

Fisiologia Animal Comparada



UNIVERSIDADE FEDERAL
DE SANTA CATARINA

BIOLOGIA
licenciatura a distância

Fisiologia Animal Comparada

Odival Cezar Gasparotto

Marília N. Siebert

Mariana Coutinho Hennemann

Carolina Marin Rocha Coelho

Ninna Granucci

Bruna Luiza da Silva

Fabiana Coelho Mariano da Silva



UNIVERSIDADE
ABERTA DO BRASIL

Ministério
da Educação



Florianópolis, 2011.

Governo Federal

Presidente da República Dilma Vana Rousseff
Ministro de Educação Fernando Haddad
Coordenador Nacional da Universidade Aberta do Brasil Celso Costa

Universidade Federal de Santa Catarina

Reitor Alvaro Toubes Prata
Vice-Reitor Carlos Alberto Justo da Silva
Secretário de Educação à Distância Cícero Barbosa
Pró-Reitora de Ensino de Graduação Yara Maria Rauh Müller
Pró-Reitora de Pesquisa e Extensão Débora Peres Menezes
Pró-Reitora de Pós-Graduação Maria Lúcia Camargo
Pró-Reitor de Desenvolvimento Humano e Social Luiz Henrique Vieira da Silva
Pró-Reitor de Infra-Estrutura João Batista Furtuoso
Pró-Reitor de Assuntos Estudantis Cláudio José Amante
Centro de Ciências da Educação Wilson Schmidt

Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas na Modalidade a Distância

Diretora Unidade de Ensino Sonia Gonçalves Carobrez
Coordenadora de Curso Maria Márcia Imenes Ishida
Coordenadora de Tutoria Leila da Graça Amaral
Coordenação Pedagógica LANTEC/CED
Coordenação de Ambiente Virtual Alice Cybis Pereira
Comissão Editorial Viviane Mara Woehl, Alexandre Verzani Nogueira, Odival Cezar Gasparotto, Danilo Wilhelm Filho

Projeto Gráfico Material impresso e on-line

Coordenação Prof. Haenz Gutierrez Quintana
Equipe Henrique Eduardo Carneiro da Cunha, Juliana Chuan Lu, Laís Barbosa, Ricardo Goulart Tredezini Straioto

Equipe de Desenvolvimento de Materiais

Laboratório de Novas Tecnologias - LANTEC/CED

Coordenação Geral Andrea Lapa
Coordenação Pedagógica Roseli Zen Cerny

Material Impresso e Hipermídia

Coordenação Laura Martins Rodrigues, Thiago Rocha Oliveira
Adaptação do Projeto Gráfico Laura Martins Rodrigues, Thiago Rocha Oliveira
Diagramação Kallani Bonelli, Karina Silveira, Thiago Rocha Oliveira, João Paulo Battisti de Abreu
Ilustrações Grazielle Xavier, Camila Fernández. Jean Menezes, João Amante Machado, Kallani Bonelli, Maiara Ariño, Cristiane Amaral
Capa Angelo Bortolini
Revisão gramatical Mirna Saidy, Tony Roberson de Mello Rodrigues

Design Instrucional

Coordenação Vanessa Gonzaga Nunes
Design Instrucional Cristiane Felisbino Silva, João Vicente Alfaya dos Santos

Agradecimentos especiais aos graduandos:

Larissa Zanette da Silva e Lucas Ariel Totaro Garcia

Copyright © 2011 Universidade Federal de Santa Catarina. Biologia/EaD/UFSC
Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada sem a prévia autorização, por escrito, da Universidade Federal de Santa Catarina.

F542 Fisiologia animal comparada / Odival Cezar Gasparotto ... [et al.]. - Florianópolis : BIOLOGIA/EAD/UFSC, 2011.
238 p. : il.
Inclui bibliografia.
Licenciatura em Ciências Biológicas na Modalidade a Distância do Centro de Ciências Biológicas da UFSC.
ISBN: 978-85-61485-40-5
1. Fisiologia veterinária. I. Gasparotto, Odival Cezar.

CDU : 591.1

Catlogação na fonte elaborada na DECTI da Biblioteca Universitária da Universidade Federal de Santa Catarina.

Sumário

Apresentação.....	9
1. Energia e metabolismo	13
1.1 Introdução	15
1.2 Metabolismo energético	15
1.3 Uso e significado das vias metabólicas anaeróbicas.....	17
1.4 Via glicolítica básica e alternativa	19
1.5 Metabolismo aeróbico	21
1.6 Controle do metabolismo aeróbico e depressão metabólica.....	23
1.7 Metabolismo aeróbico em insetos	24
1.8 Taxa metabólica	25
1.9 Taxa metabólica e temperatura	27
1.10 Taxa metabólica e massa corporal.....	28
1.11 Ingestão e digestão	32
1.12 Temperatura e termorregulação	35
Resumo	41
Referências	43
2. Ventilação e respiração	45
2.1 Introdução.....	47
2.2 Respiração em animais pequenos.....	48
2.3 Respiração nos demais animais	49
2.4 Princípios de trocas de gases.....	50
2.4.1 Difusão.....	50
2.4.2 Pressão parcial dos gases.....	50
2.4.3 Solubilidade dos gases.....	51

2.5 Comparação de ambiente: água e ar.....	53
2.5.1 Ventilação	55
2.5.2 Superfícies de troca gasosa	57
2.6 Respiração em diferentes grupos animais	60
2.6.1 Peixes.....	60
2.6.2 Anfíbios	63
2.6.3 Répteis	64
2.6.4 Aves	66
2.6.5 Mamíferos.....	68
2.6.6 Insetos.....	71
2.7 Adaptações na ventilação	73
2.7.1 Controle da ventilação	73
2.7.2 Pigmentos respiratórios	74
2.7.3 Adaptação para respiração em altitudes.....	75
2.7.4 Adaptação para o mergulho	76
Resumo	78
Referências	80

3. Circulação..... 83

3.1 Introdução.....	85
3.2 Coração.....	86
3.3 Batimento cardíaco e débito cardíaco.....	87
3.4 Oxigenação do miocárdio	88
3.5 Atividade eletroquímica e contração muscular	90
3.6 Regulação do coração e estímulos externos	94
3.7 Pressão sanguínea.....	94
3.8 Fluxo sanguíneo	97
3.9 Circulação em aves e mamíferos	98
3.9.1 Vasos sanguíneos	98
3.9.2 Trocas através das paredes dos capilares	102
3.9.3 Circulação durante o exercício	103
3.10 Circulação em peixes	104
3.11 Circulação em anfíbios	107
3.12 Circulação em répteis	107
3.13 Invertebrados com sistema circulatório fechado	109
3.13.1 Cefalópodes	109
3.13.2 Anelídeos.....	109
3.13.3 Equinodermos.....	110
3.14 Invertebrados com sistema circulatório aberto	110
3.14.1 Crustáceos	111

3.14.2 Moluscos não cefalópodes.....	113
3.14.3 Insetos.....	113
3.14.4 Aracnídeos.....	114
3.14 Coagulação sanguínea.....	115
Resumo.....	115
Referências.....	117
4. Excreção e osmorregulação.....	119
4.1 Introdução.....	121
4.2 Fluidos corporais e osmorregulação.....	122
4.2.1 A importância dos fluidos corporais nos animais.....	122
4.2.2 A relação entre os fluidos corporais.....	123
4.2.3 Osmolaridade e balanço osmótico.....	124
4.2.4 Osmolaridade e pressão osmótica.....	125
4.2.5 Osmoconformistas e osmorreguladores.....	126
4.3 Órgãos osmorregulatórios e excretórios.....	130
4.4 Evolução do rim nos vertebrados.....	133
4.5 Os animais em seus ambientes.....	134
4.5.1 Animais de água doce.....	134
4.5.2 Padrões excepcionais de regulação em água doce.....	137
4.5.3 Animais marinhos.....	137
4.5.4 Animais que enfrentam mudanças de salinidade.....	144
4.5.5 Animais terrestres.....	146
4.6 Exemplos excepcionais de adaptação ao ambiente.....	160
Resumo.....	163
Bibliografia utilizada e recomendada.....	165
5. Função endócrina.....	167
5.1 Introdução.....	169
5.2 Natureza química dos hormônios.....	171
5.3 Interações hormonais com a célula alvo.....	173
5.4 Substâncias transmissoras.....	175
5.5 Células e Glândulas Endócrinas.....	175
5.6 Controle do sistema endócrino.....	178
5.6.1 Neuro-hipófise: controle neural sobre células neuroendócrinas.....	179
5.6.2 Adeno-hipófise: controle neural sobre células endócrinas.....	181
5.7 Resposta ao estresse.....	181
5.8 Controle endócrino do metabolismo de nutrientes nos mamíferos.....	186
5.8.1 Insulina: regula mudanças em curto prazo na disponibilidade de nutrientes.....	186

5.8.2 Glucagon: trabalho conjunto com a insulina para manter estáveis os níveis de glicose no sangue	188
5.9 Controle endócrino de sal e água em vertebrados e invertebrados.....	189
5.9.1 Hormônio antidiurético (ADH) conserva água	189
5.9.2 Sistema Renina-Angiotensina-Aldosterona e conservação de sódio	190
5.9.3 Peptídeo natriurético atrial promove a excreção de sódio e água	191
5.10 Metamorfose em insetos (invertebrados)	192
Resumo	198
Bibliografia recomendada	199
Referências	199

6. Função nervosa 201

6.1 Introdução.....	203
6.2 O neurônio como unidade básica do sistema nervoso.....	204
6.3 Evolução dos sistemas nervosos na escala animal.....	205
6.4 Princípios de organização do sistema nervoso e do cérebro	206
6.5 As primeiras redes nervosas	207
6.6 Sistema nervoso de invertebrados	207
6.6.1 Sistema nervoso de vermes e moluscos	208
6.6.2 Sistema nervoso de artrópodes	210
6.7 O sistema nervoso dos vertebrados	212
6.8 Estruturas comuns do sistema nervoso de vertebrados.....	213
Resumo.....	214
Referências	215

7. Músculo e movimento 217

7.1 Introdução	219
7.2 Movimento muscular e fibras musculares	221
7.3 Mecanismo intracelular da contração muscular	223
7.4 Problemas de dimensão e deslocamento na escala animal.....	225
7.5 Custo energético do deslocamento animal	231
7.6 Bioeletricidade	233
Resumo.....	235
Referências	236

Autores 237

Apresentação

Caros(as) alunos(as),

O material que vocês têm em mãos foi elaborado com o objetivo de orientá-los na disciplina de fisiologia comparada, com a exposição de parte do conteúdo que consideramos fundamental para a formação de um biólogo. Esse conteúdo será acompanhado de material inserido no ambiente virtual de aprendizagem (AVEA), com informações teóricas complementares, links para páginas da rede e ambientes de treinamento e interação.

