



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (PPGBIO)
MESTRADO EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

Michelle Tavares Cardoso Andreu

**Análise macroecológica das variações no tamanho e formato do corpo de
tubarões da costa do Oceano Atlântico**

Rio de Janeiro, 2017

Michelle Tavares Cardoso Andreu

Análise macroecológica das variações no tamanho e formato do corpo de tubarões da costa do Oceano Atlântico

Dissertação apresentada ao Programa de Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro como requisito para obtenção do grau de Mestre em Biodiversidade Neotropical.

Orientador: Prof. Dr. Marcos de Souza Lima Figueiredo
Co-orientador: Prof. Dr. Rafael da Rocha Fortes

Rio de Janeiro - RJ

2017

Análise macroecológica das variações no tamanho e formato do corpo de tubarões da costa do Oceano Atlântico

Dissertação apresentada ao Programa de Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro como requisito para obtenção do grau de Mestre em Biodiversidade Neotropical.

Rio de Janeiro, ____ de _____ de 2017

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Marcos de Souza Lima Figueiredo (Orientador)
Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ

Prof. Dr. Marcelo de Moraes Weber
Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ

Prof. Dr. Carlos Henrique Soares Caetano
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO

Prof.^a Dra. Maria Lucia Lorini
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha amada mãe pelo apoio ao longo da minha caminhada. Você é e sempre será minha melhor amiga. Ao meu pai, hoje estrela, por me cuidar de longe. Devo tudo o que sou a vocês.

A Prof.^a Dra. Maria Lucia Lorini, minha orientadora de coração, por todo o tempo, inspiração e carinho. A convivência contigo me fez crescer e amadurecer como pessoa e profissional.

Ao Prof. Dr. Marcos de Souza Lima Figueiredo pela imensa ajuda, paciência e dedicação. Não tivemos tempo para capinar nesse processo!

Ao Prof. Dr. Rafael da Rocha Fortes, meu co-orientador e eterno titio, pelos ensinamentos durante todo esse período.

Aos meus amigos de laboratório e do mestrado, Cadu Arlé, Mariana Hasselman, Alexia Magalhães, Eduardo Minsky, Gabriel Panigai, Jemilli Viaggi, Karoline Oliveira, Marco Kato e Prof. Dr. Lazaro Laut pela troca, sempre com muita alegria e companheirismo.

Aos meus queridos, Julia Almeida, Fernanda Ferreira, Rafaella Carvalho, Daniel Rodrigues, Erika Pozzan e Mary Dopico pela força psicológica e amizade.

Aos professores Prof. Dr. Marcelo de Moraes Weber e Prof. Dr. Carlos Henrique Soares Caetano por aceitarem o convite para fazer parte da banca.

À UNIRIO, minha faculdade querida, e à CAPES pela bolsa de Mestrado.

“Tanto mar, tanto mar
Sei também quanto é preciso, pá
Navegar, navegar.” (Chico Buarque)

RESUMO

Os padrões de variação do tamanho do corpo têm sido amplamente estudados, pois podem influenciar muitos aspectos da biologia dos organismos. Um dos padrões mais conhecidos e estudados é a regra de Bergmann, que descreve a associação entre o tamanho corporal da espécie e a latitude. O mecanismo proposto para explicar o padrão seria a menor relação superfície/volume encontrada em animais grandes, o que deve resultar em uma vantagem energética em ambientes frios devido a conservação do calor corporal. Originalmente formulada para endotérmicos, ainda é controverso se a regra pode ser aplicável a ectotérmicos. O presente estudo avaliou os fatores ambientais que estão relacionados à variação de tamanho e formato do corpo de tubarões que habitam a plataforma continental do Oceano Atlântico, além de desconstruir as análises comparando os modos de reprodução. Utilizamos mapas com uma resolução espacial de um grau para documentar gradientes de tamanho corporal interespecíficos, examinando hipóteses ligadas a variações ambientais e ação antrópica. Foram analisados dados de distribuição e tamanho corporal de 464 espécies, modo de reprodução de 376 espécies, e formato corporal de 357 espécies. Os resultados demonstram que os tubarões não seguem a Regra de Bergmann em um nível global, no entanto as variáveis ambientais parecem apresentar uma forte relação com o tamanho e formato do corpo, sendo muitas vezes mais explicativas que o gradiente latitudinal.

Palavras-chave: Macroecologia, análises baseadas em assembleia, variação do tamanho corporal, regra de Bergmann, impacto humano, ectotérmicos, tubarões.

ABSTRACT

Patterns of variation of body size have been extensively studied as they can influence many aspects of the biology of organisms. One of the best known and studied patterns is the Bergmann's rule, which describes the association between body size of the species and latitude. The proposed mechanism to explain the pattern would be the lower surface / volum ratio found in large animals, which should result in an energetic advantage in cold environments due to the conservation of body heat. Originally formulated for endotherms, it is still controversial whether the rule may be applicable to ectotherms. The present study evaluated the environmental factors that are related to the size and shape variation of the body of sharks that inhabit the continental shelf of the Atlantic Ocean, besides deconstructing the analyses comparing the reproduction modes. We used maps with a spatial resolution of one degree to document interspecific body size gradients, examining hypotheses related to environmental variations and anthropic action. Distribution and body size data of 464 species, mode of reproduction of 376 species, and body size of 357 species were analyzed. The results show that sharks do not follow the Bergmann's Rule at a global level, but environmental variables seem to have a strong relationship with body size and shape and are often more explanatory than the latitudinal gradient.

Keywords: Macroecology, assemblage-based method, body size gradients, Bergmann's rule, human impact, Ectothermic, shark

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1.** Medição das dimensões de comprimento total e altura do corpo. Imagem (A) representa uma foto de uma espécie de tubarão, enquanto a imagem (B) um esquema.
- Figura 2.** Representação dos losangos de acordo com a maior e menor razão comprimento/ altura das espécies.
- Figura 3.** Temperatura do mês mais frio na região da plataforma continental.
- Figura 4.** Amplitude térmica na região da plataforma continental.
- Figura 5.** Salinidade na região da plataforma continental.
- Figura 6.** Produtividade na região da plataforma continental.
- Figura 7.** Distância da costa, sinalizando a preferência de habitat, na região da plataforma continental.
- Figura 8.** Batimetria média na região da plataforma continental.
- Figura 9.** Temperatura média na região da plataforma continental.
- Figura 10.** Impacto humano da pesca na região da plataforma continental.
- Figura 11.** Relação entre a média do tamanho corporal de tubarões do Oceano Atlântico e a latitude.
- Figura 12.** Relação entre a mediana do tamanho corporal de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico e a latitude.
- Figura 13.** Média do tamanho do corpo da superordem Selachimorpha.
- Figura 14.** Média do tamanho corporal das espécies presentes na plataforma continental.
- Figura 15.** Mediana do tamanho corporal das espécies presentes na plataforma continental.
- Figura 16.** Intervalo de confiança estimativa do efeito da produtividade primária sobre o tamanho médio dos tubarões costeiros do Oceano Atlântico.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Ajuste dos diferentes modelos aos dados de tamanho médio de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Tabela 2. Relação das variáveis ambientais com o tamanho médio de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Tabela 3. Ajuste dos diferentes modelos aos dados da mediana do tamanho de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico

Tabela 4. Relação das variáveis ambientais com a mediana do tamanho de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico

Tabela 5. Ajuste dos diferentes modelos aos dados de formato médio de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Tabela 6. Relação das variáveis ambientais com o formato médio de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Tabela 7. Ajuste dos diferentes modelos aos dados da mediana do formato de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Tabela 8. Relação das variáveis ambientais com a mediana do formato de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico

SUMÁRIO

RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	ix
1. INTRODUÇÃO	
1.1. Macroecologia.....	1
1.2. Tamanho corporal.....	4
1.3. Regra de Bergmann.....	5
1.4. Ambientes marinhos e tubarões.....	8
2.OBJETIVOS	9
3. METODOLOGIA	
3.1. Dados das espécies	11
3.2. Variáveis ambientais	14
3.3. Autocorrelação espacial	19
3.4. Análise de dados	19
4. RESULTADOS	21
4.1. Tamanho do corpo.....	23
4.2. Formato do corpo.....	26
4.3. Modo de reprodução.....	28
5. DISCUSSÃO	29
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	33
7. BIBLIOGRAFIA	34

1. INTRODUÇÃO

1.1. Macroecologia

Ao longo dos anos a Ecologia vem ganhando força como ciência. No entanto, uma das maiores críticas advém do fato da Ecologia, muitas vezes, não apresentar um caráter preditivo. Segundo Houlahan et al. (2017), um compromisso renovado com a previsão permitiria que os ecólogos abordassem questões críticas sobre a generalização dos resultados que estão sendo gerados e sobre os progressos que estão sendo feitos para a compreensão do mundo natural. Dada à magnitude atual dos impactos advindos das mudanças ambientais globais, a predição ecológica tornou-se uma necessidade imperativa e uma demanda da sociedade (MEA, 2005; IPCC, 2007). Desta forma, cresce a demanda por estudos que apontem modelos preditivos da natureza, visto que, cada vez mais, faz-se necessário antecipar e propor medidas de controle e remediação dos impactos que nossa civilização vem impondo ao meio ambiente (Ehrlich & Wilson, 1991; Hughes *et al.*, 1996; Fleishman *et al.*, 1998; Brown, 1999; MEA, 2005; / Fortes, 2007; IPCC, 2007). Em um artigo que teve grande impacto na literatura, Lawton (1999) questionou a existência de leis ecológicas. Este autor defendeu que a descoberta de padrões e leis gerais nos sistemas ecológicos requer que se dirija mais esforço de investigação à macroecologia, pois a mesma se ocupa de níveis mais gerais da hierarquia ecológica, considerando grandes conjuntos de espécies, em amplas escalas espaciais e temporais, onde a contingência é mais facilmente manuseável (El-Hani, 2006).

Os estudos dos processos ecológicos em grandes escalas espaciais antecedem a construção da ecologia. Questões atualmente discutidas têm sua origem no passado, em estudos naturalísticos, quando expedições individuais (*e.g.* Georges-Louis de Buffon, Alexander von Humboldt, Alfred Wallace, Charles Darwin) incluíam, por exemplo, descrições das variedades de plantas distribuídas em diferentes locais, sob condições climáticas distintas e a discriminação entre o tamanho da população, a diversidade de espécies e os limites de distribuição das mesmas (Egerton 2012). Diversas questões de ampla abrangência espacial e temporal já eram investigadas de maneira sistemática no início do século XX (*e.g.* Grinnell 1917; Arrenius 1921; Willis 1922; Gouveia 2013). Tais investigações foram determinante para o estabelecimento de alguns conceitos que subsidiariam o conhecimento macroecológico presente (*e.g.* Hutchinson 1957; Preston 1960; MacArthur & Wilson 1963; Janzen 1967; MacArthur 1972; Gouveia 2013). É neste contexto que se insere a Macroecologia, um campo da Ecologia que agrega conhecimentos de várias ciências, sendo considerado, portanto, um campo da ciência multidisciplinar, no qual se agregam a Ecologia, a Macroevolução, a Biogeografia, a Geologia, a Paleontologia e a Climatologia (Fortes, 2007).

A Macroecologia é um programa científico de pesquisa criado para investigar as relações entre organismos e seu ambiente que envolve caracterizar e explicar padrões estatísticos de abundância, distribuição e diversidade, com foco em grandes grupos taxonômicos em amplas escalas espaciais e/ou evolutivas (Brown, 1995; Diniz-Filho *et al.*, 2006). A partir da ideia conceitual de Brown *et al.* (2003) com ênfase em trabalhos analíticos, a macroecologia busca descrever e explicar os padrões e processos revelados pela distribuição estatística de variáveis entre um grande número de unidades equivalentes (“partículas ecológicas”), mas que não são iguais. Na abordagem macroecológica pode-se utilizar como partículas ecológicas os indivíduos em populações ou espécies; as espécies em um grupo taxonômico ou em unidades espaciais (locais, regiões), representando assembleias ou comunidades distribuídas no espaço geográfico (Diniz-Filho *et al.*, 2004).

A Macroecologia foi considerada por vezes como uma nova forma de se fazer Biogeografia (Fisher, 2002). Embora exista sobreposição entre estes dois campos científicos, a Biogeografia tem como escopo a documentação, a análise e o entendimento dos padrões espaciais e temporais da biodiversidade, enquanto que a Macroecologia visa à formulação de leis naturais e princípios unificantes subjacentes ao funcionamento dos sistemas componentes da biodiversidade (Blackburn & Gaston, 2002). Atualmente, podemos definir ‘macroecologia’ como um programa científico voltado a questões ecológicas em amplas escalas espaciais e em tendências macroevolutivas que influenciam os padrões de distribuição, diversidade e abundância de espécies e seus atributos (Brown 1995; Hawkins & Diniz-Filho 2008).

Um grande problema para a fundamentação teórica dos padrões macroecológicos/biogeográficos está relacionada à impossibilidade de se realizar experimentos para o teste de hipóteses (Blackburn & Gaston, 2006). No entanto, a existência de métodos experimentais alternativos contribui para avanços neste sentido, como a utilização de "experimentos naturais" e modelos nulos. Os "experimentos naturais" onde são confrontados os resultados de estudos realizados em locais ou em épocas diferentes, onde estudos macroecológicos podem, por exemplo, comparar vários locais controle com outros locais que tenham sido modificados pela ação de algum agente (Diniz-Filho *et al.*, 2006). Outra metodologia de análise é aplicação de modelos matemáticos denominados de modelos nulos, que permitem gerar expectativas nulas de padrões macroecológicos que podem ser confrontados com os padrões observados (Rangel & Diniz-Filho, 2005).

Na Macroecologia, uma forma adicional de se testar uma hipótese é através da realização de experimentos na natureza, onde são confrontados os resultados de estudos realizados em locais diferentes em uma mesma época ou em épocas diferentes em um mesmo local que tenham recebido

influências antrópicas diretas ou indiretas, como a introdução de espécies exóticas ou mudanças climáticas. Mesmo reconhecendo as limitações e a amplitude das conclusões alcançadas por estes métodos de análises, os mesmos têm mostrado sua relevância para o desenvolvimento da Macroecologia (Blackburn, 2004).

Os experimentos naturais e os experimentos na natureza, como apresentados em 1986 pelo ecólogo norte-americano Jared Diamond, têm a vantagem de ser realizados na própria escala espacial (ou temporal) de interesse (Diniz-Filho *et al.*, 2006).

Mesmo reconhecendo as limitações das conclusões alcançadas por estes métodos, os mesmos têm mostrado sua relevância para a compreensão dos padrões Macroecológicos/Biogeográficos (Blackburn, 2004). Apesar da aplicabilidade de alguns padrões terem sido verificadas em escalas geográficas distintas, como Moluscos americanos (Fortes & Absalão, 2004) e peixes marinhos do mundo todo (Fortes & Absalão, 2010), ainda persistem dúvidas quanto aos mecanismos propostos para explicá-los, além de possíveis erros associados aos métodos empregados nestas análises (Fortes & Absalão, 2010). Porém, atualmente, os estudos macroecológicos têm tentado avançar além da documentação de padrões macroecológicos e direcionado esforços para elucidar as causas desses padrões, ou seja, os processos subjacentes.

