper marshes of a tidal flat colonized by *Spartina alterniflora* in Cananea lagoon estuarine region (southeastern Brazil). **Bulletin of Marine Science**, v. 63, n. 2, p. 427-442, 1998.

FLYNN, M. N. & PEREIRA, W. R. L. S. Estimation of Taylor's Power Law parameters a and b for tidal marsh macrobenthic species. **CICIMAR Oceánides**, v. 24, n. 2, p. 85-90, 2009.

FLYNN, M. N. & PEREIRA, W. R. L. S. Ecological model of competitive interaction among three species of amphipods associated to *Bryocladia thrysigera*, Peruíbe, São Paulo and the extremely environmental stress effects. 2012. (in submission).

FULTON, T. W. The rate of growth of fishes. **20th Annual Report of the Fishery Board of Scotland**, v. 3, p. 326-446, 1902.

FROESE, R. Cube law, condition factor and weight- length relationships: history, meta-analysis and recommendations. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 22, p. 241-253, 2006.

GAYON, J. History of the concept of allometry. **American Zoologist**, v. 40, p. 748-758, 2000.

PEREIRA, William Roberto Luiz Silva. Alometrias em toda parte. **RevInter Revista Intertox de Toxicologia, Risco Ambiental e Sociedade**, v. 6, n. 1, p. 78-101, fev. 2013.

HUXLEY, J. S. & TEISSIER, G. Terminology of relative growth. **Nature**, v. 137, p. 780–781, 1936.

JONHSON, M. P.; MASON, L. G. & RAVEN, P. H. Ecological parameters and plant species diversity. **The American Naturalist**, v. 102, p. 297-306, 1968.

KEYS, A. B. The weight-length relation in fishes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 14, p. 922-925, 1928.

KLEIBER, M. Body size and metabolism. **Hilgardia**, v. 6, p. 315–351, 1932.

KLEIBER, M. **The Fire of Life: an introduction to animal energetics**. Wiley, New York. 454 p., 1961.

LE CREN, E. D. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch. (*Perca fluviatilis*). **Journal of Animal Ecology**, v. 20, p. 201-219, 1951.

MANDELBROT, B. B. **The fractal geometry of nature**. Freeman, New York, 1983.

MALTHUS, T. R. **An essay on the principle of population**. J. Johnson, London, 1798.

MASSARO, F. C. **Estudos ecotoxicológicos com *Hydra viridissima* (Cnidaria: Hydrozoa)**. Dissertação de Mestrado na Escola de Engenharia de São Carlos da Universidade de São Paulo.

PECK, S. B.; LARIVÉE, M. & BROWNE, J. Biogeography of Ground Beetles of Florida (Coleoptera: Carabidae): The Peninsula Effect and Beyond. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 98, n. 6, p. 951-959, 2005

REISS, J. & SCHMID-ARAYA, J. M. Life history allometries and production of small fauna. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 497-507, 2010.

ROLIM, S. G. & NASCIMENTO, H. E. M. Análise da riqueza, diversidade e relação espécie-abundância de uma comunidade arbórea tropical em diferentes intensidades amostrais. **Scientia Forestalis**, n. 52, p. 7-16, 1997.

RUBNER, M. Über den Einfluss der Körpergröße auf Stoff- und Kraftwechsel. **Zeitschrift für Biologie (Munich)**, v. 19, p. 535–562, 1883.

SAVAGE, V. M. et al. Effects of body size and temperature on population growth. **The American Naturalist**, v. 163, n. 3, p. 429-441.

PEREIRA, William Roberto Luiz Silva. Alometrias em toda parte. **RevInter Revista Intertox de Toxicologia, Risco Ambiental e Sociedade**, v. 6, n. 1, p. 78-101, fev. 2013.

SCHEINER, S. M. Six types of species-area curves. **Global Ecology & Biogeography**, v. 12, p. 441-447, 2003.

SCHOENER, T. W. **The species-area relation within archipelagos: models and evidence from island land birds**. Proceedings of the 16th International Ornithological Conference (ed. by H.J. Frith and J.H. Calaby), pp. 629–642. Australian Academy of Science, Canberra, 1976.

SMIL, V. Laying down the law. **Nature**, 403: 597, 2000.

SMITH, H. F. An empirical law describing heterogeneity in the yield of agricultural crops. **Journal of Agricultural Science**, v. 28, p. 1-23, 1938.

SOUTHWOOD, T. C.; MAY, R. M. & SUGIHARA, G. Observations on related ecological exponents. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 18, p. 6931-6933.

TAYLOR, L. R. Aggregation, variance and the mean. **Nature**, v. 189, p. 721-735, 1961.

VALÉRIO-BERARDO, M. T. & FLYNN, M. N. Composition and seasonality of an amphipod community to the Associated algae *Bryocladia trysigera*. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, n. 4A, p. 735-742, 2002.

WEST, G. F.; BROWN, J. H. & ENQUIST, B. J. A general model for the origin of allometric scaling in biology. **Science**, v. 276, n.4, p. 122-126, 1997.

WEST, G. B. The origin of universal scaling laws in biology. **Physica A**, v. 263, p. 104-113, 1999.

WEST, G. F.; WOODRUFF, W. H. & BROWN, J. H. Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 1, p 2473-2478, 2002.

WRIGHT, S. J. Intra-archipelago vertebrate distributions: the slope of the species-area relation. **American Naturalist**, v. 118, n 5, p. 726-748, 1981.