A fisiologia procura compreender os processos físicos e químicos que possibilitam a existência do que chamamos VIDA. O resultado é obtido pela integração dos conhecimentos adquiridos por estudos em áreas específicas como a biologia molecular, a bioquímica, a anatomia, entre outras. Esses estudos contribuem para a construção dos conceitos das funções e os mecanismos adaptativos que possibilitam a manutenção da estabilidade do meio interno, mesmo em ambientes extremos ou em constantes mudanças que desafiam a sobrevivência.

A fisiologia comparada aborda informações que se superpõem ao universo da ecologia, zoologia e geologia, na medida em que almeja a compreensão dos processos adaptativos em diferentes ambientes, e a compreensão das pressões evolutivas sobre o funcionamento dos organismos.

Os conhecimentos de fisiologia adquiriram expressão a partir do século XIX, com as observações de que a hemoglobina carrega o oxigênio, fundamental para nossa respiração, que o fígado acumula glicogênio e que os sistemas nervoso e endócrino regulam o funcionamento de diversas estruturas em nosso corpo. Neste período, Claude Bernard (1813-1878) e Walter Bradford Cannon (1871-1945) contribuíram substancialmente com a fisiologia, e foi o período em que se construiu o conceito de homeostasia.

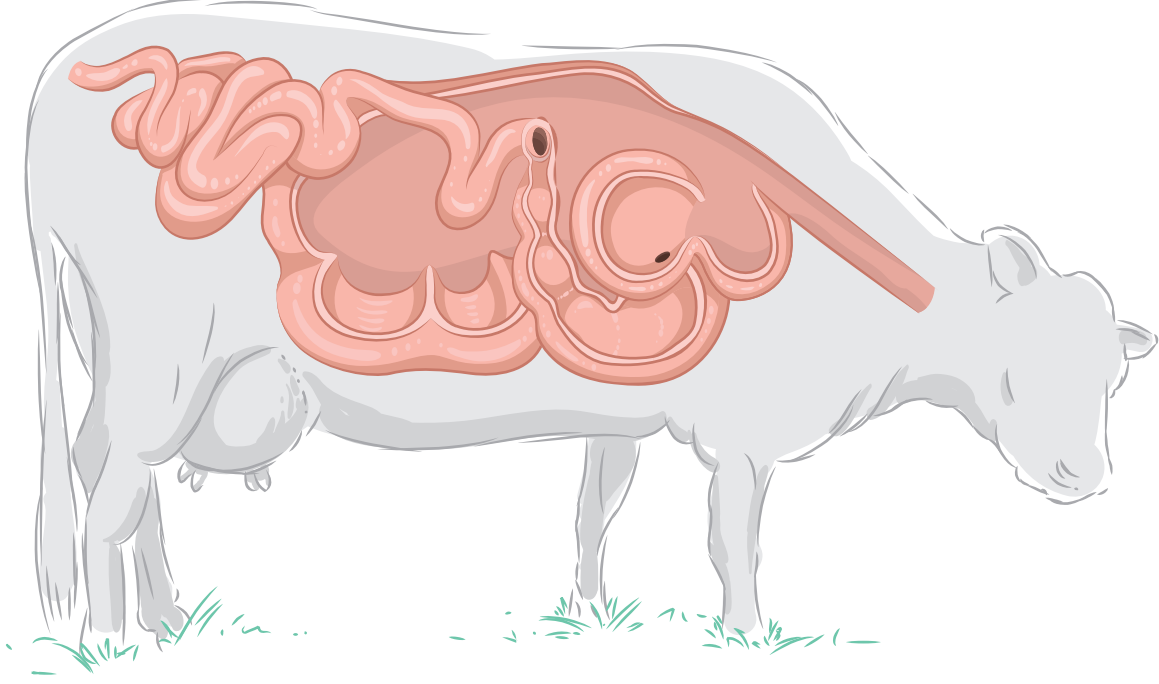
O século XX se caracterizou pelo empenho dos fisiologistas em melhorar a compreensão do funcionamento do corpo humano, contribuindo com a medicina no tratamento de doenças. Segundo Augusto Krogh em 1929, “para cada problema fisiológico existe um modelo animal adequado ao seu estudo”. Esta abordagem continua expressiva, mas até os dias atuais os conhecimentos fisiológicos sobre os processos de adaptação animal nos diferentes ambientes têm se expandido. Esta abordagem possibilita compreender a natureza da diversidade biológica. George A. Bartolomew (1919-2006) juntamente com Per Sholander e Knut Schmidt-Nielsen fundaram a fisioecologia, uma importante área da fisiologia animal comparada, estudando os animais em seus ambientes naturais. E C. Ladd Prosser (1907-2002), abordando os organismos em seus vários níveis de complexidade e Peter W. Hochachka (1937-202) trabalharam no campo da bioquímica adaptativa, contribuindo com as teorias de adaptação evolutiva.

Como vocês podem perceber, não há limites para a atuação da fisiologia comparada. Que ela é importante não se discute, mas mesmo assim, ela assume um papel de destaque na ciência contemporânea pela contribuição que pode dar para a preservação das espécies. Na medida em que a interferência da raça humana no planeta desafia cada vez mais as competências adaptativas dos organismos, o conhecimento dos efeitos destas alterações ambientais na VIDA é de vital importância.

A fisiologia animal comparada abre as portas para o aprendizado de muitos processos fisiológicos em humanos. Experimentos feitos em animais demonstram que eles possuem mecanismos fisiológicos que obedecem a princípios básicos, que podem ser encontrados em nossos corpos. Os mecanismos moleculares e iônicos de membrana que produzem um impulso nervoso eletroquímico no cérebro humano são essencialmente os mesmos que produzem um impulso nervoso em uma lula, em um caranguejo ou em um rato. Ainda, mesmo trabalhando com obediência a princípios universais, sob pressões adaptativas organismos muito distintos foram gerados, proporcionando toda a beleza que temos para apreciar, seja qual for o olhar que lancemos adiante.

Odival Cezar Gasparotto

CAPÍTULO 1



Energia e metabolismo

Neste capítulo, o nosso objetivo é abordar os conteúdos mais diretamente relacionados com: as vias metabólicas disponíveis e como elas são preferencialmente utilizadas pelos diferentes organismos que compõem a biodiversidade; os fatores que influenciam as vias metabólicas e o uso da energia gerada, como o tamanho corporal, os diferentes estados funcionais e as estratégias metabólicas para adaptação ao meio ambiente, em especial, a diferentes temperaturas. Pela extensão do assunto, os processos digestivos serão deixados para uma abordagem no AVEA, em que os sistemas digestórios serão comparados em sua função fisiológica e adaptativa.

A taxa metabólica pode ser medida em diferentes condições, o que demanda uma classificação segundo o estado funcional do organismo. Quando em repouso, nos referimos à taxa metabólica basal, que indica a quantidade de energia necessária para manter o organismo saudável, sem responder a demandas intensas e variáveis, como movimentação, digestão e outros processos. Da mesma maneira, podemos nos referir à taxa metabólica de exercício, taxa metabólica média diária e assim por diante. Também é muito importante considerarmos a escala no estudo do metabolismo. Além da medida de taxa metabólica pelo consumo de O_2 de um animal em sua totalidade (**taxa metabólica absoluta**), podemos medir o consumo de O_2 por unidade de massa (**taxa metabólica relativa**), o que nos mostra dados muito importantes, como veremos ao longo deste capítulo.

1.1 Introdução

Neste capítulo, vamos estudar os processos pelos quais a energia é obtida dos alimentos e transformada em atividade orgânica, o que permite a aquisição de mais energia, assim como as funções complementares que mantêm a homeostasia. Vale ressaltar que, sem suprimento energético, nada acontece. As vias metabólicas são razoavelmente compreendidas, mas podem variar entre os organismos em função da disponibilidade de alimentos. São várias as adaptações para obter e aproveitar da forma mais eficiente a energia, seja pela mudança das vias metabólicas ativadas ou pelas formas de conservação da temperatura.

1.2 Metabolismo energético

Os organismos consomem energia para manter o que chamamos de vida.

Qual a origem dessa energia? Vamos estudá-la!

Essa energia é derivada da quebra de moléculas ou da sua quebra depois de um processo de síntese, de modo a facilitar a sua disponibilidade para o metabolismo.

A energia livre para os processos fisiológicos dependerá do tipo de alimento e de variáveis ambientais, determinando o que chamamos de **taxa metabólica**. Alguns processos são grandes consumi-

dores de energia, entre os quais temos o “turnover” de proteínas, as bombas de Na^+ e K^+ , a atividade da **miosina ATPase** na contração muscular e a gliconeogênese, que chegam a representar 45% da taxa metabólica. Os elementos que transferem energia entre as moléculas são chamados fosfagênios, e entre eles o trifosfato de adenosina (ATP) é o mais participante nos processos metabólicos em seres vivos, juntamente com outros adenilatos (ADP e AMP), em vias que podem ser aeróbicas ou anaeróbicas.