Atualmente encontra-se disponível um amplo acervo teórico elaborado no cenário da Macroecologia/Biogeografia, com abundante literatura destinada à descoberta e caracterização dos padrões envolvendo a amplitude da distribuição geográfica, a abundância e o tamanho corporal (Brown, 1995; Gaston & Blackburn, 2000). Assim sendo, o emprego destes métodos alternativos de análises auxiliaria na compreensão de padrões biogeográficos como os gradientes de diversidade e as regras ecogeográficas (Gaston & Blackburn, 2000). Tais regras descrevem de forma concisa a variação de uma característica biológica em relação a um determinante hipotetizado como, por exemplo, a variação climática, com destaque para uma das regras mais debatidas em Macroecologia, a Regra de Bergmann, percepção de que o tamanho do corpo dos organismo varia em gradiente com a latitude (Gaston *et al.*, 2008; Pincheira-Donoso, 2010; Watt & Salewski, 2011; Meiri, 2011; Olalla-Tárraga, 2011; Feldman & Meiri, 2014).

Um dos processos que têm sido utilizado em estudos de ampla escala é a abordagem da desconstrução, que inicialmente foi proposta para a riqueza de espécies, assumindo que a diversidade e a riqueza não estavam adequadamente caracterizadas, visto que cada espécie difere entre si e isso faz com que cada uma responda de diferentes maneiras às mudanças no ambiente. A desconstrução pode se basear em atributos fisiológicos (como a diferença de resposta entre endotérmicos e ectotérmicos), em distinção taxonômica ou em atributos ecológicos, como a posição na cadeia alimentar (Marquet *et al.*, 2004). Desconstruindo os padrões, em geral, conseguimos

identificar fatores e processos que influenciam a evolução do tamanho corporal (Lomolino, 2005). A partir dessa abordagem podemos tratar as espécies e analisá-las de diferentes maneiras, auxiliando a responder por que um grupo de espécies responde de forma diferente ao mesmo gradiente ambiental. Um consenso sobre a validade dos padrões relacionados aos gradientes do tamanho do corpo é comumente observado em mamíferos. Entretanto, evidências para a prevalência da regra em ectotérmicos permanecem conflitantes (Blackburn & Hawkins, 2004).

1.2. Tamanho corporal

Reconhece-se que praticamente todas as características dos organismos variam previsivelmente com o seu tamanho corporal, temperatura e composição química (Peters, 1983; Brown *et al.*, 2004). Dado isso, o tamanho do corpo tem sido amplamente estudado, pois pode influenciar muitos aspectos da biologia de um indivíduo (Smith & Lyons, 2013). Ademais, as medidas de tamanho corporal estão entre as mais fáceis de serem obtidas, sendo conhecidas para a maioria dos táxons. Assim, o tamanho do corpo e, mais especificamente, as distribuições de frequência de tamanho corporal são amplamente utilizados para embasar estudos ecológicos e evolutivos (Gaston & Blackburn, 1999; 2000; Smith & Lyons, 2013). Por todas estas razões, o tamanho do corpo é considerado um atributo potencialmente importante, tanto em termos intra quanto interespecífico, devido à sua influência sobre a abundância populacional, distribuição geográfica, interações entre espécies, adaptações na história de vida, resultados fisiológicos e seu papel na estruturação de interações tróficas (Fisher *et al.*, 2010).

A variação do tamanho do corpo ao longo dos gradientes ambientais é uma das tendências ecogeográficas pesquisadas com mais frequência (Angilletta & Dunham, 2003). O tamanho do corpo é uma característica fundamental de um organismo e identificar as forças que influenciam a distribuição espacial dos tamanhos corporais pode ter implicações para a compreensão da organização das comunidades ecológicas (Rodríguez *et al.*, 2006). A compreensão dos padrões de variação do tamanho corporal dentro e entre as espécies é uma questão central na ecologia evolutiva (Belk & Houston, 2002). Uma grande atenção concentra-se nos gradientes geográficos de diversidade de espécies, tamanho de distribuição geográfica e tamanho do corpo (Smith & Brown, 2002).

As distribuições de tamanho corporal das espécies são um componente importante da estrutura da comunidade (Brown, 1995). Embora tenhamos aprendido muito sobre padrões de tamanho corporal em sistemas terrestres, sabemos muito pouco sobre tais padrões em ambientes marinhos (Smith & Brown, 2002).

O tamanho corporal depende da regulação das taxas de crescimento e do período de desenvolvimento (Blanckenhorn *et al.*, 2007) e pode ser influenciado pela temperatura do ambiente, duração da estação, produtividade e mortalidade (Blanckenhorn & Demont, 2004; Chown & Gaston, 2010). Em ambientes mais frios, tanto os animais ectotérmicos quanto os endotérmicos (Cushman *et al.* 1993; Blackburn & Gaston 1994a;b) tendem a atingir maiores tamanhos de corpo para adultos. É interessante que a observação de que a forma do corpo dos organismos (morfologia) varia com a latitude é tão antiga quanto a percepção de um gradiente geográfico de diversidade de espécies (Blackburn *et al.*, 1999), porém poucos estudos foram realizados associando as variações morfológicas gerais das espécies com os fatores geográficos de modo a tentar quantificar a relação superfície/volume.

Tendo em vista as principais explicações defendidas como determinantes do tamanho do corpo e seus mecanismos (conservação de calor e amplitude de tolerância), podemos associar a adaptação de espécies a condições mais frias via tolerância. Na verdade, supõem-se que os organismos de corpo maior conservam melhor o calor e, conseqüentemente, possuem uma maior tolerância às condições de frio (Gouveia, 2013). Da mesma forma, a variabilidade no tamanho das espécies está relacionada com a amplitude da tolerância das espécies (Addo-Bediako *et al.*, 2000, Sunday *et al.*, 2011).

1.3. Regra de Bergmann

A Regra de Bergmann foi proposta pelo biólogo alemão Carl Bergmann em 1847 (Brown, 1995) em seu trabalho intitulado *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse* (Sobre as relações entre a economia de calor dos animais e seu tamanho), publicado no Göttingen Studien na Alemanha. Em 1970, James traduziu partes do original de Bergmann que dizia:

"Se pudéssemos encontrar duas espécies de animais que só diferissem um do outro em relação ao seu tamanho [...] a distribuição geográfica das duas espécies poderia ser determinada por seu tamanho[...] Se houver gêneros nos quais as espécie diferem apenas em tamanho, as menores exigiriam um clima mais quente ,na extensão exata da diferença de tamanho. Se as espécies diferirem de outras maneiras, a regularidade da distribuição geográfica seria modificada de acordo."

Uma vez que a maioria dos pesquisadores têm dificuldades em relação ao texto original, a interpretação mais comum desta regra foi apresentada por Blackburn *et al.* (1999) em uma revisão deste padrão, postulando a seguinte definição: a Regra de Bergmann é uma tendência para a

associação positiva entre o tamanho corporal das espécies em um táxon superior monofilético e a latitude habitada por estas espécies. Esta regra representa um dos padrões biogeográficos mais antigos e conhecidos, sendo desde a sua apresentação corroborado por diversos estudos (Blackburn & Hawkins, 2004; Fu *et al.*, 2004; Olalla-Tárraga *et al.*, 2011; Briscoe *et al.* 2015, Torres-Romero, 2016) e refutados por outros (Gaston & Blackburn, 2000; Meiri, 2011; Olalla-Tárraga, 2011). Shelomi (2012), em recente revisão da aplicação da Regra de Bergmann em insetos, verificou que em 34% dos estudos o padrão foi identificado, em 30% foi detectado em sua forma inversa (*Bergmann converse*) e em 36% dos estudos não foi registrado, sendo esta inconsistência na detecção do padrão muitas vezes associada ao design experimental empregado. O mesmo desacordo acerca da aplicação do padrão foi observado para outros táxons superiores ou grupos funcionais, como moluscos bivalves (Berke *et al.*, 2013), répteis (Pincheira-Donoso & Meiri, 2013), peixes dulcícolas (Rypel, 2014) e animais ectotérmicos (Vinarski, 2014).

A Regra de Bergmann foi inicialmente concebida como um padrão interespecífico e seu mecanismo explicativo original é fisiológico, no qual organismos endotérmicos grandes podem conservar calor melhor do que os pequenos devido à sua menor relação superfície/volume, isto é, a relação superfície-volume reduzida de espécies de corpo grande é uma vantagem seletiva para reter melhor o calor corporal em ambientes frios (Brown *et al.*, 2016). Esta regra tem sido validada na maioria dos estudos realizados em aves e mamíferos (Cardillo, 2002; Meiri & Dayan, 2003; Blackburn & Hawkins, 2004; Olson *et al.*, 2009; Feldman & Meiri, 2014).

A versão atual da Regra de Bergmann difere da original, pois pressupõe a existência deste padrão sem que o mesmo esteja vinculado ao mecanismo originalmente proposto para explicá-lo. Embora inicialmente formulada como uma tendência interespecífica em organismos endotérmicos, a maioria dos estudos têm sido conduzidos em um nível intraespecífico desde que Rensch reformulou a regra na década de 1930 (Meiri, 2011; Olalla-Tárraga, 2011; Torres-Romero, 2016).

Como relatado anteriormente, variações clinais de tamanho foram documentadas em táxons que não apenas mamíferos e as aves, inclusive em muitas espécies ectotérmicas onde as explicações termorregulatórias originais para a regra não se apliquem (Gardner *et al.*, 2011). Tais evidências, portanto, clamam por testes de hipóteses complementares ao mecanismo termorregulador original (Meiri, 2011; Olalla-Tárraga, 2011; Torres-Romero, 2016).

Teoricamente, o mecanismo inicial para descrever a Regra de Bergman não deveria ser aplicado aos ectotérmicos, porém, recentemente, o debate tem se intensificado sobre a sua aplicabilidade. Alguns autores defendem que a regra seja restrita apenas a organismos endotérmicos (Pincheira-Donoso, 2010; Watt & Salewski, 2011), visto que os ectotérmicos não geram calor substancial por atividade metabólica nem conservam calor tão eficientemente como os

endotérmicos. Outros sugerem uma aplicação mais abrangente incluindo também os organismos ectotérmicos (Meiri, 2011; Olalla-Tárraga, 2011) visto que muitos termorregulam através do comportamento. Sendo assim, ainda não existe um consenso quanto ao apoio dos ectotérmicos à regra de Bergmann, como ocorre com os endotérmicos (Angilletta & Sears, 2004).

A diversidade de respostas em ectotérmicos conduziu a um vasto debate sobre a generalidade da Regra de Bergmann, e se sua causa subjacente pode diferir através dos grupos funcionais e clados (Ashton & Feldman, 2003; Watt *et al.*, 2010; Meiri, 2011; Shelomi, 2012; Angielczyk, 2015). Há um crescente interesse na relação entre os gradientes latitudinais e de temperatura com o tamanho corporal em ectotérmicos, tanto nos vertebrados quanto nos invertebrados (Feldman & Meiri, 2014). Além da descrição do padrão, uma das questões importantes se concentra em entender os mecanismos evolutivos subjacentes a esses padrões.

Embora muitos ectotérmicos sigam a regra de Bergmann, outros mostram o padrão oposto. A Regra de Bergmann inversa (*Bergmann converse*) também existe e se aplica a várias espécies ectotérmicas, descrevendo o fenômeno de que o tamanho do corpo diminui em direção aos pólos (Ramírez-Delgado *et al.*, 2016). Contrariamente à regra de Bergmann, este efeito é mediado pela duração da estação, em oposição à temperatura por si só. Estações mais curtas em latitudes mais altas limitam progressivamente o tempo disponível para forrageamento, crescimento, desenvolvimento e, portanto, o tamanho corporal fenotípico que pode ser atingido, resultando em um padrão de diminuição do tamanho corporal em direção aos pólos (Blanckenhorn, 2004). Algumas espécies de insetos podem atingir um grande tamanho de corpo adulto quando crescem a altas temperaturas (Atkinson, 1994; Mousseau, 1997; Horne *et al.*, 2015). Além disso, estações mais curtas em direção aos pólos limitam o período de crescimento e desenvolvimento, limitando o tamanho do corpo que os organismos podem alcançar (Park, 1949,; Masna, 1967; Brennan & Fairbairn, 1995; Mousseau, 1997). Os padrões geográficos associados à regra assim como o padrão inverso (*Bergmann converse*) podem ser explicados pela adaptação de espécies univoltinas e multivoltinas a mudanças no comprimento das estações (Ramírez-Delgado *et al.*, 2016). Nas espécies terrestres multivoltinas, por exemplo, o tamanho do corpo diminui com o aumento da temperatura e diminuição da latitude. Assim, as espécies menores produzem várias gerações anualmente. Por outro lado, as espécies univoltinas poderiam se beneficiar de uma estação de crescimento mais longa em latitudes mais baixas, desenvolvendo um tamanho adulto maior e, portanto, exibiriam o padrão clinal inverso de Bergmann (Kozłowski *et al.*, 2004; Horne *et al.*, 2015; Ramírez-Delgado *et al.*, 2016).

1.4. Ambientes marinhos e tubarões

Embora o número de estudos relacionados à Regra de Bergmann tenha aumentado bastante nas últimas décadas, existe um claro viés ambiental na literatura, pois embora os oceanos cubram cerca de 70% da superfície do planeta, somente 10 a 15% dos estudos publicados nas duas últimas décadas foram realizados neste ambiente (Barros *et al.* 2016).

Os ambientes marinhos apresentam maior densidade, maior condutividade térmica e menor concentração de oxigênio quando comparados aos ambientes terrestres (Dejours, 1987; Torres-Romero, 2016). A termorregulação é um grande desafio nos oceanos, e os tubarões são um excelente grupo modelo para examinar as influências ambientais em gradientes de tamanho corporal em ampla escala. Cerca de 44% das espécies classificadas como Elasmobranchii, pertencem ao grupo dos tubarões (superordem Selachimorpha), cuja origem data de cerca de 400 milhões de anos (Weigmann, 2016). Estes são um grupo diverso, incluindo alguns dos maiores animais predadores dos oceanos e desempenham um papel ecológico significativo na manutenção do equilíbrio dos ecossistemas marinhos, ocupando o ápice da cadeia alimentar. Talvez essa bem sucedida trajetória evolutiva possa ser explicada por sua excepcional capacidade sensorial, diversificação das estratégias reprodutivas e tantas outras adaptações morfológicas e fisiológicas (Camhi *et al.*, 1998). Os selaquimorfos são foco de múltiplos estudos, possibilitando a formulação de um vasto banco de dados, além de possuírem uma ampla distribuição ao longo do gradiente latitudinal.