O processo de fosforilação do ADP para ATP demanda uma transferência de energia com perda de 60% do seu valor. Isso faz com que alguns afirmem que o fato se deve a uma “ineficiência” do processo. Será que é? Na verdade, esse calor é importante para o controle da temperatura em muitos organismos, sendo essencial na maior parte do tempo!

O “turnover” do ATP é baixo na maior parte das células, em concentrações de 2 e 8 μmol por grama de massa corporal, não se configurando como um depósito de material combustível; ou seja, ele serve para o consumo imediato, com exceção das fibras musculares, nas quais o aumento da atividade motora imprime um aumento expressivo do “turnover” de ATP. Quem atua na célula com a função de reserva para uso mais imediato são os fosfatos de creatina (CrF) e o fosfato de arginina (ArF). Esses fosfagênios se encontram em concentrações dez vezes superiores ao ATP em alguns tecidos, como o muscular e o cerebral, e são metabolizados rapidamente.

O metabolismo energético também varia em função da massa corporal, sendo mais intenso nos animais de porte menor, que possuem uma taxa metabólica específica elevada, como veremos adiante neste capítulo.

A seguir alguns exemplos envolvendo mobilização energética.

1. Os músculos de contração rápida de alguns animais possuem reservas elevadas destes fosfagênios, como o músculo branco da truta-arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*), que pode conter 30 mmol de CrF/kg de tecido, e o músculo adutor das vieiras, moluscos bivalves da família *Pectinidae*, com até 50 mmol de ArF/kg de tecido.

A miosina, proteína presente nas fibras musculares, pode ser considerada uma enzima mecanoquímica que tem a capacidade de quebrar o ATP e de aproveitar a sua energia para deslocar o filamento de actina.

Turnover

Em bioquímica, pode-se considerar “turnover” como a taxa de reposição de um elemento que está sendo gasto em um determinado processo.

2. Os músculos das asas de beija-flores contêm grande quantidade de CrF. Esses fosfagênios agem, portanto, como um “tampão” de ATP, favorecendo uma relação ATP/ADP.

Estamos acostumados a considerar os nossos processos metabólicos como representantes do que encontramos na biodiversidade. Isso está longe de ser verdadeiro, e a vida teve início antes do planeta ter a disponibilidade de oxigênio atual.

1.3 Uso e significado das vias metabólicas anaeróbicas

Nós, seres humanos, dependemos do oxigênio para sobreviver, mas será que é apenas com a participação do O_2 que respiramos? Será que pela biodiversidade o uso de O_2 tem a mesma importância? Vamos conferir.

A maior parte dos animais tem nas vias anaeróbicas um meio de manter a sua provisão de energia, por exemplo; por uma demanda aumentada do metabolismo em atividades vigorosas; pela interrupção do suprimento de oxigênio em um mergulho prolongado; por estarem em zonas entremarés, cobertos por sedimentos terrestres mal-aerados; ou por estarem no lúmen do intestino que parasitam.

Hipóxia

Hipóxia é o termo que caracteriza a condição de baixa concentração de oxigênio, comparado com o necessário para a manutenção adequada dos tecidos.

Os vertebrados toleram mal a **hipóxia**, processando seus suprimentos por vias anaeróbicas em episódios geralmente curtos, pois, apesar da rapidez das reações, os subprodutos desse metabolismo inibem a própria anaerobiose. Um trabalho muscular submáximo em mamíferos, por exemplo, só é possível de forma prolongada se o fígado e outros tecidos eliminarem o lactato na mesma taxa em que ele é formado. Já os vertebrados menos complexos podem ser mais tolerantes, visto que, em lagoas congeladas, alguns peixes sobrevivem à hipóxia por algumas semanas.

Disponibilidade de oxigênio na Terra

A vida na Terra teve início a aproximadamente 3,8 bilhões de anos, em um ambiente inóspito e muito pobre em oxigênio. Provavelmente, a pouca quantidade de O_2 derivada da ação dos raios ultravioleta sobre o vapor de água era consumida em reações de oxida-

ção das rochas ferrosas ("red beds"). Outra parte era absorvida pela água dos oceanos, mesmo depois de procariotos heterótrofos (cianofíceas) adquirirem clorofila, cerca de 3,8 bilhões de anos atrás, e disponibilizarem oxigênio ao modo das futuras plantas.

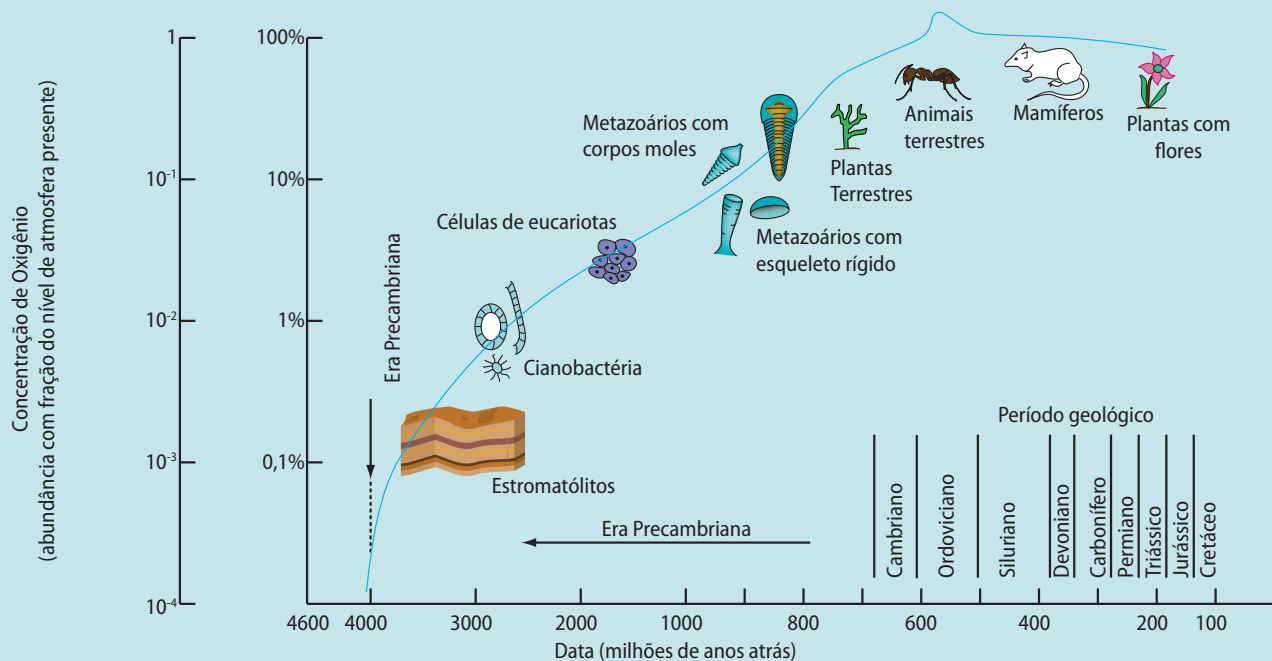


Figura 1.1 – Níveis de oxigênio na Terra ao longo de sua história e surgimento de organismos no transcorrer do período. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).

A concentração de O_2 livre na atmosfera provavelmente começou a aumentar por volta de 2,3 a 2 bilhões de anos atrás, quando os reservatórios oceânicos e minerais foram preenchidos. Concentrações de O_2 superiores a 1% da sua concentração atmosférica atual (20%) foram atingidas apenas depois do desenvolvimento dos eucariontes e das primeiras plantas multicelula-

res, entre 1 bilhão e 800 milhões de anos atrás. Esse aumento lento das concentrações de O_2 foi favorável ao desenvolvimento dos seres aeróbicos a partir dos anaeróbicos, visto que o O_2 deveria ser extremamente tóxico para aqueles organismos. Estratégias antioxidantes se desenvolveram de forma cada vez mais eficiente, possibilitando a vida em meio rico em O_2 .

1.4 Via glicolítica básica e alternativa

Vamos compreender essas vias. O que é a glicólise, onde ela ocorre e qual é o produto formado?

A glicólise é um processo de fermentação complexo, com 10 passos de catálise enzimática. Ela ocorre no citoplasma onde é fosforilada por um ATP, formando glicose 6-fosfato.



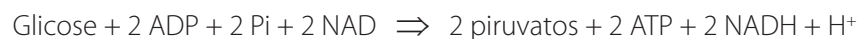
Metazoário

O termo **metazoário** é aplicado a todas as espécies de animais multicelulares que possuam sistema digestivo e tecidos característicos, por terem constituição celular diferenciada.

Por ter surgido muito precocemente e por ser fonte importante de ATP e de carbono para processos anabólicos, muitos de seus passos estão preservados entre os **metazoários**. Apesar disso, a glicólise pode ser modificada de acordo com a circunstância ambiental.

O que ocorre quando a quantidade de O_2 disponível é baixa?

Teremos o desencadeamento da seguinte reação:



Notem que existe a produção de H^+ , o que leva a uma acidose incompatível com a sobrevivência. Todavia, além do H^+ ser eliminado das células, ele também é tamponado pelo lactato, que age comoceptor de elétrons. Mas a tolerância para acúmulo de lactato nos tecidos é limitada. Nos músculos de mamíferos, ele chega a se acumular aos 40 mmol/kg de tecido úmido, e em tartarugas marinhas, nas quais a resistência à hipóxia no mergulho se torna mais crítico, a tolerância sobe para 200 mmol/kg de massa de tecido úmido. O subproduto de uma atividade anaeróbica glicolítica nem sempre é o lactato, podendo ocorrer a produção de etanol ou **iminoácidos**, resultando em um acúmulo menor de ácido na célula. É dessa forma que alguns peixes sobrevivem em **anóxia** por períodos prolongados quando aprisionados em baixas temperaturas. Nessa condição, o metabolismo reduz em até 80%, economizando as reservas de glicogênio, que é convertido a piruvato por uma via anaeróbica no citoplasma. O piruvato é descarboxilado a acetalde-

Iminoácido

Denominamos **iminoácido** a molécula que tiver um grupo funcional imino ($>\text{C}=\text{NH}$) e um carboxila ($-\text{C}(=\text{O})-\text{OH}$). Os **aminoácidos**, por sua vez, contêm um grupo amino ($-\text{NH}_2$) e uma carboxila ($-\text{COOH}$).

Anóxia

Anóxia é o termo utilizado para caracterizar a ausência de oxigênio nos tecidos.

ído na mitocôndria e, a seguir, no citoplasma é reduzido a etanol pela álcool desidrogenase; passa então a ser excretado, permitindo a glicólise sem o acúmulo de ácido. Esse tipo de processamento também é encontrado em parasitos que habitam o intestino de outros organismos, onde há deficiência de oxigênio. A condensação de aminoácidos no piruvato também é utilizada por alguns grupos taxonômicos para a regeneração de NAD, flavina aceptora de elétrons. O aspartato é usado por alguns moluscos nas entremarés e por cefalópodes quando nadam.

Além do material combustível presente e da disponibilidade de oxigênio para as reações, a glicólise é controlada pelos seus próprios subprodutos, como anteriormente comentado, e também por hormônios e neurotransmissores que modulam as atividades das proteínas G, adenilciclase, AMPc e proteínas quinases. A ação dos hormônios e neurotransmissores será discutida em outros capítulos deste material.

Os seres que passam por hipóxia ou anóxia não são raros como se poderia imaginar! E eles possuem altas densidades de glicogênio armazenado; um bivalve pode ter 1% de sua massa corporal úmida na forma de glicogênio armazenado. Esse armazenamento se dá em grânulos de glicogênio que ficam no citoplasma, juntamente com as suas enzimas de síntese e degradação (glicogênio sintase e fosforilase), que passam de suas formas inativas para ativas e vice-versa, pela ação de hormônios.

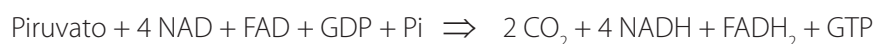
Na glicólise, diversos substratos podem ser aproveitados, de aminoácidos a outros tipos de açúcares. A galactose é convertida a glicose 6-fosfato, assim como a lactose do leite, que, depois de ser metabolizada a frutose, é convertida em glicose. A frutose, presente nas plantas e no mel ou contida nos adipócitos do tecido adiposo branco, pode ser metabolizada pela hexoquinase a frutose 6-fosfato e entrar na via glicolítica. Os elementos que não servem de substrato para a via glicolítica são os lipídios, por se encontrarem em estado muito reduzido para serem fermentados.

1.5 Metabolismo aeróbico

A fermentação produz moléculas orgânicas que agem como aceptoras de prótons, mas os esqueletos de carbono são apenas parcialmente quebrados. Isso representa um aproveitamento de aproximadamente 4,7% da energia contida na glicose. O metabolismo da molécula de piruvato com a participação do O_2 comoceptor de elétrons (oxidação da glicose) representa uma evolução dos organismos em obter energia através dos alimentos.



Cada uma das duas moléculas de piruvato produzidas na via glicolítica pelo metabolismo de uma molécula de glicose entra em um ciclo de reações que ocorrem no interior das mitocôndrias, denominado de Ciclo de Krebs. Ele tem início com a produção de acetil-CoA pela condensação do piruvato com a coenzima A, e corresponde à via de maior produção de ATP, além de ser a fonte de intermediários para a síntese de outras moléculas importantes. Entre estas, temos o GTP, composto fosfatado que transfere alta quantidade de energia à molécula do ATP formado. Ao mesmo tempo, os H^+ são transferidos para os aceptores de prótons NAD e FAD (dinucleotídeo flavina-adenina). O resultado de cada ciclo de reações é:



Como subproduto dessa fase temos o CO_2 , pela quebra de fragmentos carbônicos, e a água (água metabólica), decorrente do consumo de O_2 , elemento importante para o balanço hídrico no organismo. **Para alguns vertebrados que vivem em desertos, esta chega a ser a única fonte de água disponível por períodos prolongados.**

Qual a importância do Ciclo de Krebs?

No Ciclo de Krebs, cada molécula de glicose produz 10 NADH e 2 $FADH_2$ reduzidos, representando o principal meio de reserva de energia na respiração aeróbica, pois eles serão reoxidados na via de transferência de elétrons, fosforilação oxidativa ou cadeia res-

piratória, nas dobras das membranas internas das mitocôndrias. Moléculas de NADH e FAD_2 reduzidas possuem pares de elétrons com alto potencial de transferência para o O_2 , liberando energia para a disponibilização de ATP. A transferência de elétrons não produz ATP, mas resulta em um bombeamento de prótons para o espaço entre as membranas interna e externa da mitocôndria, gerando uma diferença de potencial e de pH com a matriz mitocondrial. Isso resulta em uma força que desloca os prótons de volta para a matriz através de uma ATPsintase, proteína ancorada na membrana interna. Esse processo libera o ATP da enzima ATPsintase, disponibilizando-o para uso em outros eventos. **A oxidação completa da glicose resulta em 36 moléculas de ATP/mol de glicose, com uma eficiência de conversão de 41% e 59% da energia dissipada na forma de calor.**

O Ciclo de Krebs permite o uso de outras fontes de energia além da glicose. Enquanto um vertebrado se vale dos depósitos de glicogênio no fígado para suas atividades, um inseto precisa mobilizar gordura depositada nos corpos adiposos, apesar de apresentar uma glicemia 100 vezes maior do que a dos vertebrados.

Qual a vantagem do uso de triglicerídeos como fonte energética?

Os ácidos graxos são a fonte mais comum de substrato lipídico. Armazenados nas células estão na forma de triglicerídeos, ou triacilgliceróis como também são denominados. Um grama de triglicerídeo é aproximadamente **6 vezes mais energético** do que um grama de glicogênio, em parte por ser hidrofóbico, enquanto o glicogênio é encontrado na forma hidratada. O triacilglicerol do tecido adiposo branco de vertebrados e dos corpos adiposos dos insetos é hidrolisado por uma lipase a ácido graxo e glicerol.

E o ácido láctico? Ele é referido como responsável por dores musculares pelo exercício intenso, mas vimos que ele pode ser útil como acceptor de elétrons e para a manutenção do pH interno. No que mais, afinal de contas, ele interfere?

O ácido láctico formado na glicólise em músculos em atividade de vertebrados pode ser utilizado como combustível. Transportado para outros tecidos, é oxidado na via aeróbica para formação de ATP, e parte é convertida em glicose nos rins ou no fígado, no

qual é armazenado na forma de glicogênio. Todavia, a troca de lactato entre os locais de produção e utilização pode ser pequena ou inexistente, como ocorre nos peixes e insetos. Além disso, o momento em que esta via se torna importante fonte energética é variável, mesmo entre os vertebrados. Em humanos, o glicogênio armazenado sustenta um “turnover” de lactato suficiente para três horas de exercício moderado, enquanto nos lhamas o lactato contribui com o trabalho muscular apenas nos primeiros minutos após o início das atividades.

O acetoacetato e o 3-hidroxibutirato são alternativos para alguns seres e tecidos. O coração e o córtex renal metabolizam preferencialmente corpos cetônicos, como o acetoacetato, em glicose. O cérebro pode captar acetoacetato ao longo de períodos de jejum.

A limitação energética dos animais geralmente não está relacionada à disponibilidade de substrato para oxidação, mas à capacidade de disponibilização de O_2 para os tecidos pelo sistema circulatório e respiratório.



A artêmia salina em diapausa pode ter o metabolismo reduzido a praticamente zero. (Foto: <http://www.hlasek.com/foto/artemia_salina_6908.jpg>. Acesso em: 10 jan. 2011).

1.6 Controle do metabolismo aeróbico e depressão metabólica

As reações no Ciclo de Krebs na espiral de beta-oxidação e na cadeia respiratória sofrem controle pela interação dos substratos com as enzimas, retroagindo sobre a taxa metabólica. **A própria formação de ATP como molécula altamente fosforilada pode inibir a formação de novas moléculas de acetil-CoA.** Este e outros mecanismos são utilizados em estados hipometabólicos em diversos animais, frente a suprimentos pobres em oxigênio, desidratação, alterações de pH e congelamento. **O metabolismo pode ser reduzido a 40% ou até 5% do seu nível normal, chegando excepcionalmente a zero.**

Esses casos de depressão metabólica são acompanhados de redução de pH, presença de RNAm latentes, mudanças nos níveis de fosforilação de proteínas, regulação para baixo na síntese de proteínas e preservação do bombeamento de íons através das membranas.