Atualmente, ao redor do planeta são conhecidas nove ordens, 34 famílias, 105 gêneros e 509 espécies de tubarões (Weigmann, 2016), cujos tamanhos podem variar de 0,10m a 18m de comprimento (Szpilman, 2004) e o formato corporal difere desde espécies achatadas a mais rotundas. Os tubarões quase que em sua totalidade são marinhos, carnívoros e habitam as águas costeiras oceânicas, da superfície ao fundo, em praticamente todos os mares e oceanos, ocupando diversos nichos ecológicos (Szpilman, 2004). Esse enorme sucesso evolutivo também está relacionado com a grande variabilidade interespecífica na morfologia corporal, que determina a diversidade no modo de natação e no nicho (alimentação e hábito) entre as espécies cartilaginosas (Scacco, 2010).

Os tubarões grandes têm impactos substanciais nas comunidades marinhas através do controle que exercem sobre mesoconsumidores, como tubarões menores, raias, mamíferos marinhos, aves marinhas e tartarugas (Lucas & Stobo, 2000; Heithaus & Dill, 2002; Heithaus, 2005; Heithaus *et al.*, 2007; Wirsing *et al.*, 2007). Por ocuparem os níveis tróficos superiores e por muitas vezes pertecerem à guilda dos predadores de topo, o tamanho do corpo pode ser considerado um dos atributos mais fundamentais da história de vida desses animais, pois afeta as características individuais que determinam a aquisição de alimentos.

Os tubarões são habitantes comuns dos mares costeiros e podem exercer uma influência significativa sobre a estrutura e função dos ecossistemas que habitam (Worm *et al* 2005.; Carlisle & Starr 2009; Papastamatiou *et al.*, 2009; Froeschke *et al.*, 2010). Muitos potenciais habitats de berçário têm sido degradados pela atividade humana e distúrbios como as mudanças climáticas podem prejudicar ainda mais o habitat necessário para sustentar as populações (Lotze *et al.*, 2006; Froeschke *et al.*, 2010). Além da forma indireta de degradação citada, a atividade pesqueira direta é em geral seletiva em relação ao tamanho, com remoção direcionada ou incidental dos maiores indivíduos e espécies. Sendo assim, o tamanho do corpo também está fortemente correlacionado com a vulnerabilidade e o risco de extinção (Reynolds *et al.*, 2005, Olden *et al.*, 2007), sendo um determinante mais forte do consumo dos peixes cartilagosos do que o estágio de idade ou maturidade (Lucifora *et al.*, 2009).

2. OBJETIVOS

Nosso principal objetivo foi avaliar os fatores ambientais que estão relacionados à variação de tamanho e forma do corpo de tubarões que habitam a plataforma continental do Oceano Atlântico, através de uma abordagem macroecológica de assembleia.

Grande parte dos estudos sobre a Regra de Bergmann examinou exclusivamente a relação entre latitude ou temperatura e o tamanho do corpo para testar a hipótese clássica de conservação do calor. No presente trabalho consideramos um conjunto de hipóteses alternativas e desconstruímos nossas análises comparando os modos de reprodução e o formato do corpo para entender melhor as respostas do tamanho às características abióticas e bióticas do ambiente.

Especificamente, testamos as seguintes hipóteses (e previsões):

Tamanho corporal

1. Produtividade: Esta hipótese prevê uma associação positiva entre a produtividade primária e o tamanho corporal. Áreas com maior produtividade proporcionam um maior suprimento alimentar, o que seria necessário para manter espécies com grande tamanho corporal (McNab, 2010; Torres-Romero, 2016).

2. Termorregulação: Sugerimos uma associação negativa entre tamanho médio do corpo e a temperatura da água. O mecanismo proposto para explicar o padrão seria a menor relação superfície/volume encontrada em animais grandes, que resultaria em uma vantagem energética em

ambientes frios. As temperaturas mais baixas favorecem grandes tamanhos corporais porque as menores proporções de superfície/volume associadas a tamanhos maiores permitem que espécies conservem melhor o calor (Blackburn *et al.*, 1999).

3. Distância da costa: É de se esperar que as espécies mais afastadas da costa tenham um tamanho corporal maior. Avaliamos a associação entre tamanho corporal e distância da costa como indicador de preferência de habitat. Algumas espécies habitam águas próximas à costa, enquanto outras são neríticas ou oceânicas, o que possivelmente reflete o rastreamento de recursos para realizar os grandes movimentos podendo refletir em um maior tamanho corporal devido à grande capacidade natatória. O tipo de natação utilizada tem implicações diretas sobre o uso de hábitat (Breda *et al.*, 2005).

4. Disponibilidade de habitat: Esta hipótese espelha-se no que acontece em ambientes terrestres, onde a interação entre macroclima e topografia gera gradientes de zonação de habitats em montanhas tropicais que afetam diferencialmente as espécies, dependendo do seu tamanho corporal (Rodriguez *et al.*, 2008). Embora os ambientes terrestres apresentem maior complexidade tridimensional e barreiras mais eficazes para a dispersão do que aquelas encontradas no mar, alguns autores (Vermeij & Grosberg, 2010; Torres-Romero, 2016) propõem que esta hipótese também pode operar, em alguma extensão, em gradientes batimétricos. Enquanto muitas espécies são capazes de realizar movimentos através da coluna d'água, algumas espécies são fisiologicamente confinadas a profundidades mais rasas e outras maiores são capazes de mergulhos mais profundos e mais longos (Torres-Romero, 2016). De acordo com esta hipótese, seria esperado que os tubarões de grande tamanho corporal ocorressem mais frequentemente em águas frias mais profundas e os menores em partes mais rasas e mais quentes do oceano.

5. Osmorregulação: Para essa hipótese, sugerimos que o menor tamanho corporal pode conferir uma melhor capacidade osmorregulatória que resultaria em associação positiva entre tamanho e salinidade ambiental. Segundo Froeschke e colaboradores (2010), evidências sugerem que os custos energéticos da osmorregulação são mais altos para os tubarões quando a razão superfície-volume é mais baixa, ou seja, tubarões com maior tamanho corporal (Heupel & Simpfendorfer, 2008).

6. Sazonalidade: Esperamos que locais com a sazonalidade mais marcada abriguem organismos com amadurecimento sexual precoce devido à escassez de recursos, possuindo um menor tamanho

do corpo. A sazonalidade, independentemente ou em combinação com outros fatores ambientais, pode afetar o tamanho do corpo (Blanckenhorn & Demont, 2004; *et al.*, 2010, Husby *et al.*, 2011; Manyak-Davis *et al.*, 2013).

7. Impactos humanos: Esta hipótese postula que impactos humanos mais severos serão espacialmente coincidentes com a ocorrência de espécies de corpo grande e prevê correlações significativas e positivas entre as variáveis de impacto humano e o tamanho do corpo (Ward & Myers, 2005; Lucifora *et al.*, 2008).

Formato corporal

1. Termorregulação: Organismos menos achatados conservam calor melhor do que os mais achatados. A relação superfície-volume reduzida de espécies de corpo grande é uma vantagem seletiva para reter melhor o calor corporal em ambientes frios (Brown *et al.*, 2016).

Modo de reprodução

1. Produtividade: Espera-se que a produtividade esteja menos relacionada ao tamanho do corpo das espécies vivíparas em relação às outras. As espécies vivíparas seguem claramente padrões de história de vida diferentes das espécies ovíparas de tamanho semelhante, amadurecendo mais tarde na vida, colocando menos energia no esforço reprodutivo e vivendo mais tempo (Gunderson, 1997).

3. METODOLOGIA

3.1. Dados das espécies

Para determinar as espécies incluídas no trabalho, tomamos como base a mais recente lista anotada dos Chondrichthyes do mundo (Weigmann, 2016). Foram excluídas da análise aquelas espécies de tubarão que estavam fora do reino marinho, bem como as espécies extintas. Os mapas de distribuição dos tubarões (Selachimorpha, Chondrichthyes) foram obtidos a partir da Lista Vermelha da IUCN (<http://www.iucnredlist.org>, acessada em julho de 2016). A extensão de ocorrência da única espécie que não estava presente no banco de dados da IUCN (*Etmopterus compagnoi*) foi construída no ArcGIS 10.5, através da delimitação do Polígono Mínimo Convexo

englobando todas as ocorrências da espécie extraídas da base de dados online Fishbase (Froese & Pauly, 2015).

Os mapas foram processados usando ArcGIS 10.5 para extrair os dados de presença-ausência de cada espécie e mapeá-las em uma rede global de grade quadriculada, com resolução espacial de 1°, onde cada célula corresponde aproximadamente a 110 x 110km próximo ao equador. Após excluir as células da grade que continham superfície continental, o número de células totalizou 45.827. Em função deste grande número de células, que extrapolou a capacidade computacional requerida para a análise global, realizamos um recorte com base nos limites das ecorregiões marinhas (Spalding *et al.*, 2007). A nova grade incluiu apenas as células presentes nas ecorregiões do Oceano Atlântico, em área de plataforma continental. A extensão do oceano de leste a oeste varia consideravelmente. Sua linha imaginária ao norte fica localizada entre Terra Nova e Irlanda, abrangendo é cerca de 3.320km de largura, e mais ao sul entre o Cabo Horn e o Cabo da Boa Esperança, com a largura medindo cerca de 6.500 km. Nesse recorte analisamos um total de 19.337 células, com dados de presença em 11.326 destas.

Também foram compiladas de ambas as bases (Fishbase e IUCN) informações referentes às amplitudes de distribuição batimétrica (diferença entre os valores máximo e mínimo de profundidade em que a espécie ocorre), modo de reprodução adotado (ovíparo, ovovivíparo e vivíparo) e o formato corporal.

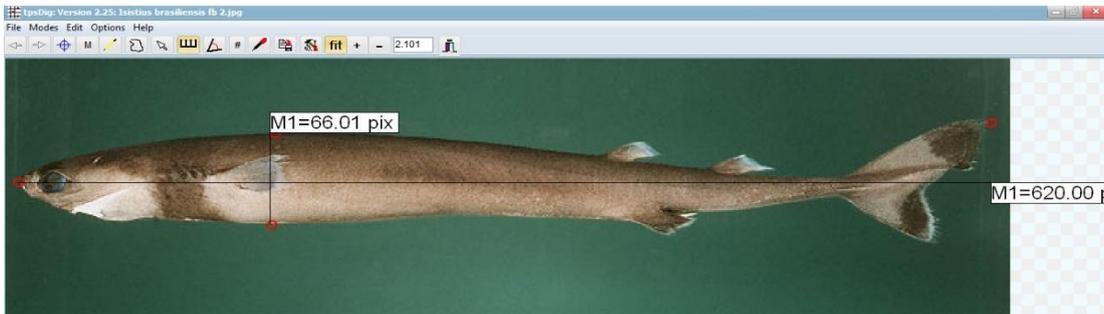
Os dados relativos ao tamanho do corpo (tamanho máximo do macho da espécie) de 36 espécies não incluídas no Fishbase foram obtidos a partir da literatura (Weigmann, 2016). Após a obtenção do comprimento corpóreo, estes dados brutos foram transformados em log10 para normalizar a variação dentro de grupos.

As características reprodutivas da maioria das espécies de tubarões são determinadas por um crescimento lento, maturidade sexual tardia e uma prole reduzida quando comparada aos peixes ósseos (Garla *et al.*, 2015). Os modos reprodutivos dos tubarões foram classificados em ovíparos, ovovivíparos e vivíparos. Os animais ovíparos são aqueles que produzem ovos que se desenvolvem fora do corpo da fêmea. Os ovovivíparos produzem ovos que eclodem dentro do corpo da fêmea, onde os embriões desenvolvem-se sendo nutridos pela reserva nutritiva dos ovos. Já nos vivíparos, os embriões se desenvolvem no útero materno e são nutridos pela fêmea, que dá luz a filhotes já formados e independentes (Froese & Pauly, 2015).

O formato do corpo foi descrito através das razões entre a altura e o comprimento do corpo, obtidos da base de dados do Fishbase (Froese & Pauly, 2015). Para a caracterização do formato do corpo das espécies não disponibilizadas pelo Fishbase, realizou-se uma busca por imagens na rede. Utilizaram-se apenas imagens onde os animais apresentavam-se em plano lateral (desconsiderando

as nadadeiras ventrais ou dorsais) (Figura 1). Posteriormente, as imagens foram salvas e os dados alocados em uma planilha no Excel a fim de gerar uma razão entre esses valores (altura/comprimento). As razões variaram de 6,3% (*Parascyllium variolatum*) a 22% (*Somniosus antarcticus*) (Figura 2).

(A) *Isistius brasiliensis*



(B) *Carcharhinus tilstoni*

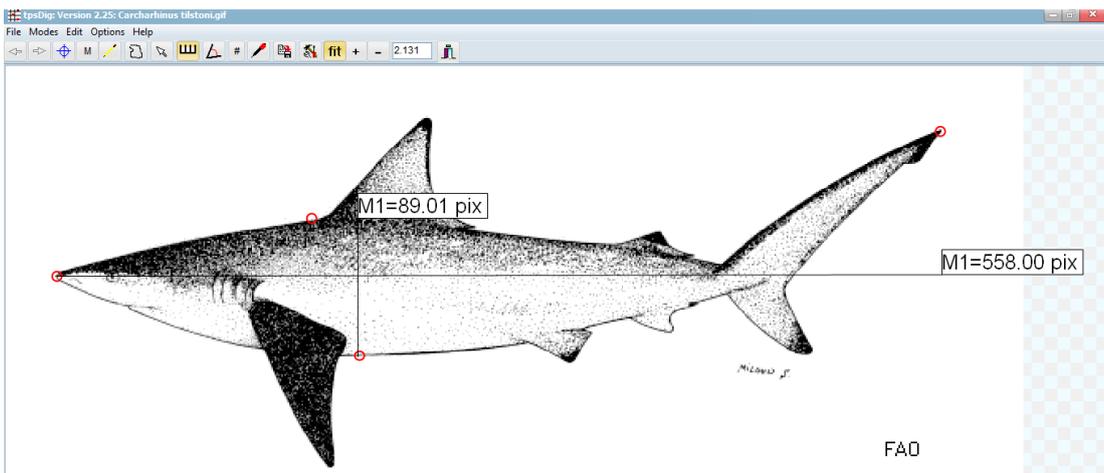


Figura 1: Medição das dimensões de comprimento total e altura do corpo. Imagem (A) representa uma foto de uma espécie de tubarão, enquanto a imagem (B) um esquema.

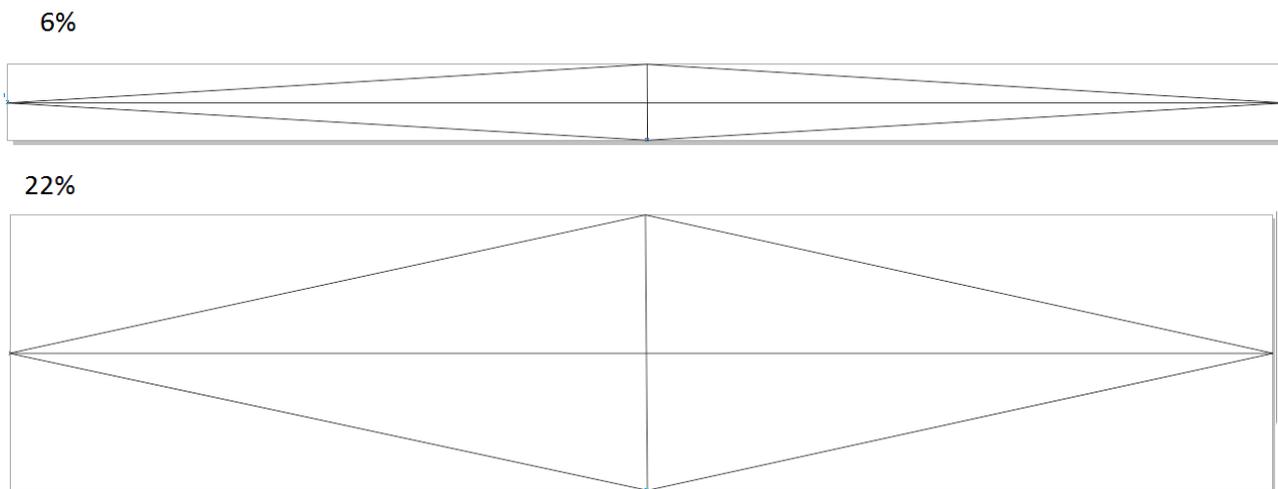


Figura 2: Representação dos losangos de acordo com a maior e menor razão comprimento/altura das espécies.

Tratamos as imagens no programa TPsDig (Rohlf, versão 2.25), onde foi realizada uma medição em pixels do comprimento total, que inclui a nadadeira caudal, e altura, que exclui as nadadeiras pélvica e dorsal (Figura 1), de acordo com as métricas do Fishbase (Froese & Pauly, 2016).

A partir dessas razões, os dados foram transformados para porcentagem e então foram gerados losangos no programa CorelDraw (versão 18.0.0.448) para melhor visualização da variação no formato do corpo das espécies. As porcentagens foram substituídas na planilha matriz pelos valores das razões das espécies.

3.2. Variáveis ambientais

Utilizamos as camadas ambientais de cobertura global marinha extraídas do AquaMaps (Kaschner *et al.*, 2013) com uma resolução de 0,58 para gerar seis variáveis ambientais explicativas: temperatura mínima da superfície do mar do mês mais frio (Figura 3), amplitude da temperatura (Figura 4), salinidade (Figura 5), produtividade primária média (Figura 6), distância da costa (Figura 7), e a interação entre profundidade e temperatura (Figuras 8 e 9). Também extraímos dados sobre impactos humanos relacionados à atividade de pesca (Figura 10) derivados do mapa global produzido por Halpern e colaboradores (2015), que representa a melhor estimativa atual da variação espacial dos impactos antrópicos em ambientes marinhos.

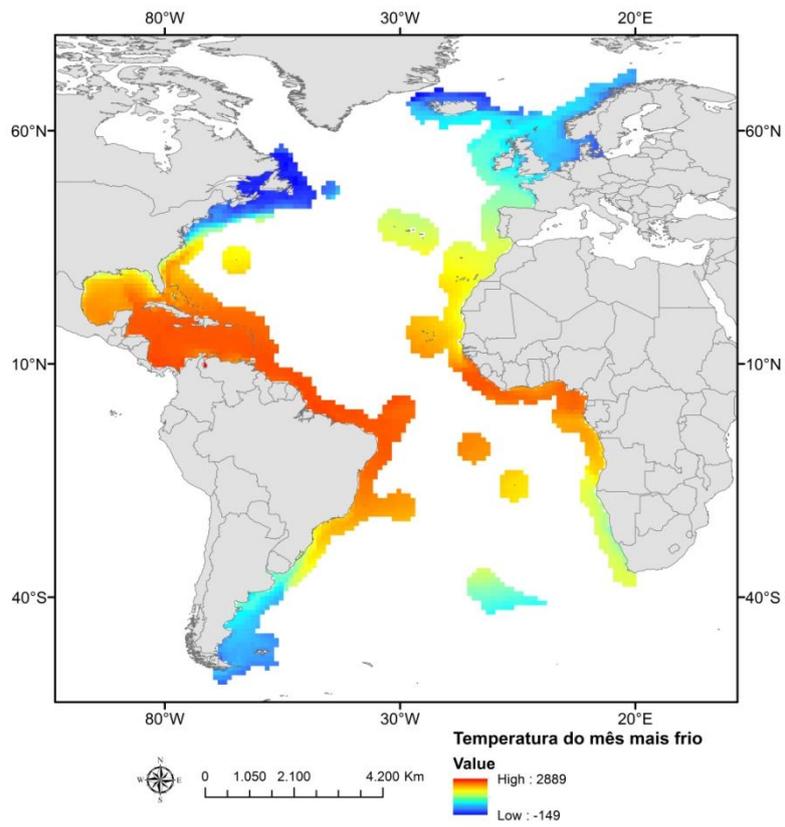


Figura 3. Temperatura do mês mais frio na região da plataforma continental

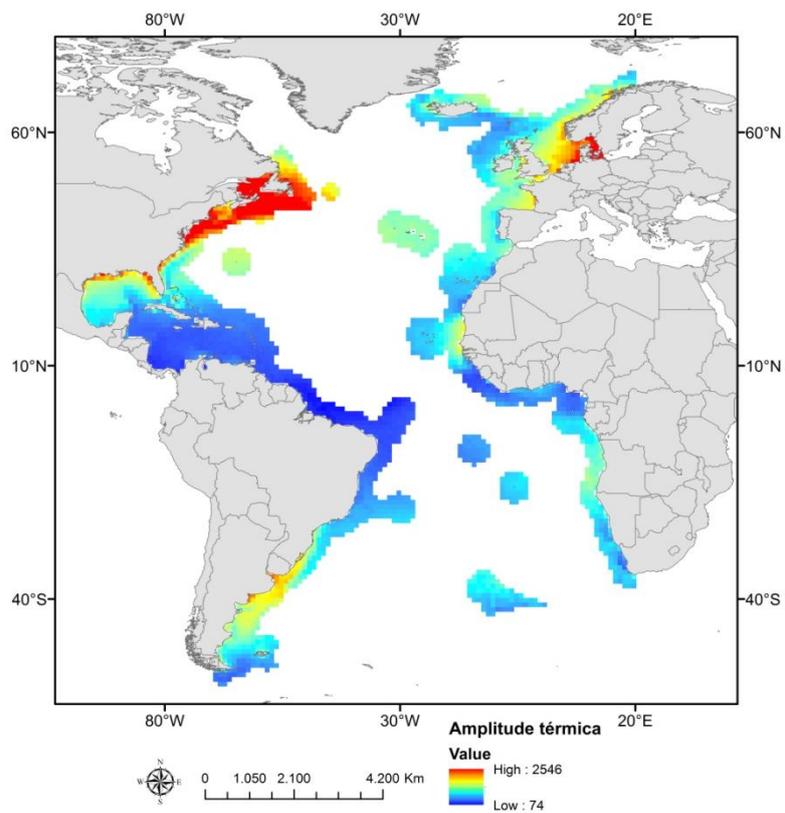


Figura 4: Amplitude térmica na região da plataforma continental

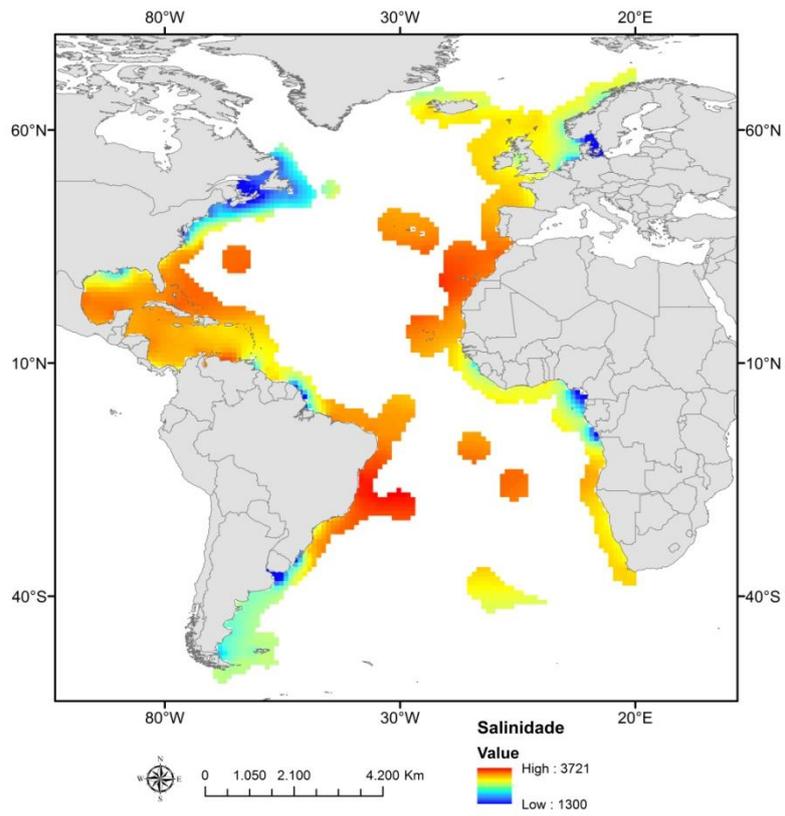


Figura 5: Salinidade na região da plataforma continental

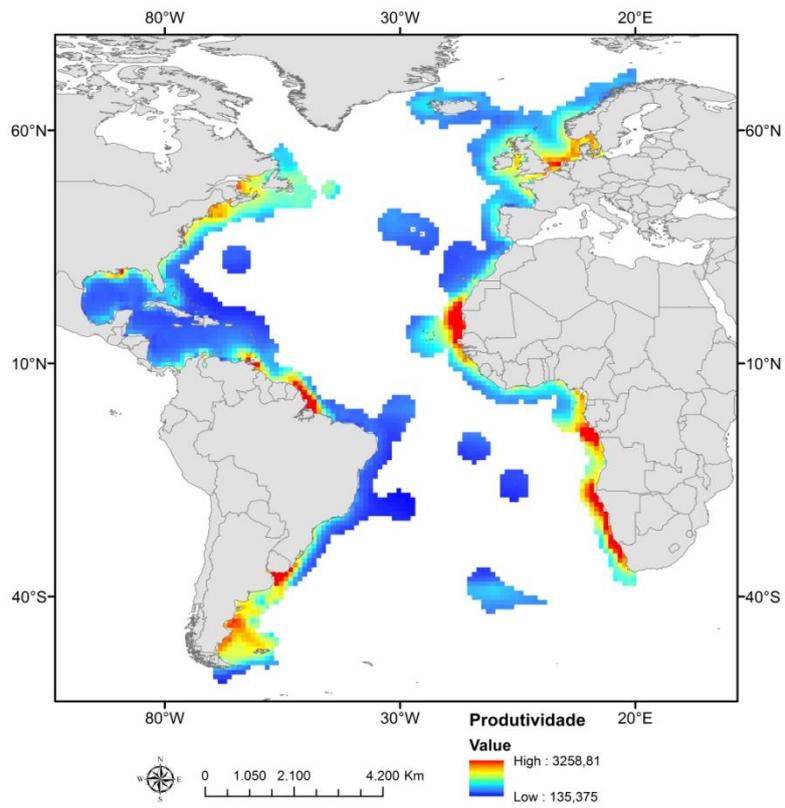


Figura 6: Produtividade na região da plataforma continental.

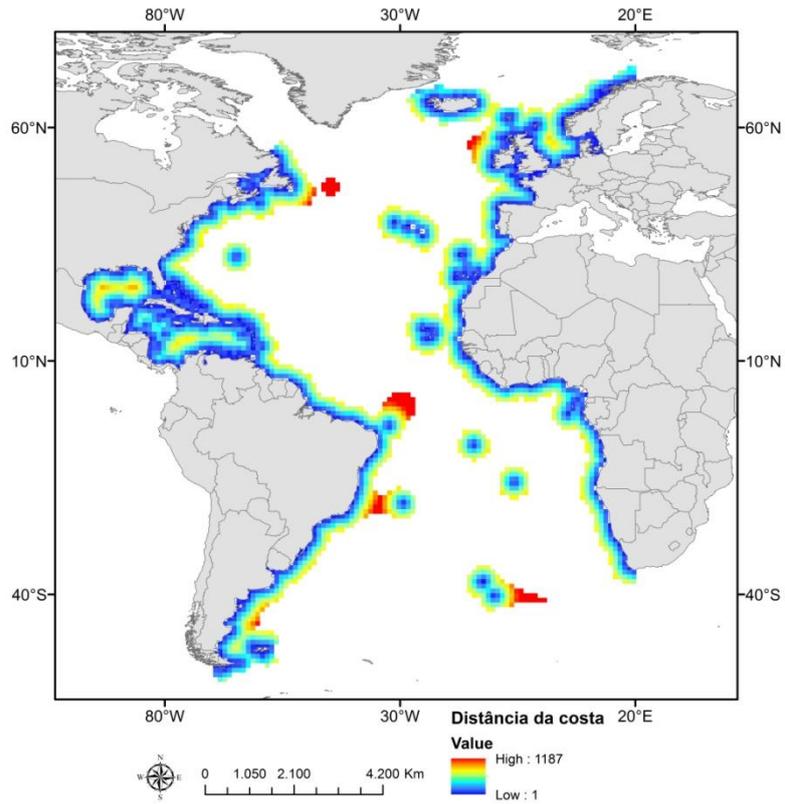


Figura 7: Distância da costa, sinalizando a preferência de habitat, na região da plataforma continental.

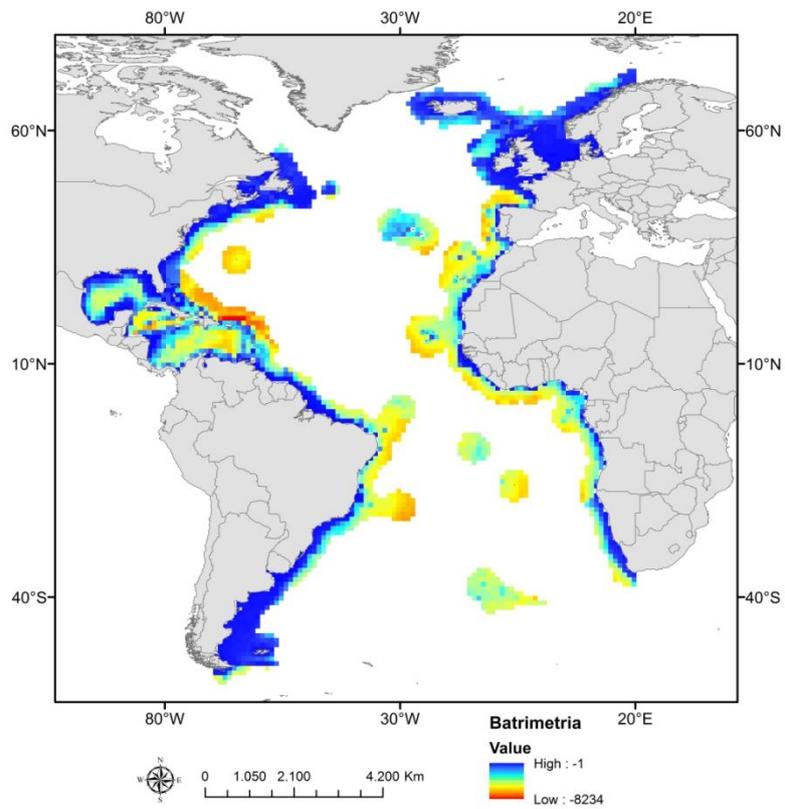


Figura 8: Batimetria média na região da plataforma continental.