1.7 Metabolismo aeróbico em insetos

O metabolismo de insetos se caracteriza por padrões aprecia-velmente diferentes em relação ao padrão observado em vertebrados; essas diferenças são fundamentais para o funcionamento dos pequenos músculos dos vertebrados que possuem pouca energia armazenada. A fonte energética é derivada do estoque de gordura que é feito nos corpos gordurosos, contendo triacilglicerol e glicogênio, transportados para os músculos pela hemolinfa. Como os insetos possuem um sistema de transporte de oxigênio particularmente rápido, a produção de ATP do repouso para a atividade pode mudar radicalmente em curto prazo, comparada com outros animais. Durante o voo, por exemplo, um gafanhoto aumenta a produção de ATP em relação à produção no estado de repouso em até 600 vezes; por isso, o suprimento energético tem que ser feito quase inteiramente por vias aeróbicas. Quanto aos substratos, esses são utilizados diretamente na respiração aeróbica: a trealose (dissacarídeo), o diacilglicerol (lipídio) e a prolina (aminoácido). Os carboidratos são utilizados exclusivamente por alguns dípteros e himenópteros que realizam apenas **voos de curta distância** e em momentos de fugas rápidas, após o que os lipídios passam a ser utilizados em seu lugar. Já a borboleta monarca, migratória, usa os depósitos de lipídios para seus longos voos. **Esse combustível é o principal entre os ortópteros e lepidópteros.** Os lipídios digeridos são transportados por lipoproteínas de alta densidade do intestino para os tecidos e entre os tecidos e os depósitos de gordura. Mesmo usando lipídios, a neurosecreção do peptídeo octopamina ajuda na mobilização do diacilglicerol, utilizado nos primeiros minutos de voo. Os músculos dos insetos têm baixas concentrações de lactato desidrogenase, pelo que o lactato se torna de pouca importância em seus metabolismos.

Em insetos, a mobilização de combustíveis está sob controle de hormônios secretados pelo lobo glandular do corpo cardíaco, um complexo neurosecretor localizado atrás do cérebro. Esses hormônios são compostos de octa e decapeptídeos bem conservados entre as espécies de insetos.

As abelhas melíferas *Apis* raramente voam mais do que 3 quilômetros em suas coletas de néctar.

Considerando que um voo de 10 horas consome 280 J/grama de massa corporal/hora, um gafanhoto teria que oxidar 500 mg de glicogênio, o que corresponde a aproximadamente 35% de sua massa corporal. Utilizando lipídio, o mesmo trabalho requer 70 mg.

O oxigênio disponibilizado em grande quantidade pelas traquéolas chega ao máximo teórico (100%) de “turnover” da enzima citocromo oxidase, enquanto em vertebrados é disponibilizado 10% desse valor.

1.8 Taxa metabólica

O que se entende de taxa metabólica?

Chamamos de taxa metabólica a medida de energia total metabolizada por um animal por unidade de tempo. Essa média é bastante difícil de ser mensurada em algumas circunstâncias devido às variações nos níveis de atividade dos organismos estudados. Alguns comportamentos induzem reduções na taxa metabólica, a despeito da atividade ser intensa. Isso acontece, por exemplo, durante o mergulho.

A taxa metabólica é uma medida bastante útil, mas pode ser adquirida apenas indiretamente. Assim, podemos nos valer: da energia contida nos alimentos consumidos menos aquela contida nas fezes; da quantidade de água metabólica produzida; da quantidade de calor produzido; da quantidade de oxigênio consumido (Vo_2). Essa medida é a mais utilizada embora ainda seja parcial, por não medir o metabolismo anaeróbico. A relação de CO_2 produzida pelo O_2 consumido nos dá uma medida denominada quociente respiratório, que varia em função do alimento ingerido. Como os lipídios geram mais energia, também consomem mais O_2 quando metabolizados. Assim, quando a gordura é o metabólico principal, o quociente respiratório é semelhante a 0,71; quando o carboidrato é o metabólico principal, o quociente respiratório se assemelha a 1,00, e com ingestão predominante de proteínas passa a valores próximos de 0,80.

Além da influência do tamanho ou da escala corporal na taxa metabólica, que torna interessante a discriminação das **taxas metabólicas absoluta e relativa**, que veremos mais adiante, a grande variedade de metabolismos possíveis em organismos que se encontram em **condições diferentes**, as taxas metabólicas se tornam

mais úteis quando especificam os fatores ou as condições que os modificam. Desse modo, elas são reconhecidas como:

- a) Taxa metabólica padrão: é o nível metabólico de um organismo em estado de repouso, sem digerir alimentos, sem estresse físico, térmico ou psicológico. O termo **taxa metabólica basal** pode ser utilizado nos animais **endotérmicos**, visto que o metabolismo não muda com temperaturas na faixa termoneutra.
- b) Taxa metabólica de rotina ou de repouso: é o nível metabólico para as atividades normais ou mínimas de rotina.
- c) Taxa metabólica média diária ou taxa metabólica de campo: é o nível metabólico em todas as situações no período de abordagem, representando a taxa metabólica para sustentar o indivíduo.
- d) Taxa metabólica ativa: são os níveis metabólicos requeridos para atividades específicas, incluindo a de esforço máximo.

Podemos avaliar a diferença entre o nível de O_2 consumido no estado de atividade máximo e no basal, obtendo uma diferença que é denominada **alcance aeróbico absoluto**. Se dividirmos o consumo de O_2 máximo pelo de repouso, teremos uma relação denominada **fator de alcance aeróbico**. Podemos observar, na Tabela 1.1, que o fator de alcance aeróbico nos invertebrados varia mais do que entre os vertebrados. Os músculos de voo desses animais são em grande parte responsáveis por essa ampla variação, pois consomem grande quantidade de energia quando se encontram em atividade. Em atividade metabólica sustentada, o fator de alcance aeróbico varia de 1,3 a 7,0. Em humanos muito bem treinados, pode chegar a 4,3; em camundongos exercitados, 3,6; para produção de calor, 4,8; na lactação, 6,5.

Endotérmico

O termo **endotérmico** é utilizado em substituição ao termo **homeotérmico** para designar os animais que mantêm a temperatura interna à custa da combustão de alimentos.

Tabela 1.1 – Taxas metabólicas específicas de repouso e de atividade e fatores de alcances aeróbicos

Espécie	TM (Repouso/Padrão)	TM (Atividade/Pico)	Fator de alcance aeróbico
Invertebrados			
Craca	14	58	4
Mirra	0,2	0,4	2
Drosófila	2,3	30	13
Borboleta	0,6	100	170
Peixes e répteis			
Peixe-lua	0,03	0,29	10
Salmão	0,08	0,60	7
Lagarto-monitor	0,08	0,38	5
Iguana do deserto	0,05	0,89	4
Tartaruga	0,03	0,64	20
Aves e mamíferos			
Periquito	1,7	18,9	10
Beija-flor	2,8	42,0	15
Camundongo	2,5	20,0	8
Cão	0,33	4,0	10
Humano	0,23	3,2	12
Elefante	0,11	1,2	10
Baleia	0,04	0,6	15

(Fonte: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004. p. 128).

1.9 Taxa metabólica e temperatura

A análise da taxa metabólica em temperaturas que variam não é tarefa simples, em parte porque ocorrem adaptações que ultrapassam o metabolismo e refletem alterações de comportamento, em parte porque as alterações no organismo passam por acomodações inicialmente celulares, diferenciadas, e que mudam ao longo do tempo. Assim, oscilações ocorrerão em uma resposta aguda de maneira diferente daquela que acontece em longo prazo. Esse período de adaptação pode ser bastante variável, ultrapassando as horas e chegando a intervalos de dias. Para serem úteis as informações sobre o metabolismo em diferentes temperaturas, devemos antes estabelecer com exatidão o que é fase aguda e fase tardia ou em longo prazo.

Um interesse especial na relação do metabolismo e da temperatura diz respeito à **aclimatização animal ao longo das estações do ano**. Como esse processo é bastante longo e as condições laboratoriais normalmente são disponíveis para medidas apenas em curto prazo, a curva metabólica em diferentes temperaturas nem sempre representa o que se encontra na natureza. De qualquer forma, **um aumento de 10°C na temperatura produz um aumento de 2 a 3 vezes na taxa metabólica** (Figura 1.2).

..... Dizemos que temos um Q_{10} de 2 a 3.

A medida da taxa metabólica em **termo-conformistas** em baixas temperaturas é relativamente alta, mas sofre uma grande depressão quando a temperatura se aproxima dos seus limites de tolerância do animal. Nos endotérmicos, a taxa metabólica em diferentes temperaturas tem Q_{10} por volta de 2-3, o que é estranho para animais que mantêm a temperatura interna muito estável, como ocorre nos mamíferos e nas aves. Somente em **hibernação**, **torpor** (Figura 1.3) ou **estivação** é que as mudanças de temperatura alteram de forma aparente o Q_{10} desses animais.

Termo-conformista

Termo-conformista é a denominação dada aos animais que utilizam preferencialmente ou exclusivamente fontes externas de calor para a regulação de suas temperaturas corporais, em substituição ao termo **ectotérmico**.

Hibernação

Estado de sonolência e inatividade acompanhado de diminuição da taxa metabólica, denominado de letargia, que pode ser observado em alguns animais endotérmicos que habitam áreas temperadas e árticas.

Torpor

Estado de inconsciência profundo que se instala em alguns animais submetidos a baixas temperaturas ou em animais aquáticos submetidos a secas prolongadas (em hibernação ou estivação). As alterações fisiológicas e comportamentais profundas poupam energia até que as condições ambientais possibilitem aquisição de fontes energéticas ou de água.

Estivação

Também chamada de dormência ou quiescência, é acompanhada de diminuição do metabolismo e letargia, e ocorre em endotérmicos dos desertos ou regiões tropicais, submetidos a condições de calor seco em excesso.