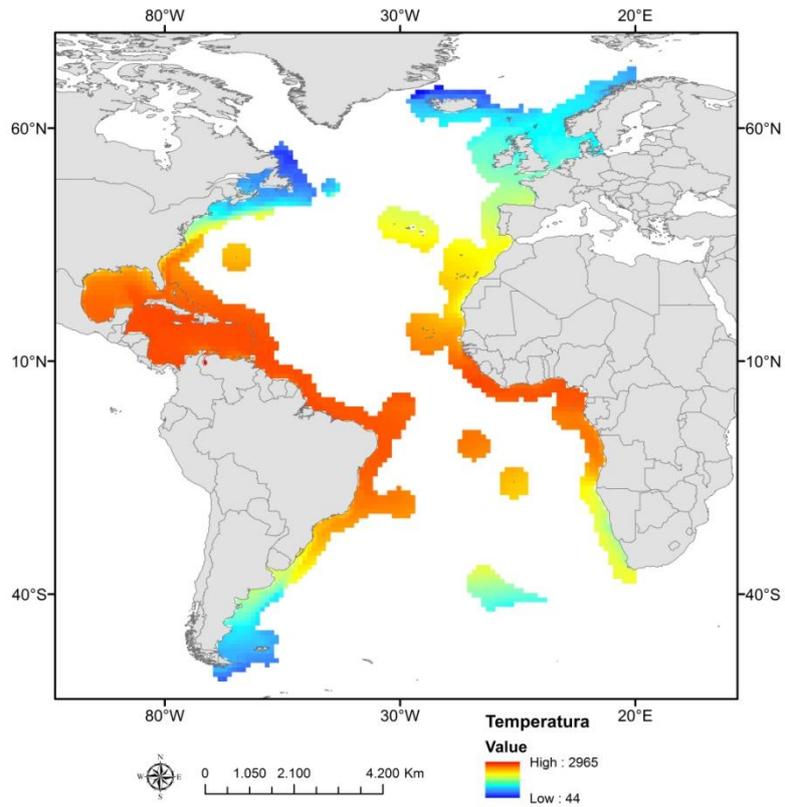


Figura 9: Temperatura média na região da plataforma continental.

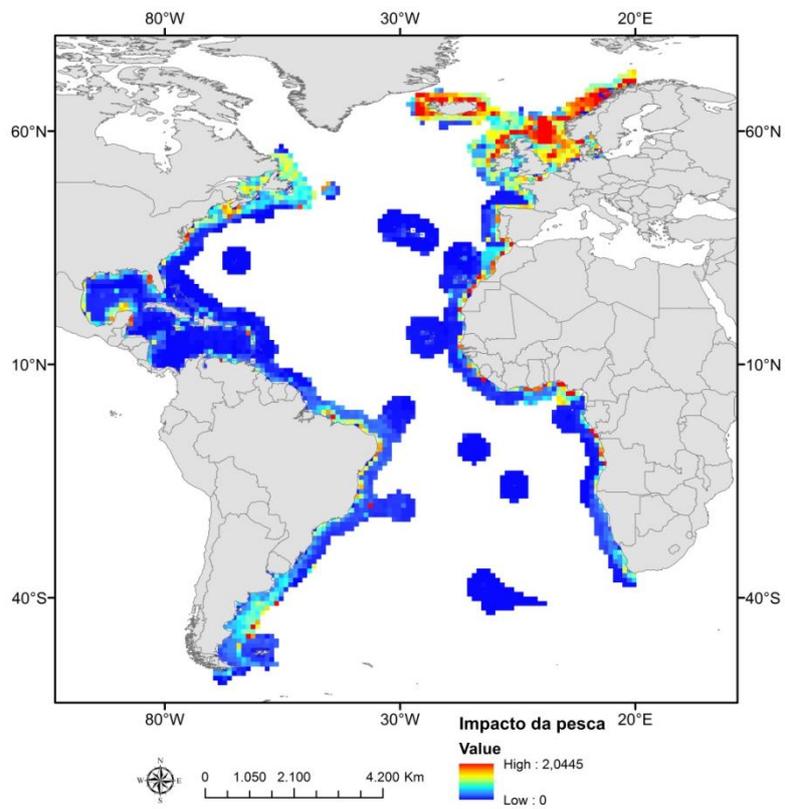


Figura 10: Impacto humano da pesca na região da plataforma continental.

3.3. Autocorrelação espacial

A falta de independência entre pares de observações devido à proximidade geográfica (autocorrelação espacial) causa o aumento dos erros do Tipo I, resultando em relações espúrias e dificultando a interpretação dos padrões observados (Borcard *et al.*, 1992; Legendre, 1993). Para controlar o efeito da autocorrelação espacial, foram utilizados filtros espaciais (Borcard & Legendre, 2002), gerados pelo programa SAM 4.0 (Rangel *et al.*, 2006). Uma matriz de conectividade construída com base nas coordenadas centrais de cada quadrícula foi gerada para a obtenção dos filtros, e sobre esta matriz foi aplicada uma análise de coordenadas principais. O resultado desta análise foi um conjunto de autovetores (os filtros), que representavam a estrutura geométrica da grade quadriculada nas diferentes escalas espaciais. Foram incluídos na análise apenas os filtros que apresentassem um valor de autocorrelação espacial (I de Moran) maior que 0,1 de modo a incluir apenas os filtros que fossem capazes de capturar uma porção significativa da estrutura geométrica da grade, pois a inclusão de todos os filtros tende a resultar em “sobrecorreção” da análise (Diniz-Filho & Bini, 2005). Desta forma foram adicionados 27 filtros aos modelos relacionados ao tamanho e ao formato do corpo, e em ambos os casos os filtros foram suficientes para remover a autocorrelação espacial em todas as classes de distância.

3.4. Análise de dados

Primeiro, para testar se há variação latitudinal do tamanho do corpo dos Selachimorpha, foram calculadas correlações de Pearson entre a média e a mediana do tamanho máximo dos machos de corpo em cada quadrícula e a latitude da quadrícula. As análises foram executadas pelo programa SAM 4.0 e foi utilizada uma correção de graus de liberdade (Clifford *et al.*, 1989) para remover o efeito da autocorrelação espacial.

Para analisar a relação entre as variáveis ambientais e o tamanho do corpo (média e mediana) dos Selachimorpha, foram criados modelos com todas as combinações possíveis entre as variáveis ambientais, sendo que as variáveis temperatura média e batimetria sempre foram incluídas juntas nos modelos, além da interação entre elas, de modo a representar a hipótese da disponibilidade de habitat. Variáveis muito correlacionadas ($r > 0,6$) não foram incluídas juntas em um mesmo modelo de modo a evitar colinearidade entre as variáveis preditoras. Desta forma, apenas uma das variáveis de temperatura (temperatura média, temperatura do mês mais frio e amplitude de temperatura) poderia ser incluída em cada modelo. Com base nas combinações das variáveis e nas restrições aplicadas foram obtidos 64 modelos que representavam as diferentes hipóteses que relacionavam variáveis ambientais com o tamanho de corpo dos Selachimorpha.

Além destes 64 modelos foi incluído um modelo (NULO), que não continha qualquer variável ambiental e era formado apenas pelo intercepto do modelo, para avaliar se os padrões geográficos poderiam ter surgido ao acaso. A todos os modelos (inclusive o nulo) foram acrescentados como covariáveis obrigatórias a riqueza de espécies na quadrícula, de modo a remover o efeito que a riqueza de espécies tem sobre a média e a mediana de tamanho de corpo (Meiri & Thomas, 2007), e os filtros espaciais, de modo a controlar a autocorrelação espacial dos resíduos, como sugerido por Diniz-Filho *et al.* (2008).

Em relação ao formato de corpo (média e mediana) dos Selachimorpha, foi seguido o mesmo procedimento na construção dos modelos, mas nem todas as variáveis foram incluídas nas análises. Neste caso, salinidade e amplitude de temperatura não foram incluídas na formulação dos modelos, resultando assim em 24 modelos explicativos, além do modelo nulo.

Utilizamos uma abordagem baseada em critério de informação Akaike (AIC) para selecionar o modelo (ou modelos) com melhor ajuste aos dados (Burnham & Anderson, 2002). Esta abordagem se propõe a comparar um grande número de modelos de uma única vez, e identificar dentre os modelos analisados aquele que seja o mais simples e que forneça o melhor ajuste aos dados simultaneamente (Johnson & Omland, 2004). Especificamente, selecionamos os modelos que apresentavam bom suporte empírico (isto é, com $\Delta < 3$), enquanto que modelos com $\Delta > 10$ não tem suporte empírico, podendo ser desconsiderados (Burnham & Anderson, 2002). Foram calculados também os pesos de Akaike (w_i) de cada modelo, que podem ser interpretados como a probabilidade de que o modelo seja realmente o melhor modelo explicativo. Esta abordagem costuma apresentar resultados robustos independente do método de controle de autocorrelação utilizado (Diniz-Filho *et al.*, 2008). Tanto as regressões quanto o cálculo dos valores de AIC foram executados no programa R 3.3.2.

Para testar a hipótese que o modo de reprodução influencia a relação entre o tamanho de corpo e a produtividade, foi comparada a estimativa e o erro padrão do parâmetro de inclinação da produtividade no melhor modelo (identificado pelo menor valor de AIC) utilizando todas as espécies, bem como cada um dos modos de reprodução separadamente. Desconstruindo o modo de reprodução conseguimos investigar as diferentes respostas do tamanho corporal.

Foi avaliada também a direção da relação das variáveis presentes no melhor modelo com as variáveis respostas (tamanho e o formato de corpo), de modo a permitir avaliar se as hipóteses propostas seriam confirmadas ou refutadas.

4. RESULTADOS

A base de dados utilizada contabilizou 508 espécies de peixes cartilagosos marinhos. De acordo com a disponibilidade de dados, foram levantadas informações da extensão de ocorrência de 464 espécies, modo de reprodução de 376 espécies, tamanho corporal máximo dos machos de 507 espécies e formato corpóreo de 357 espécies.

Tanto o tamanho médio do corpo (Figura 11) quanto a mediana (Figura 12) mostram a ausência de um gradiente geográfico global, refutando a Regra de Bergmann. Não há correlação da latitude com a média do tamanho de corpo dos tubarões ($r = -0,186$, $df_{\text{corr}} = 26,461$, $p_{\text{corr}} = 0,339$) e nem com a mediana ($r = -0,294$, $df_{\text{corr}} = 27,563$, $p_{\text{corr}} = 0,118$). Em uma escala global podemos observar uma clara diferença entre o padrão no mar aberto e na plataforma continental, com os maiores tubarões sendo observados de modo geral mais próximos à costa (Figura 13). No mar aberto podemos observar mais claramente um gradiente de tamanho de corpo, com as quadrículas na região tropical apresentando uma média do tamanho corporal maior que as da região temperada (Figura 13).

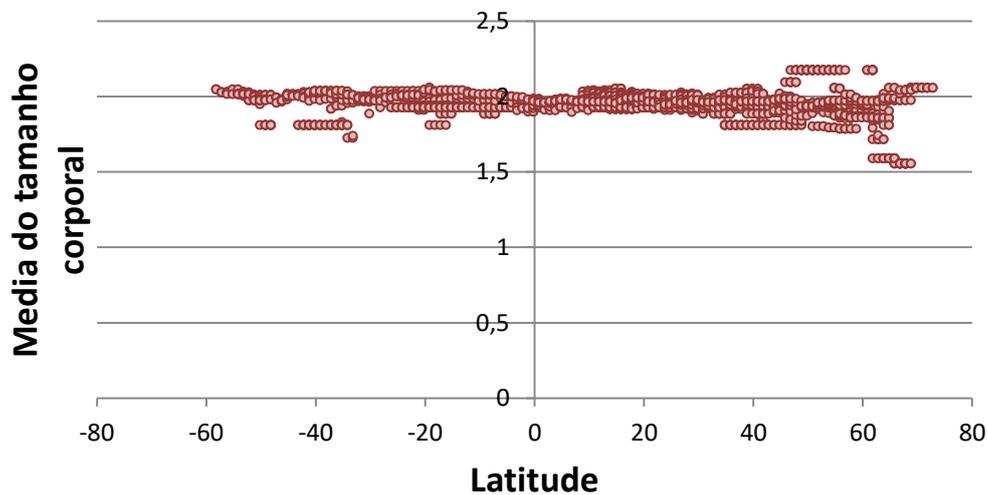


Figura 11: Relação entre a média do tamanho corporal de tubarões do Oceano Atlântico e a latitude.

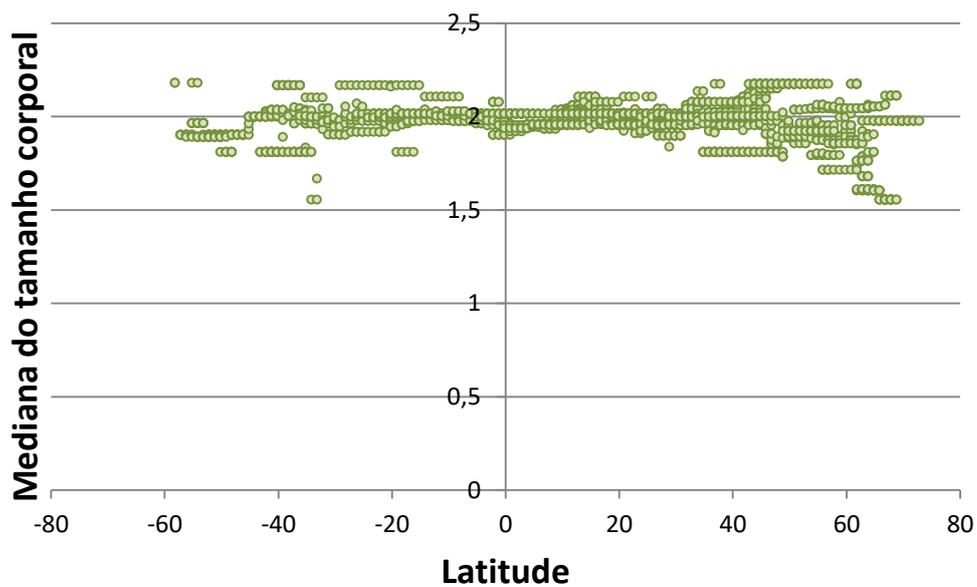


Figura 12: Relação entre a mediana do tamanho corporal de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico e a latitude.

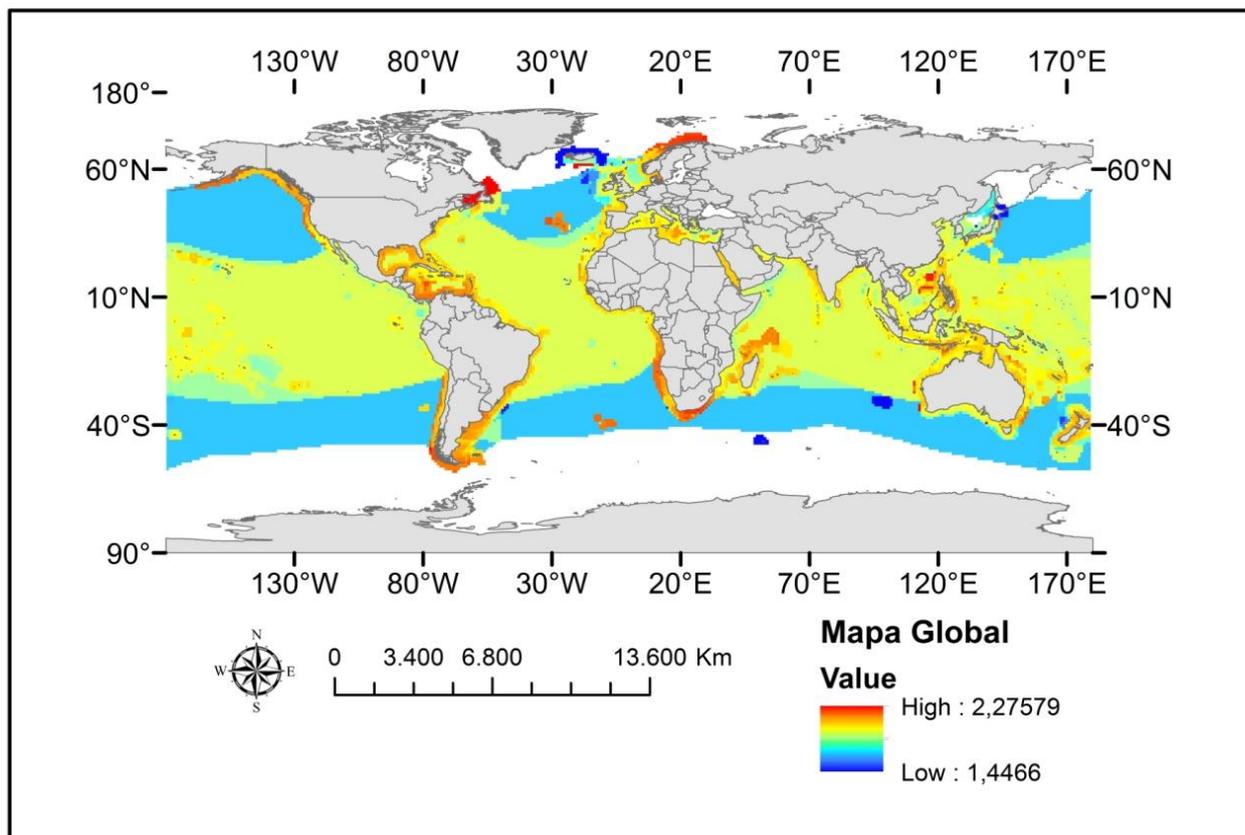


Figura 13: Média do tamanho do corpo da superordem Selachimorpha.

4.1. Tamanho do corpo

A base de dados restrita ao oceano Atlântico contabilizou um total de 168 espécies. Na análise restrita a este oceano nossos resultados para as médias do tamanho do corpo revelaram que quatro dos 64 modelos apresentaram algum grau de plausibilidade ($\Delta i \leq 3,00$). O melhor modelo foi o composto pela amplitude térmica, produtividade, impactos humanos, distância da costa e salinidade ($\Delta i = 0,00$, $w_i = 0,516$), e os três outros modelos também apresentaram forte apoio empírico ($\Delta i \leq 3,00$). O modelo nulo foi muito menos plausível que o melhor modelo ($\Delta i = 222,50$, $w_i = 0,000$) (Tabela 1, Figura 14). A amplitude de temperatura, a distância da costa e os impactos humanos estavam presentes em todos os melhores modelos e todas as variáveis apresentaram relação negativa com o tamanho de corpo (Tabela 2)

Tabela 1: Ajuste dos diferentes modelos aos dados de tamanho médio de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Modelos	logLik	K	AICc	Δ AICc	Wi
dist+SSS+rangeSST+prod+fish	3471,017	35	-6871,05	0,00	0,516
dist+rangeSST+prod+fish	3468,954	34	-6868,98	2,07	0,183
dist+SSS+rangeSST+fish	3468,822	34	-6868,72	2,33	0,161
dist+rangeSST+fish	3467,660	33	-6868,44	2,61	0,140
Nulo	3354,635	30	-6648,55	222,50	0,000

Tabela 2: Relação das variáveis ambientais com o tamanho médio de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Variáveis ambientais	Relação
Distância da costa	-
Salinidade	-
Amplitude térmica	-
Produtividade	-
Atividade pesqueira	-

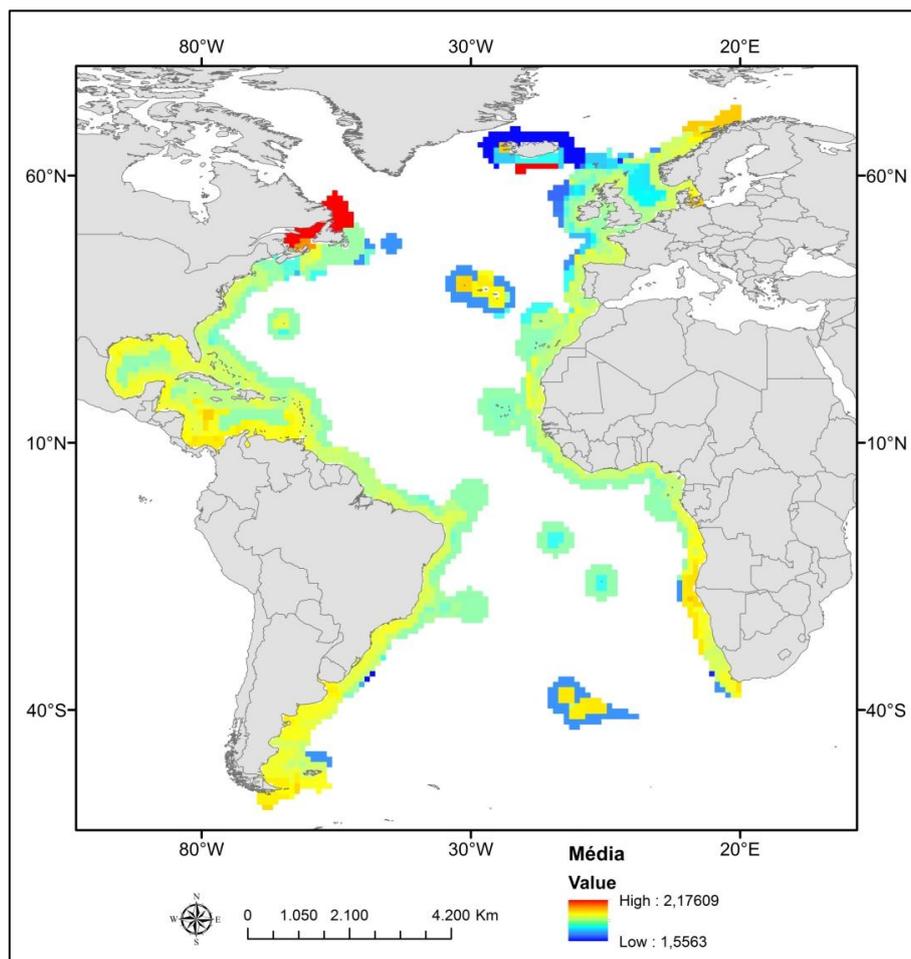


Figura 14: Média do tamanho corporal das espécies presentes na plataforma continental.

Já os resultados para mediana do tamanho do corpo revelaram que três dos 64 modelos apresentaram algum grau de plausibilidade ($\Delta_i \leq 3,00$). O melhor modelo foi o composto pelo habitat, impactos humanos, distância da costa ($\Delta_i = 0,00$, $w_i = 0,511$), e os outros dois modelos também apresentaram suporte ($\Delta_i \leq 3,00$). O modelo nulo ($\Delta_i = 224,96$, $w_i = 0,000$) foi muito menos aceitável que os modelos plausíveis (Tabela 3, Figura 15). A distância da costa e a atividade pesqueira apresentaram relação negativa com a mediana de tamanho de corpo, enquanto que o habitat apresentou uma relação positiva (Tabela 4).

Tabela 3: Ajuste dos diferentes modelos aos dados da mediana do tamanho de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Modelos	logLik	K	AICc	Δ AICc	Wi
habitat+dist+fish	2953,63	35	-5836,28	0,00	0,511

habitat+dist+prod+fish	2953,798	36	-5834,56	1,72	0,216
habitat+dist+SSS+fish	2953,631	36	-5834,22	2,05	0,183
Nulo	2836,018	30	-5611,31	224,96	0,000

Tabela 4: Relação das variáveis ambientais com a mediana do tamanho de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico

Variáveis ambientais	Relação
Distância da costa	-
Habitat (SST-Batimetria)	+
Atividade pesqueira	-

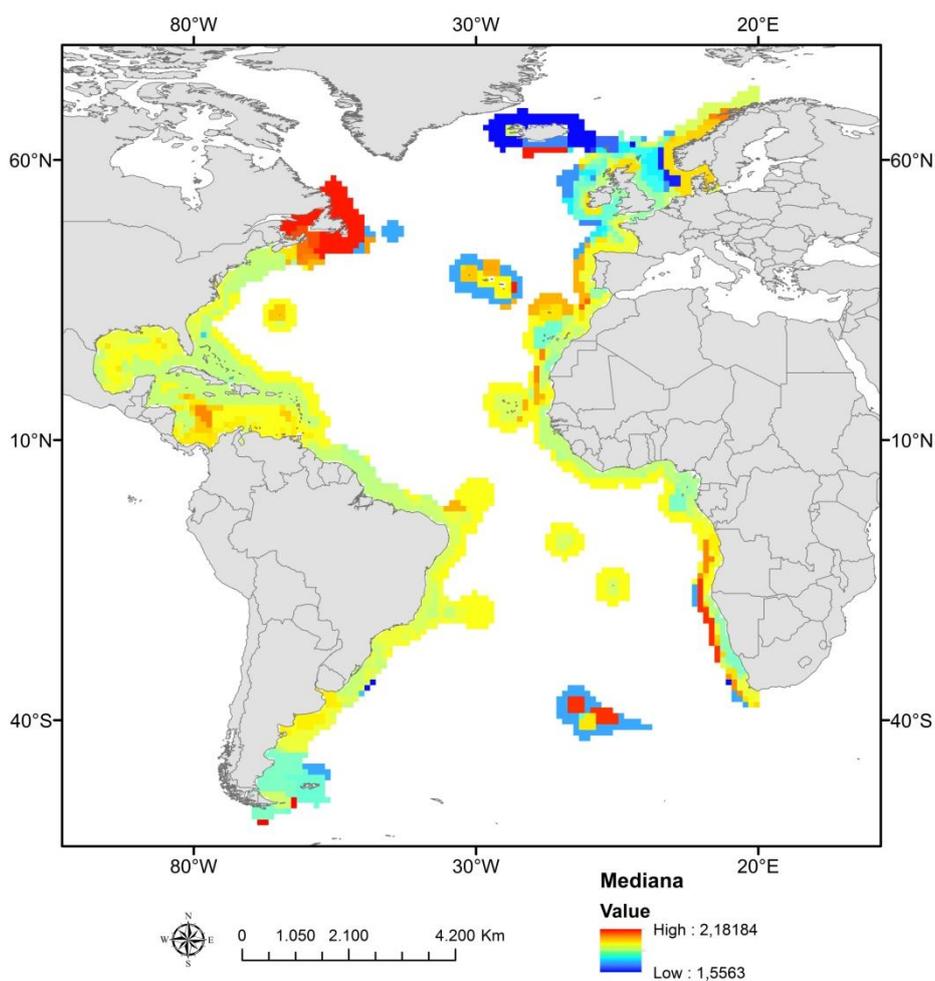


Figura 15: Mediana do tamanho corporal das espécies presentes na plataforma continental.

4.2. Formato do corpo

Foram obtidas no Fishbase informações da razão altura/comprimento de 278 espécies, e para outras 101 espécies, as razões foram calculadas a partir das fotos e esquemas. Destas 289 espécies, 19 não possuíam dados sobre a extensão de ocorrência, sendo excluídas das análises posteriores.

Nossos resultados para as médias do formato do corpo das espécies presentes na plataforma continental do Oceano Atlântico revelaram que dois dos 24 modelos apresentaram algum grau de plausibilidade ($\Delta_i \leq 2,00$). O melhor modelo foi o composto pelo habitat, impactos humanos, distância da costa e produtividade ($\Delta_i = 0,00$, $w_i = 0,482$), e o modelo seguinte também apresentou forte suporte empírico ($\Delta_i = 1,10$). O modelo nulo foi muito menos plausível que o melhor modelo ($\Delta_i = 115,32$, $w_i = 0,000$) (Tabela 5). Habitat e produtividade apresentaram relação positiva com a média do formato de corpo dos tubarões, enquanto que a distância da costa e a atividade pesqueira apresentaram relação negativa (Tabela 6).

Tabela 5: Ajuste dos diferentes modelos aos dados de formato médio de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Modelos	logLik	K	AICc	Δ AICc	Wi
habitat+dist+prod+fish	10093,7	36	-20114,36	0,00	0,482
habitat+dist+fish	10092,12	35	-20113,26	1,10	0,277
Nulo	10029,88	30	-19999,04	115,32	0,000

Tabela 6: Relação das variáveis ambientais com o formato médio de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Variáveis ambientais	Relação
Habitat (SST-Batimetria)	+
Distância da costa	-
Produtividade	+
Atividade pesqueira	-

Os resultados para as medianas do formato do corpo sugerem que dois dos 24 modelos possuem algum grau de plausibilidade ($\Delta_i \leq 1,00$). O melhor modelo foi o composto pelo habitat,

distância da costa e produtividade ($\Delta i = 0,00$, $w_i = 0,482$). O modelo nulo foi muito menos plausível que o melhor modelo ($\Delta i = 42,82$, $w_i = 0,000$) (Tabela 7). Assim como ocorreu com a média, habitat e produtividade apresentaram relação positiva com a mediana do formato de corpo dos tubarões, enquanto que a distância da costa apresentou relação negativa (Tabela 8).