1.10 Taxa metabólica e massa corporal

A taxa metabólica varia em função da massa corporal. Portanto, se quisermos uma análise da taxa metabólica na biodiversidade, precisamos considerar esse fator. Se compararmos o consumo de

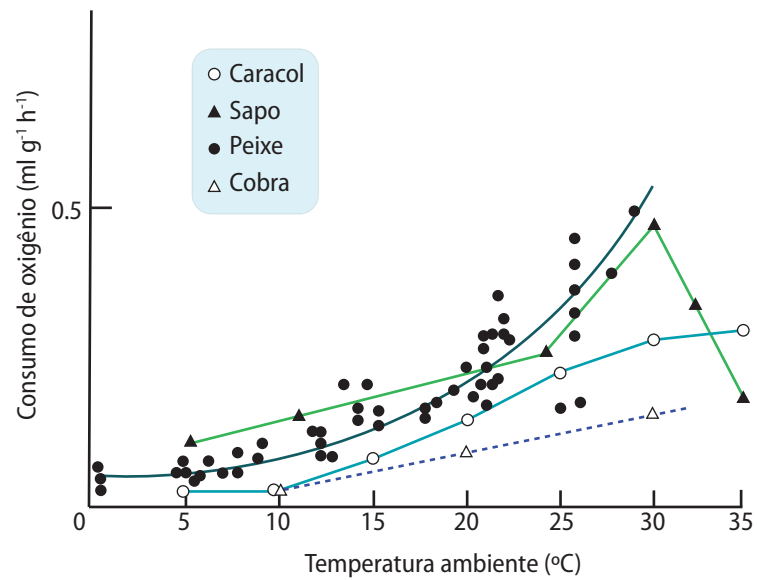


Figura 1.2 – Relação entre a temperatura e a taxa metabólica em 4 termoconformistas, obtida pela avaliação do consumo de oxigênio. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).

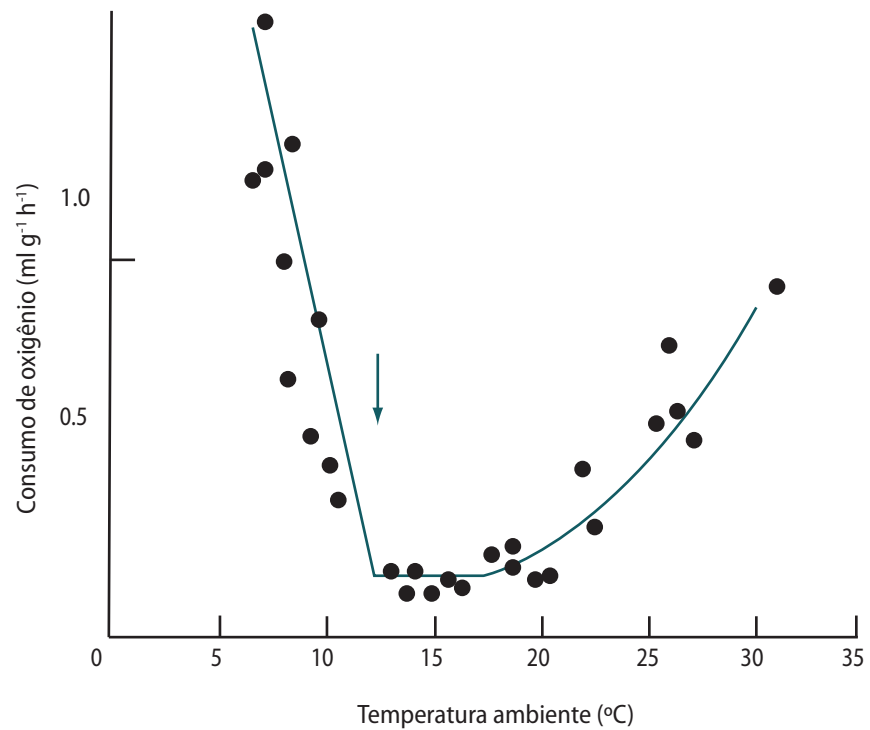


Figura 1.3 – Relação entre a temperatura ambiente e a taxa metabólica específica medida por meio do consumo de oxigênio (h/g), para endotérmicos que sofrem torpor. A taxa metabólica diminui para o nível de torpor, mas aumenta rapidamente se a temperatura desce para um nível abaixo do mínimo para aquela espécie. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).

oxigênio de uma girafa ou de uma vaca com o consumo de um camundongo ou esquilo, o consumo dos animais de maior porte será maior, como pode ser visto na Figura 1.4.

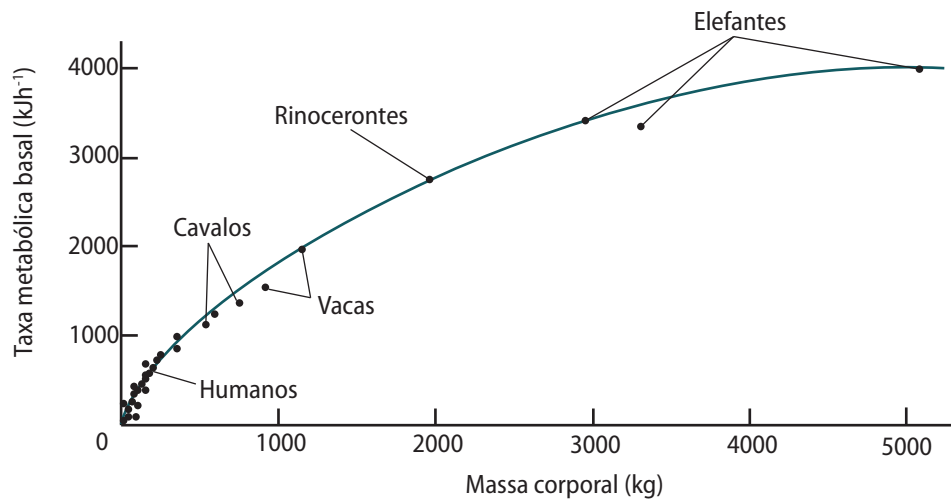


Figura 1.4 – Plotagem em escala linear da taxa metabólica com a massa corporal, resultando na demonstração da taxa metabólica absoluta de diferentes animais. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004. p. 129).

Quando apresentamos a distribuição dos valores em escala logarítmica, temos a visão como na Figura 1.5. Essas diferentes representações são úteis, pois indicam que, apesar de os animais de grande porte consumirem mais O_2 , o consumo de energia por unidade de massa varia em uma faixa estreita, embora não sejam completamente lineares. A sugestão de que isso não acontece está no fato de que o índice de inclinação da curva não é 0,5, mas algo entre 0,65 e 0,80. Essa assimetria pode ser mais bem observada representando-se os dados de consumo de O_2 , que é frequentemente utilizado como medida de taxa metabólica, em um gráfico com escala semilogarítmica (Figura 1.6), em que fica claro que o consumo de O_2 aumenta à medida que a massa corporal diminui. Embora a variação dos expoentes de massa corporal não acompanhe fielmente a variação de consumo de O_2 , o seu valor medido de 0,75 se encontra entre o valor obtido, se considerarmos apenas a massa corporal (expoente 1,0), e o valor obtido com o cálculo considerando apenas a superfície corporal (expoente 0,66). Portanto, os valores obtidos devem refletir uma interação pelo menos entre esses dois fatores na determinação da taxa metabólica em função das dimensões do organismo, a **taxa metabólica relativa**. Provavelmente outros fatores não claramente identificáveis estão atuando, e, por esse motivo, aceita-se a relação da massa corporal e o consumo de O_2 como um índice significativo.

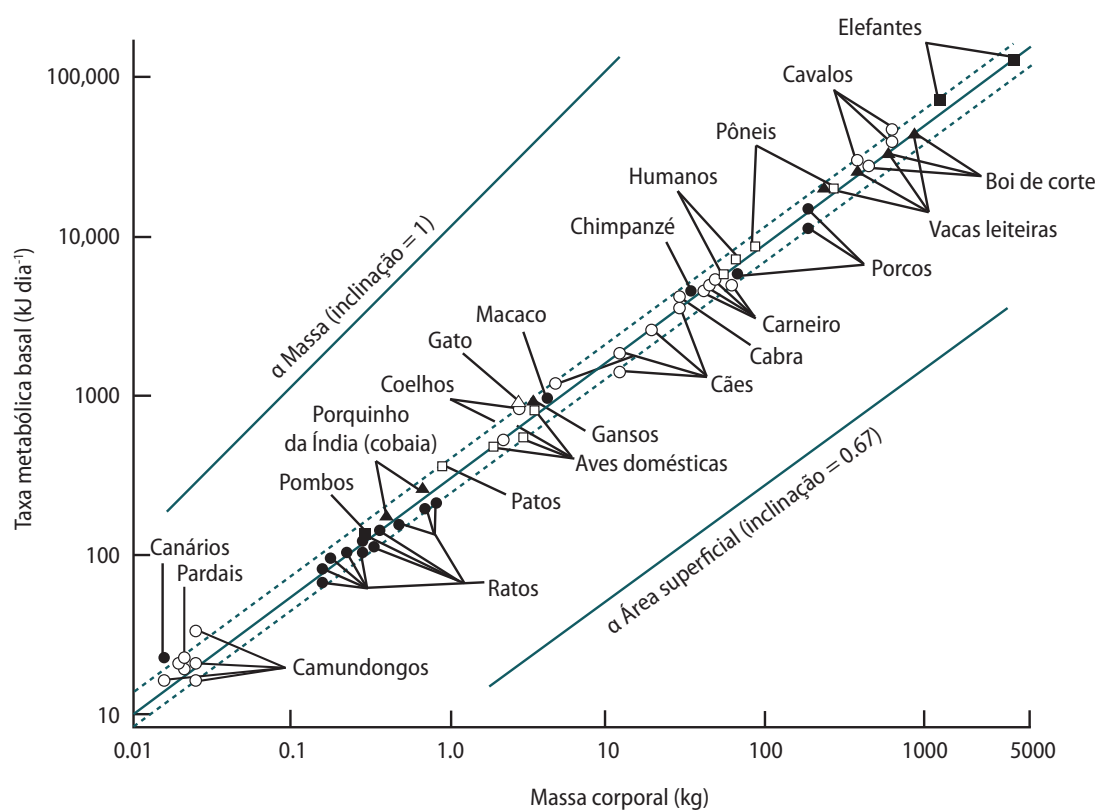


Figura 1.5 – Plotagem logarítmica da taxa metabólica absoluta com a massa de aves e mamíferos. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004. p. 130).

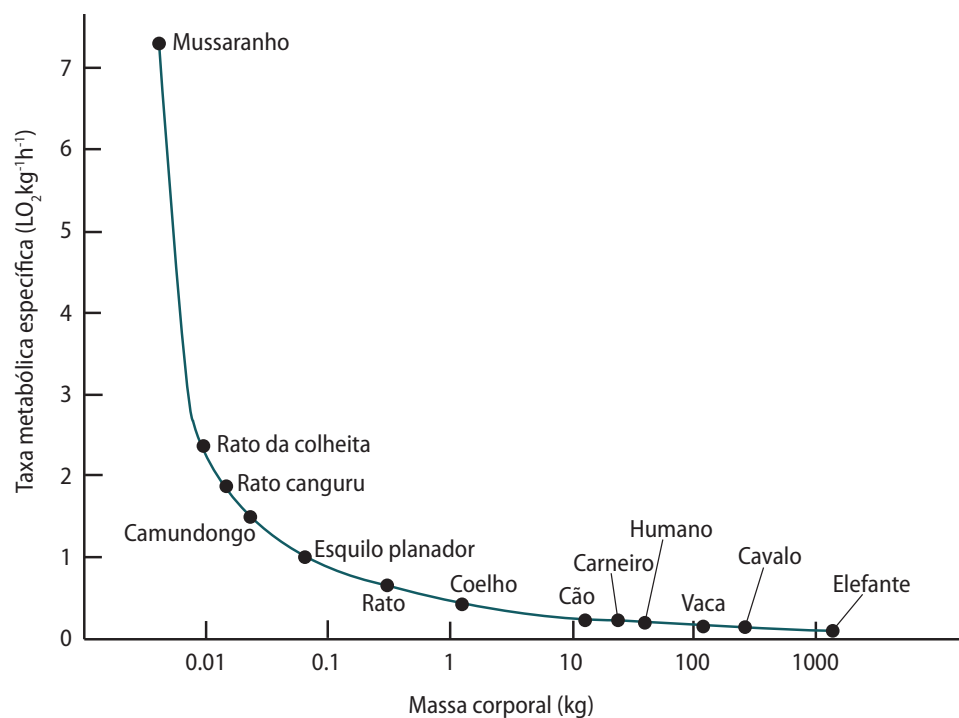


Figura 1.6 – Plotagem do **consumo específico de oxigênio** pela massa corporal de mamíferos. A chamada “Curva do camundongo ao elefante”. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004. p. 131).

Cabe destacar que tecidos de mussaranho ($7,0 \times 2/\text{g/h}$) consomem 100 vezes mais O_2 do que os tecidos de um elefante ($0,07 \times 2/\text{g/h}$). Por esse motivo, animais pequenos também se alimentam proporcionalmente mais do que animais grandes, por unidade de massa corporal. Com essa demanda metabólica, os mamíferos pequenos praticamente não param de comer no período de atividade.

O nível de atividade dos organismos também interfere em seus expoentes de massa. A atividade mitocondrial parece responsável por esse efeito. Por exemplo, cães e cavalos têm uma razão de consumo de O_2 máximo pela massa corporal 2,5 vezes maior do que a de bovinos e caprinos, o que está diretamente associado com 2,5 vezes mais mitocôndrias por unidade de massa nos músculos dos primeiros. Os colibris e os “*ice fish*”, que possuem a taxa metabólica altíssima, apresentam o que parece ser o limite da capacidade de “empacotamento” de mitocôndrias em seus músculos de voo – entre 50% e 55% da densidade de volume. Além disso, suas mitocôndrias possuem o dobro de cristas nas membranas internas, possibilitando o dobro de consumo de O_2 . Na verdade, a limitação na capacidade aeróbica reside na capacidade do sistema circulatório em enviar sangue oxigenado para os tecidos. Nos mamíferos, a capilarização dos tecidos diminui com o aumento de massa corporal. Então, animais com menor tamanho possuem uma taxa metabólica maior e um grau maior de capilarização em seus tecidos. Essa relação se mantém em animais com dimensões entre as de um camundongo e a de um cavalo. Os insetos, por possuírem um sistema de traqueias mais eficiente do que o sistema circulatório de aves e mamíferos, superam essa limitação e atingem níveis mais elevados de consumo de O_2 por massa específica (**a maior taxa metabólica específica encontrada é a da musculatura alar de insetos**).

1.11 Ingestão e digestão

Os alimentos ingeridos devem conter elementos energéticos, constitucionais e catalisadores ou reguladores. A maior parte dos animais ingere refeições com 15 a 30 kJ em cada grama de alimento, salvo quando a fonte é constituída basicamente de gordura. A

Porcentagem de energia absorvida menos a energia eliminada com os dejetos.

energia absorvida, todavia, dependerá da **eficiência de assimilação**. Por esse motivo, a ingestão de celulose pelos herbívoros resulta em uma baixa taxa de assimilação quando comparada com a taxa de assimilação dos carnívoros (Tabela 1.2), apesar da ação simbiote da flora intestinal dos ruminantes e fermentativos converter os monossacarídeos, aminoácidos e gorduras em ácidos graxos voláteis, metano e hidrogênio.

Tabela 1.2 – Eficiência de assimilação de diferentes dietas. A eficiência de absorção (%) foi calculada pela razão entre a assimilação e o consumo			
Hábito alimentar	Consumidor	Alimento	Eficiência de absorção (%)
Herbívoro	Termo-conformistas, aquáticos	Algas	30-70
	Termo-conformistas, aquáticos	Macrófitos	30-60
	Termo-conformistas, aquáticos		40-50
	Termo-conformistas, aquáticos		60-70
Granívoros	Termo-conformistas, terrestres		75-80
	Termo-conformistas, terrestres		70-77
Nectarívoro	Termo-conformistas, aquáticos		95+
Carnívoros	Termo-conformistas, aquáticos	Invertebrado	65-85
	Termo-conformistas, terrestres	Peixes	80-90
	Termo-conformistas, terrestres	Carne	85
	Termo-conformistas, terrestres	Carne	85
	Termo-conformistas, terrestres	Leite	95
	Vários	Sangue	85+
Detritívoros	Termo-conformistas, aquáticos		40-45
	Termo-conformistas, terrestres		10-20
Endoparasitismo	Termo-conformistas		70-80

(Fonte: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).

Massa ingerida pelo animal.

A **taxa de ingestão** não é afetada pelo tipo de dieta, e sim pela massa corporal (Figura 1.7) e pela taxa respiratória. Assim, os animais com taxa **metabólica específica baixa** ingerem alimentos **mais lentamente** do que aqueles com taxas metabólicas específicas altas.

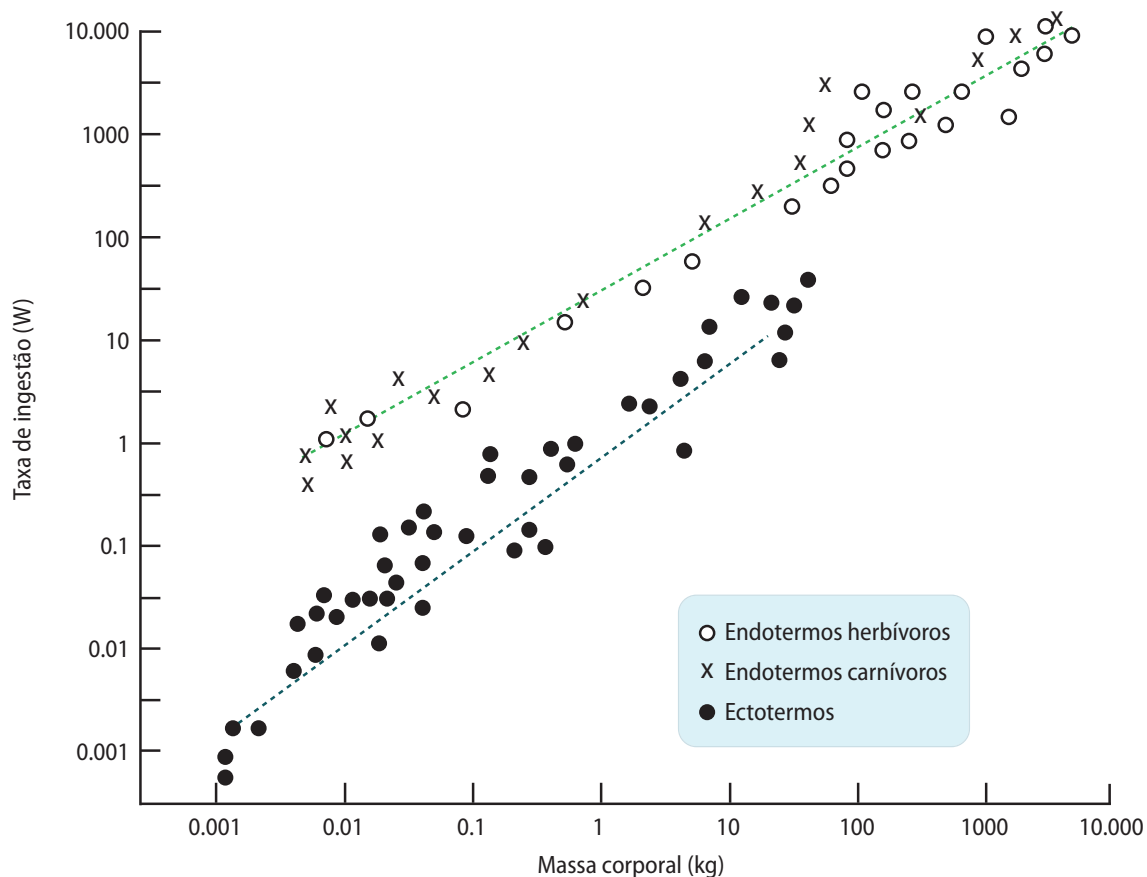


Figura 1.7 – Taxa de ingestão em função da massa de vertebrados. Para os ectotermos, a curva de regressão para a taxa de ingestão é de $0,78 Mb^{0,82}$, enquanto que para os endotermos a taxa de ingestão é apreciavelmente maior com a curva de regressão de $10,7 Mb^{0,70}$. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004. p. 135).