Tabela 7: Ajuste dos diferentes modelos aos dados da mediana do formato de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Modelos	logLik	K	AICc	Δ AICc	Wi
habitat+dist+prod	11078,44	35	-22085,90	0,00	0,592
habitat+dist+prod+fish	11079,03	36	-22085,02	0,88	0,382
Nulo	11051,9	30	-22043,08	42,82	0,000

Tabela 8: Relação das variáveis ambientais com a mediana do formato de corpo de tubarões da plataforma continental do Oceano Atlântico.

Variáveis ambientais	Relação
Habitat (SST-Batimetria)	+
Distância da costa	-
Produtividade	+

4.3. Modo de reprodução

Conseguimos obter informações sobre o modo de reprodução de 168 espécies, sendo 84 espécies ovovivíparas, 51 ovíparas e 33 vivíparas.

A estimativa do efeito da produtividade primária sobre o tamanho dos tubarões não apresentou diferenças entre as espécies com modo de reprodução vivíparo e ovíparo, e ambos os modos de reprodução apresentaram diferença em relação aos ovovivíparos (Figura16).

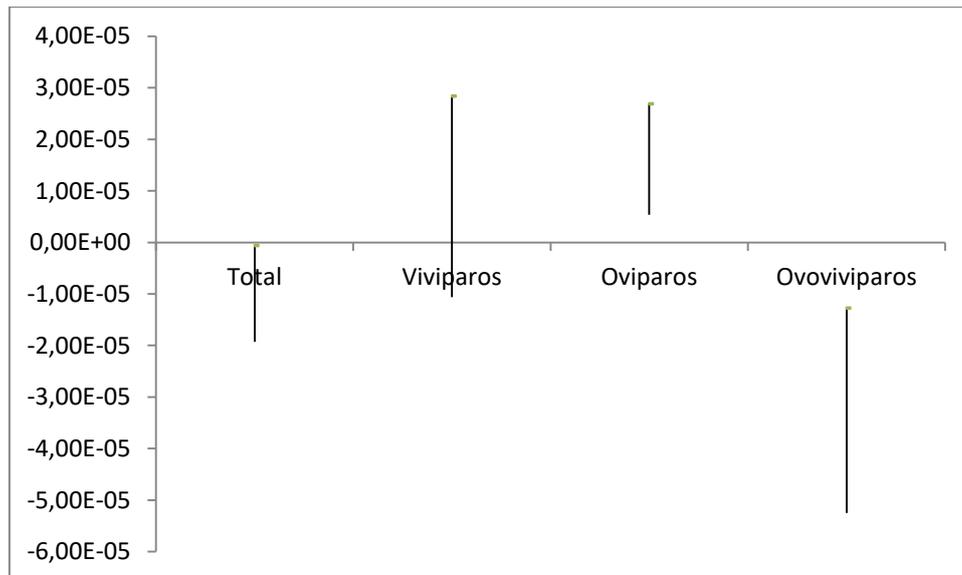


Figura16: Intervalo de confiança estimativa do efeito da produtividade primária sobre o tamanho médio dos tubarões costeiros do Oceano Atlântico.

DISCUSSÃO

Nossos resultados concordam com as conclusões de Vinarski (2014) de o conjunto de estudos realizados sobre a Regra de Bergmann demonstra que não existe uma regra unificada para a variação geográfica no tamanho corporal de ectotérmicos, e que mesmo espécies estreitamente relacionadas podem apresentar diferentes tendências de variação no tamanho do corpo. Isso provavelmente reflete o envolvimento de vários fatores causando mudanças direcionadas no tamanho do corpo ao longo do espaço (Vinarski, 2014).

Nosso estudo não deu suporte à Regra de Bergmann para as espécies de tubarão da plataforma continental do Oceano Atlântico, tanto na análise das médias quanto na das medianas, pois o tamanho do corpo não mostrou uma associação com a latitude. A análise desconstruída para as espécies da plataforma continental do presente estudo refuta a regra. Apesar de não ter sido analisada através de modelos. Já o mapa de distribuição global dos tamanhos de corpo (Figura 13) mostra indícios do padrão inverso na zona de mar aberto, suportando a ideia da realização de análises em compartimentos espaciais separadamente. De fato, os padrões de variação clinal de latitude-tamanho de corpo em ectotérmicos são menos evidentes e mais complexos do que em endotérmicos (Ashton *et al.*, 2003; Olalla-Tárraga & Rodríguez, 2007). No entanto, a falta de suporte à Regra de Bergmann é válida tanto para endotérmicos quanto para ectotérmicos (Meiri &

Dayan, 2003; Pincheira-Donoso, 2010; Berke *et al.*, 2012). Em peixes marinhos, o padrão foi demonstrado no Atlântico Norte, bem como na parte sul dos Oceanos Índico e Pacífico, porém não foi detectado no norte do Pacífico (Fisher *et al.*, 2010). Barros (2016), ao analisar o padrão na subclasse Elasmobranchii, encontrou suporte para a Regra de Bergmann nos Oceanos Pacífico e Índico, e para o padrão inverso (*Bergmann converse*) no Oceano Atlântico, sem a possibilidade de uma generalização para o padrão.

Contudo, as variáveis ambientais parecem exercer uma forte relação com o tamanho e formato do corpo. As análises baseadas em assembléia mostram respostas congruentes, confirmando que as variações encontradas para o tamanho do corpo estão associados principalmente à distância da costa, salinidade, produtividade, pesca, habitat e temperatura. Estas variáveis estiveram presentes nos melhores modelos, considerando a média ou a mediana como medida de tendência central do tamanho corporal, mesmo depois de controlada a autocorrelação espacial.

Como o trabalho original de Bergmann menciona que "as espécies menores necessitariam de um clima mais quente" (Watt *et al.*, 2010), nós testamos o padrão em um gradiente térmico, associando a temperatura à profundidade. Essa associação (habitat) se mostra a variável ambiental mais correlacionada com os padrões de formato do corpo, assim como os impactos da pesca.

Nos ambientes marinhos, em contraste com os ambientes terrestres e de água doce, as barreiras físicas à dispersão são consideradas fracas e muitas vezes ausentes. Como a maior parte da superfície do planeta é coberta por água, esse habitat possui continuidade em grandes distâncias, porém correntes transoceânicas persistentes e eventos oceanográficos intermitentes de grande porte (como aqueles causados pelo fenômeno El Niño), que produzem variações extremas nos fluxos de corrente. Esta combinação de características resulta em padrões macroecológicos muito diferentes entre os peixes marinhos quando comparados aos dulcícolas e às espécies terrestres (Macpherson *et al.*, 2009).

A metodologia do nosso estudo tem grande semelhança com o artigo do Torres-Romero (2016), o qual testa a variação do tamanho corporal em cetáceos e pinípedes. Os golfinhos e tubarões são semelhantes quanto ao formato corpóreo, possuindo corpo hidrodinâmico, devido a um processo evolutivo de convergência adaptativa, no qual seres de ancestralidade distinta ocupam ambientes que apresentam as mesmas características e passam a sofrer processos de seleção semelhantes. Apesar das semelhanças morfológicas, fisiologicamente esses organismos são bem distintos. Os cetáceos são endotérmicos e suportam temperaturas polares, devido à espessa camada de gordura sob a pele, que proporciona isolamento contra a perda de calor do corpo para a água e também serve como reserva de energia e isolante térmico. Já os tubarões, ectotérmicos, suportam

uma amplitude térmica reduzida quando comparada aos cetáceos, já que os tubarões não são encontrados em regiões polares.

Os resultados obtidos, corroboram as hipóteses da sazonalidade e da disponibilidade de habitat, mas não as hipóteses da produtividade, distância da costa, osmorregulação e impactos humanos. Já para hipótese da termorregulação o presente estudo não encontrou suporte.

Locais com sazonalidade mais marcada possuem organismos com o tamanho do corpo menor. A sazonalidade pode afetar o tamanho corporal de maneira autônoma ou em associação com outros fatores ambientais (Blanckenhorn e Demont, 2004; *et al.*, 2010, Husby *et al.*, 2011; Manyak-Davis *et al.*, 2013). Segundo Defeo e McLachlan (2005) há uma associação negativa entre a o gradiente de latitude e a capacidade de crescimento. Desta forma, locais com a sazonalidade mais marcada possuiriam organismos com amadurecimento sexual precoce devido à escassez de recursos, possuindo um menor tamanho do corpo. Estações mais curtas em latitudes mais altas limitam progressivamente o tempo disponível para forrageamento, crescimento e desenvolvimento e, portanto, o tamanho corporal fenotípico que pode ser atingido, resultando em um padrão de diminuição do tamanho corporal em direção aos pólos (Blanckenhorn & Demont, 2004).

A disponibilidade de habitat, onde estão associadas a temperatura média e a batimetria, apresentou uma relação positiva com a mediana do tamanho corporal. Segundo Dulvy e (2014), os atributos relacionados à profundidade são mais importantes para explicar o risco de extinção em tubarões do que o tamanho da distribuição geográfica por si. As espécies que vivem em ambientes menos profundos são mais acessíveis para a pesca.

A exploração humana tem um grande impacto sobre o papel funcional dos tubarões nas comunidades marinhas (Lucifora *et al.*, 2009). O maior tamanho corporal nas maiores latitudes não foi encontrado, porém é difícil medir nesta escala espacial os impactos locais que afetam a variação do tamanho do corpo ou efeitos antropogênicos passados, como a sobrepesca histórica. A ação antrópica tem um grande relação com o gradiente de tamanho corporal. Com especial atenção aos tubarões, a exploração humana costuma atingir os indivíduos maiores e mais idosos de uma população, resultando em distribuições truncadas de tamanho e idade (Ward & Myers, 2005; Lucifora *et al.*, 2008). Segundo Diniz-Filho (2009), impactos humanos podem afetar a distribuição da frequência do tamanho do corpo das faunas, provocando deslocando da distribuição geográfica e eliminando algumas espécies, especialmente as grandes, de assembleias locais. Portanto, variáveis descritoras do impacto humano deveriam ser considerados como uma explicação adicional em estudos que analisem tamanho do corpo em escalas amplas. No entanto, estudos sobre padrões espaciais e atributos ecológicos raramente levam em conta os impactos humanos entre o conjunto de possíveis variáveis explicativas (Diniz-Filho *et al.*, 2009).

Não encontramos relação significativa entre o tamanho médio do corpo e a temperatura média da água. Isso pode ter relação com a capacidade de alguns tubarões apresentam termorregulação comportamental, realizando deslocamentos para locais com distintas condições térmicas, o que poderia relaxar o efeito da pressão seletiva exercida pela temperatura local. Estudos demonstram que movimentos podem ser direcionados para águas quentes e rasas para se alimentar, seguidos de movimentos em água mais fria para digerir (Heupel & Simpfendorfer, 2008). Estudos de várias espécies de elasmobrânquios, incluindo tubarões-leopardo (Ackerman *et al.*, 2000) e tubarões de areia (Medved & Marshall 1983; Wetherbee & Rechisky, 2000) mostraram um forte movimento com fluxo de maré. Isto é sugerido para conservar a energia permitindo que os indivíduos se movam através do transporte de maré em vez de gastar energia nadando.

Contrariando as hipóteses formuladas previamente, não encontramos relação positiva entre o tamanho do corpo e a produtividade e distância da costa. Isto pode ter se dado pela escala da análise, abrangendo apenas a plataforma continental, resultando no truncamento de ambas as variáveis e reduzindo a variação observada nos sistemas naturais. Um estudo futuro, que leve em consideração também o ambiente de mar aberto pode ajudar a elucidar esta questão.

Provavelmente a associação negativa da distância da costa com o tamanho corporal está atrelada ao fato dos grandes tubarões, apesar de habitarem o ambiente pelágico dos oceanos além da plataforma continental, eventualmente se aproximarem da costa para alimentação ou reprodução. De forma oposta, os tubarões menores, por estarem associados aos ambientes rasos dos recifes de corais, não se movimentariam para locais além dos limites destes ecossistemas. Uma análise posterior que leve em consideração o mar aberto poderá responder esta questão com mais clareza.

O menor tamanho corporal das espécies em áreas produtivas pode estar relacionado ao fato que de animais menores apresentam maior capacidade osmorregulatória e muitas das áreas mais produtivas na região analisada (Figura 6) estão atreladas à maior variação de salinidade (Figura 5) relacionada à desembocadura de grandes bacias hidrográficas e ao escoamento de nutrientes promovido pelo degelo de geleiras.

A variação do formato do corpo apresentou relação com as seguintes variáveis ambientais: habitat, distância da costa, produtividade e atividade pesqueira. O formato do corpo tem relação inversa à distância da costa e atividade pesqueira. Já a produtividade e o habitat mostram um relacionamento positivo com o formato do corpo. A temperatura média, variável ambiental associada à nossa hipótese de conservação do calor, não apareceu nos melhores modelos, sugerindo que a forma do corpo pode estar relacionada a outros processos que não diretamente a conservação de calor. A morfologia de um organismo pode estar relacionada com o tipo de habitat que ele explora preferencialmente (Piorski *et al.*, 2007). A maioria das espécies de tubarões tem um corpo

fusiforme que varia de alongado, como no tubarão bambu, até a forma mais familiar de torpedo encontrada no tubarão branco, além de existirem aqueles dorsoventralmente deprimidos como o tubarão anjo (Maia *et al.*, 2012). Dados experimentais indicam que peixes curtos e comprimidos apresentam maior manobrabilidade (Webb *et al.*, 1996), e que o corpo fusiforme apresenta maior desempenho em regiões pelágicas que não apresentam obstáculos, pois alcançam alta velocidade de natação (Breda *et al.*, 2005).

Em relação ao modo de reprodução, a predição que a relacionava esta variável com a produtividade foi refutada, uma vez que não houve diferença entre espécies ovíparas e vivíparas, e sim destas duas com os ovovivíparos. Era esperado que houvesse um gradiente entre os três modos de reprodução, ou que os ovovivíparos fossem mais parecidos com os ovíparas, o que não aconteceu. É possível que esta diferença entre os três modos de reprodução seja fruto apenas do número muito desigual de espécies para cada modo de reprodução, com metade das espécies apresentando o modo de reprodução ovovivíparo. De qualquer forma, aparentemente o modo de reprodução dos tubarões não afeta a relação entre a produtividade e o tamanho de corpo.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

No presente estudo observamos que o tamanho de corpo não segue um claro gradiente latitudinal, não suportando assim a Regra de Bergmann. O padrão observado é espacialmente complexo e diversas características ambientais exerceram uma forte influência sobre a variação do tamanho e forma do corpo das espécies de tubarões. Sugerimos que análises futuras incluindo os outros oceanos possam ajudar a produzir um maior entendimento do padrão de variação do tamanho corporal.

6. BIBLIOGRAFIA

- Addo-Bediako, A., Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 739–745
- Almeida-Neto, M., Machado, G., Pinto-da-Rocha, R. and Giaretta, A. A. (2006), Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule?. *Journal of Biogeography*, 33: 361–375.
- Angilletta, M. J. & Dunham, A.E. 2003. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist* 162:332-342.
- Angilletta, M. J., and M. W. Sears. 2004. Evolution of thermal reaction norms for growth rate and body size in ectotherms: an introduction to the symposium. *Integr. Comp. Biol.* 402:401–402.
- Arnett, A. E. & Gotelli, N. J. 2003. Bergmann's rule in larval ant lions: testing the starvation resistance hypothesis. *Ecological Entomology*, 28: 645-650.
- Blackburn TM, Gaston KJ, Loder N. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distribution* 5: 165-174.
- Blackburn, T. M & Gaston, K.J. 2006. There's more to macroecology than meets the eye. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 15: 537-540
- Blackburn, T. M. & Hawkins, B. A. 2004. Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Ecography*, 27: 715-724.
- Blackburn, T. M. 2004. Method in Macroecology. *Basic and Applied Ecology*, 5: 401-412.
- Blackburn, T. M., Gaston, K.J. & Loder, N. 1999. Geographic gradients in body size: a classification of Bergmann-s rule. *Diversity and Distributions*, 5: 165-174.
- Blanckenhorn, W. U. & Demont, M. 2004. Bergmann and Converse Bergmann Latitudinal Clines in Arthropods: Two Ends of a Continuum?. *Integr Comp Biol*; 44 (6): 413-424. doi: 10.1093/icb/44.6.413
- Barros, L. A. V. 2016. A Regra de Bergmann: estudos de caso e suas implicações. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Neotropical) – Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO) – Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (PPGBIO). Rio de Janeiro.

- Berke, S.K., Jablonski, D., Krug, A.Z., Roy, K., Tomasovych, A. 2013. Beyond Bergmann's rule: size–latitude relationships in marine Bivalvia world-wide. *Global Ecology and Biogeography* 22: 173–183.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Borcard, D. & Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 5168.
- Breda, L., Oliveira, E. F., Goulart, E. 2005. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais neotropicais. *Acta Scientiarum, Biological Sciences* 27(4):371-381.
- Briscoe, N. J., Krockenberger, A., Handasyde, K. A., Kearney, M. R. 2015. Bergmann meets Scholander: geographical variation in body size and insulation in the koala is related to climate. *Journal of Biogeography*, 42: 791–802.
- Brodie, P.F. (1975) Cetacean energetics, an overview of intraspecific size variation. *Ecology*, 56, 152–161.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago. 269 pp.
- Brown, J. H. 1999. Macroecology : progress and prospect. *Oikos*, 87 (1): 3-14.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. and West, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771–1789. doi:10.1890/03-9000
- Brown, J. S., Kotler, B. P., Porter, W. P. 2016. How foraging allometries and resource dynamics could explain Bergmann's rule and the body-size diet relationship in mammals. *Oikos*. doi: 10.1111/oik.03468
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference*. 2nd edition. Springer Science, New York.
- Camhi, M. *et al.* 1998. Sharks and their relatives. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission 20: 39.
- Carlisle A.B., Starr R.M. 2009. Habitat use, residency, and seasonal distribution of female leopard sharks *Triakis semifasciata* in Elkhorn Slough, California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 380:213–228.
- Clifford, P., Richardson, S. & Hémon, D. 1989. Assessing the significance of the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 45: 123-134.
- Compagno, L.J.V. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes* 28:33–75. doi: 10.1007/BF00751027.

- Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography* 14: 177-185.
- Diniz-Filho, J.A.F. *et al.* 2006. Macroecologia: visão panorâmica de sistemas ecológicos complexos (Macroecology: A panoramical view of complex ecological systems). *Ciência Hoje*, 38: 64-67.
- Diniz-Filho, J.A.F. & Rangel, T.F.L.V.B 2004. Macroecologia e ecologia geográfica.
- Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B. & Bini, L.M. (2008). Model selection and information theory in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 17: 479-488.
- Diniz-Filho, J.A.F., Rodríguez, M.Á., Bini, L.M., Olalla-Tárraga, M.Á., Cardillo, M., Nabout, J.C., Hortal, J. & Hawkins, B.A. 2009. Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. *Journal of Biogeography*, 36: 2222-2236.
- Dulvy NK, Fowler SL, Musick JA, Cavanagh RD, Kyne PM, *et al.* (2014) Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *Elife* 3: e00590–e00590 doi:10.7554/eLife.00590.
- Egerton, F.N. 2012. *Roots of Ecology: antiquity to Haeckel*. University of California Press.
- Ehrlich, P. R. & Wilson, E. O. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science*, 253: 758-762.
- El-Hani, C.N. 2006. Generalizações ecológicas. *Oecologia Brasiliensis* 10: 17-68.
- Feldman, A. & Meiri, S. 2014. *Evol. Biol.* 41: 327. doi:10.1007/s11692-014-9271-x
- Fleishman, E., Austin, G. T. and Weiss, A. D. 1998. An empirical test of Rapoport's rule; elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology*, 79 (7): 2482-2493.
- Fisher, H. J. 2002. Macroecology: new, or biogeography revisited? *Nature*, 417:787.
- Fisher, J.A.D, Frank, K.T., Leggett, W.C. 2010. Global variation in marine fish body size and its role in biodiversity–ecosystem functioning. *Mar Ecol Prog Ser* 405:1-13. <https://doi.org/10.3354/meps08601>
- Fortes, R.R., & Absalão R.S. 2004. The applicability of Rapoport's Rule to the American marine mollusks. *J. Biogeogr*, 31: 1909-1916.
- Fortes, R.R. 2007. Macroecologia: busca por generalizações e seus desdobramentos Tese, Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

- Fortes, R.R. & Absalão, R.S. 2010. The latitudinal and bathymetric ranges of marine fishes: a global analysis to test the application of Rapoport's Rule. *Marine Ecology*, 31: 483-493
- Froeschke, J., Stunz, G.W., Wildhaber, M.L. 2010. Environmental influences on the occurrence of coastal sharks in estuarine waters. *Mar Ecol Prog Ser* 407:279-292
- Froese, R. & Pauly, D. Editors. 2015. FishBase. Version (08/2015). World Wide Web electronic publication. Disponível em www.fishbase.org.
- Fu, C., Wu, J., Wang, X. Lei, G. & Chen, J. 2004. Patterns of diversity, altitudinal range and body size among freshwater fishes in the Yangtze River basin, China. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 543-552.
- Gardner *et al.* 2011. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 285-291.
- Garla, R. C *et al.* 2015, Public awareness of the economic potential and threats to sharks of a tropical oceanic archipelago in the western South Atlantic, ISSN: 0308597X
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford. 377p.
- Gaston, K.J., Chown, S.L., Evans, K. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *J. Biogeogr.*, 35:483-500.
- Gouveia, Sidney F. 2013. The origin and nature of macroecological patterns in amphibians: old questions, novel approaches. *Frontiers of Biogeography*, 5(4). fb_19355.
- Gunderson, D. R. 1997. Trade-off between reproductive effort and adult survival in oviparous and viviparous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(5), 990-998.
- Halpern B. S. *et al.* 2015. Patterns and Emerging Trends in Global Ocean Health. *PLoS One*, 10, e0117863.
- Heupel, Michelle R., Simpfendorfer, Colin A. 2008. Movement and distribution of young bull sharks *Carcharhinus leucas* in a variable estuarine environment. *Aquatic Biology*, 1. pp. 277-289.
- Houlahan, J.E., McKinney, S.T., Anderson, T.M., McGill, B.J. The priority of prediction in ecological understanding. *Oikos* 126: 1-7.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). *Climate change 2007*. Arquivo disponível na Internet via URL: <http://www.ipcc.ch>. Consultado em 2007.

- James, F. C. 1970. Geographic Size Variation in Birds and Its Relationship to Climate. *Ecology*, 51: 365–390. doi:10.2307/1935374
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.
- Kaschner, K. *et al.* (eds) (2013) AquaMaps environmental dataset: half-degree cells authority file (HCAF).
- Kohler, N.E., Casey, J.G., Turner, P.A.. 1996. Length-length and length-weight relationships for 13 Shark Species from the Western North Atlantic. NOAA Technical Memorandum nmFS-ne-110, may 1996. <http://na.nefsc.noaa.gov/sharks/lw/length.html>. Koob
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177-192.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Lomolino, M. V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, 32: 1683–1699. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01314.x
- Lucifora, L.O. *et al.* *Ecol Res* .2009. 24: 109. doi:10.1007/s11284-008-0487-z
- Macpherson, E., Hastings, P.A. & Robertson, D.R. 2009. Macroecological patterns among marine fishes. In *Marine Macroecology*, J.D. Witman & R. Kaustuv (eds). Chicago: University of Chicago Press, 122–152
- Maia, A.M. R.; Wilga, C.A.D.; Lauder, G.V. 2012. Biomechanics of Locomotion in Sharks, Rays, and Chimaeras. In Carrier, J. C.; Musick, J.A.; Heithaus M.R. (eds.) *Biology of Sharks and Their Relatives*, Second Edition. CRC Press. 666p.
- Manyak-Davis A, Bell TM, Sotka EE. 2013. The relative importance of predation risk and water temperature in maintaining Bergmann's rule in a marine ectotherm. *The American Naturalist*. 182: 347-58
- Marquet, P.A., M. Fernández, S. A. Navarrete & C. Valdovinos. 2004. Diversity emerging: towards a deconstruction of biodiversity patterns. Pp: 191-209. In: M. Lomolino & L. Heaney (eds) *Frontiers of Biogeography: New directions in the Geography of Nature*. Cambridge University Press.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment). 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. Washington, DC; World Resources Institute, 86 p.
- Meiri, S., Thomas, G. H. 2007. The geography of body size – challenges of the interspecific approach. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 689-693.

- Meiri S. & Thomas G.H. 2007. The geography of body size – challenges of the interspecific approach. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 689–693
- Meiri, S. 2011. Bergmann’s Rule – what’s in a name? *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 20: 203-207.
- Olalla-Tárraga, M.A. 2011. “Nullius in Bergmann” or the pluralistic approach to ecogeographical rules: a reply to Watt *et al.* (2010). *Oikos* 120: 1441-1444.
- Olden, J. *et al.* 2006. Incorporating ecological knowledge into ecoinformatics: An example of modeling hierarchically structured aquatic communities with neural networks. *Ecological Informatics* 1: 33– 42.
- Papastamatiou, Y.P., Lowe, C.G., Caselle, J.E., Friedlander, A.M. 2009. Scale-dependent effects of habitat on movements and path structure of reef sharks at a predator-dominated atoll. *Ecology* 90:996–1008.
- Penniket, S. & Cree, A. 2015. Adherence to Bergmann’s rule by lizards may depend on thermoregulatory mode: support from a nocturnal gecko. *Oecologia*, 178: 427. doi:10.1007/s00442-015-3239-0.
- Pincheira-Donoso, D. 2010. The balance between predictions, evidence and search for universal macroecological patterns: taking Bergmann’s rule back to its endothermic origin. *Theor. Biosc.*, 129: 247-253.
- Piorski, Nivaldo M.; Dourado, Elãine CS; NUNES, Jorge LS. 2007. Análise ecomorfológica de três espécies de peixes do Parque Estadual Marinho do Parcel de Manuel Luiz, Nordeste do Brasil. *Boletim do laboratório de Hidrobiologia*20: 69-76,
- Quinn, R.M., Gaston, K.J & Arnold, H.R. 1996. Relative measures of range size: empirical comparisons. *Oecologia*, 107: 179-188.
- Ramirez, L., Diniz-Filho, J. A. F. and Hawkins, B. A. 2008. Partitioning phylogenetic and adaptive components of the geographical body-size pattern of New World birds. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 100–110.
- Ramírez-Delgado, V. H., Sanabria-Urbán, S., Serrano-Meneses, M. A. and Cueva del Castillo, R. 2016. The converse to Bergmann's rule in bumblebees, a phylogenetic approach. *Ecol Evol*, 6: 6160–6169. doi:10.1002/ece3.2321
- Rangel, T.F L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. 2005. An evolutionary tolerance model explaining spatial patterns in species richness under environmental gradients and geometric constrains. *Ecography*, 28: 253-263.

- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321-327.
- Rodríguez, M. Á., López-Sañudi, I. L. & Hawkins, B. A. 2006. The geographic distribution of mammal body size in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 173-181
- Peters, R. H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Sax, D.F. 2001. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, 28: 139–150. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00536.x
- Scacco, U., La Mesa, G., Vacchi, M. 2010. Body morphometrics, swimming diversity and niche in demersal sharks: a comparative case study from the Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, [S.l.], 74 : 37-53.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 133: 240-256.
- Smith, K. F. & Bronw, J. H. 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecology and Biogeography* 11: 313-322.
- Smith F.A. & Lyons S.K. 2013. *Animal body size. Linking pattern and process across space, time, and taxonomic group*. Chicago and London: University of Chicago Press.
- Sunday, J.M., Bates, A.E., Dulvy, N.K. 2011. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 278: 18231830.
- Szpilman, M. 2004. *Tubarões no Brasil: guia prático de identificação*. Mauad Editora Ltda.
- Tomašových, A., Jablonski, D., Berke, S. K., Krug, A. Z. and Valentine, J. W. 2015. Nonlinear thermal gradients shape broad-scale patterns in geographic range size and can reverse Rapoport's rule. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 157–167.
- Torres-Romero, E. J., Morales-Castilla, I., Olalla-Tárraga, M. Á. 2016. Bergmann's rule in the oceans? Temperature strongly correlates with global interspecific patterns of body size in marine mammals. *Global Ecology and Biogeography* 25: 1206–1215. doi: 10.1111/geb.12476
- Vermeij, G.J. & Grosberg, R.K. 2010. The great divergence: when did diversity on land exceed that in the sea? *Integrative and Comparative Biology*, 50, 675–682.

- Watt, C., Mitchell, S. & Salewski, V. 2010. Bergmann's rule; a concept cluster? *Oikos* 119: 89-100.
- Watt, C. & Salewski, V. 2011. Bergmann's rule encompasses mechanism: a reply to Olalla-Tárraga 2011. *Oikos* 20: 1445-1447.
- Webb, P. W.; Laliberte, G. D.; Schrank, A. J. 1996. Does body and fin form affect the maneuverability of fish traversing vertical and horizontal slits? *Environmental Biology of Fishes* 46: 7-14,
- Weigmann, S. 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology* 88: 837-1037,
- Witman, J. D., Roy, K.. 2009. *Marine macroecology*. University of Chicago Press, Chicago. 5:123-124
- Whitton, F.J.S. *et al.* 2012. Understanding global patterns in amphibian geographic range size: does Rapoport rule? *Global Ecology and Biogeography*, 21: 179-190.
- Worm, B., Sandow, M., Oschlies, A., Lotze, H.K., Myers, R.A. 2005. Global patterns of predator diversity in the open oceans. *Science* 309:1365–1369