Um mesmo animal pode ter a sua taxa ingestiva alterada por diversos fatores, entre eles, a estação do ano, a reprodução, o acúmulo de reservas no corpo, a duração dos dias, a disponibilidade de oxigênio ou água e a temperatura. Os termo-conformistas, por exemplo, exibem um aumento da taxa ingestiva com a elevação da temperatura enquanto não for atingido o limite de tolerância térmica da espécie.

O processo de digestão do alimento requer um gasto energético que é denominado **ação dinâmica específica (ADE)**, **efeito dinâmico específico** ou **termogênese pós-prandial**. Isso leva a um aumento do consumo de oxigênio que, em muitas espécies, fica entre 30% e 40%. No entanto, essa taxa pode aumentar de 20 a 40 vezes nos animais que permanecem longos períodos em jejum, como as serpentes constritoras (família Boidae). Esse aumento, todavia, está superposto à diminuição de metabolismo nos períodos

de jejum desses animais, que pode ser 13 vezes menos do que o encontrado em um mamífero do mesmo porte. A justificativa para tamanha variação é que entre os períodos de jejum prolongado e uma refeição ocorrem transformações até mesmo anatômicas nos animais, que precisam promover o crescimento de suas vísceras, principalmente as que compõem o sistema digestório, compensando a atrofia que ocorreu ao longo do período de jejum.

O gasto energético para a digestão de cada tipo de alimento é muito semelhante nos diferentes *taxa*. Assim, 1 kJ de proteína exigirá um gasto energético de aproximadamente 301 J para ser digerido, independentemente de ter sido ingerido por um invertebrado, um peixe, uma ave ou um mamífero.

Os diferentes processos para ingestão e digestão dos alimentos serão apresentados no ambiente virtual do Moodle, complementando as informações sobre anatomia dos sistemas digestórios.

1.12 Temperatura e termorregulação

A temperatura é um fator crítico para o bom funcionamento das células. A taxa de perda de energia depende do quanto se produz de calor e das condições do meio ambiente. Mesmo entre os termo-conformistas, algumas atividades só podem ocorrer com os tecidos aquecidos. É o caso da musculatura de voo de alguns insetos. Em um dia frio, os movimentos inicialmente lentos das asas precisam preceder o voo para um aquecimento prévio das fibras musculares, pelo calor gerado nas próprias contrações.

As relações térmicas que os animais mantêm com o meio ambiente diferem entre os *taxa* e podem ser classificados nos conceitos de endotermia e termorregulação. A endotermia está presente nos organismos em que a atividade metabólica de um determinado tecido gera calor suficiente para mantê-lo aquecido. No conceito de termorregulação, está incluída a capacidade de o organismo manter a temperatura corporal em níveis relativamente constantes.

Entre os endotermos, a termorregulação está presente nos mamíferos e nas aves. Todavia, os termo-conformistas também po-

dem fazê-lo e de duas maneiras. A mais usual é através de comportamentos, como a escolha de um ambiente mais aquecido para uma determinada atividade; a outra é através da modulação do calor interno, produzido, por exemplo, pela ativação da musculatura do voo, como citado anteriormente. Assim, um inseto pode representar os homeotermos quando executam esse tipo de ação.

As relações térmicas dos animais com o ambiente se tornam mais ricas quando consideramos também as suas características sazonais e espaciais. Alguns mamíferos hibernam e são homeotermos nas estações quentes do ano. Ao entrarem em hibernação eles não mostram mais endotermia ou termorregulação! Do ponto de vista espacial, ocorrem diferenças nas relações térmicas entre as diferentes partes do corpo e o meio ambiente. Um inseto grande pode exibir termorregulação em sua região torácica, através da ativação dos músculos de voo. No entanto, em sua região abdominal não há atividade que justifique a endotermia, e nem o calor do tórax mantém o abdome aquecido. Usamos então o termo **heterotermia** para nos referirmos às diferenças de relações térmicas entre as partes de um organismo, ou **heterotermia temporária** no caso da hibernação.

A adaptação à temperatura pode ocorrer de forma surpreendente, determinando limites de tolerância que não são sempre iguais, mesmo considerando um mesmo animal. Um animal adaptado para invernos rigorosos (hibernais) são, por sua vez, menos tolerantes a temperaturas elevadas do que os animais estivais (resistentes a períodos de estivação). O nome que se dá para essas modificações na tolerância à temperatura com as mudanças climáticas é **aclimatização**; esta ocorre como resposta a fatores ambientais, por exemplo, temperatura, tensão de oxigênio, disponibilidade de alimentos e umidade. Esses processos de adaptação podem estar tão ligados ao conjunto de características sazonais, que tornam um animal resistente ao congelamento.

A vida em extremos de temperatura, como a do besouro anteriormente citado que tolera baixíssimas temperaturas, tam-

Pterostichus brevicornis



O besouro *Pterostichus brevicornis*, do Alasca, suporta -35°C no inverno, resistindo ao congelamento. Todavia, morrerá se for submetido a uma temperatura de $-6,6^{\circ}\text{C}$ fora do inverno. (Foto: <<http://www.boldsystems.org>>. Acesso em: 10 jan. 2011).

Extremófilos

Extremófilos são organismos que sobrevivem em condições geoquímicas que se configuram como inóspitas para a maior parte dos organismos do planeta (ou até necessitam dessas condições). Embora a maioria dos extremófilos sejam micróbios, podemos encontrar vermes (*Alvinella pompejana*), insetos (como os psicrófilos *Grylloblattodea*) e crustáceos (como o krill antártico *Euphausia superba*).

bém pode envolver a resistência a temperaturas elevadas, como ocorre com os **hipertermófilos**. Esses **extremófilos** vivem em fumarolas e fontes termais onde a temperatura pode chegar a 140°C.

Calor e temperatura

Para compreendermos a relação da temperatura com o funcionamento dos organismos, precisamos nos atentar para alguns aspectos da termodinâmica, a ciência que se ocupa das propriedades das partículas em função de seus movimentos. Esse conhecimento permite dar características e prever a relação entre diferentes corpos, por exemplo, no que diz respeito à troca de calor.

As chamadas **Leis da Termodinâmica** foram estabelecidas com base em experimentações e estão elencadas a seguir:

Lei Zero – “Quando dois corpos têm temperaturas iguais à de um terceiro corpo, eles têm temperaturas iguais entre si”. Qualquer tentativa de medir uma temperatura tem que adotar essa premissa como verdadeira.

Primeira Lei – “A energia no Universo é constante”. Ela aborda os aspectos da conversão de energia e conservação da massa e energia.

Segunda Lei – “A entropia tende a um máximo no Universo”. Ela determina que nos sistemas físicos alguns processos ocorrem em uma direção, mas não ocorrem na direção oposta. Baseado nessa lei, o trabalho pode ser convertido em calor na sua plenitude, mas o calor não pode ser completamente transformado em trabalho.

Terceira Lei – “Zero é o valor da entropia de uma substância pura e cristalina na temperatura zero absoluto”. Ela contribui para referenciar a entropia, estabelecendo um ponto de ordem máximo e mínimo.

O calor é uma forma de energia proveniente da movimentação aleatória de seus constituintes a nível atômico-molecular em um

corpo. A temperatura, por outro lado, refere-se à intensidade da vibração dos movimentos aleatórios na matéria. Dessa forma, dois corpos inanimados de massas diferentes em um ambiente têm a mesma temperatura, visto que suas moléculas vibram com a mesma intensidade. Todavia, se mudarmos a temperatura ambiente, os corpos trocarão calor com o meio por tempos diferentes, visto que o calor armazenado em seus corpos é proporcional às suas massas. Um fato importante sobre a temperatura é que ela determina a direção da troca de calor, ocorrendo sempre uma transferência do meio mais quente para o meio mais frio (ou menos quente (Segunda Lei da Termodinâmica)). Para que a temperatura corporal seja mantida constante, a soma de toda energia calórica adquirida pelo metabolismo, por condução (Cond) e radiação (Rad) do ambiente, deve ser igual à energia perdida ou liberada por convecção (Conv) e evaporação (Evap). Assim: (Energia total $E_t = \pm \text{Cond} \pm \text{Rad} \pm \text{Conv} \pm \text{Evap}$).

Condução e convecção

A condução e a convecção são formas importantes de transferência de calor. Na condução, essa transferência ocorre entre as moléculas em uma massa que não se desloca macroscopicamente. Por exemplo, ao aquecermos uma panela, o calor aplicado em seu fundo será conduzido até o seu cabo, e caso seja de metal, poderá queimar a mão de quem o pegar. A panela e todas as suas partes permaneceram imóveis e, no entanto, o calor foi conduzido à distância, do fundo para o cabo.

Na convecção, ocorre o deslocamento macroscópico de massa. A matéria aquecida se desloca em relação a menos aquecida, e o calor é transferido de um local para outro. Em um dia quente, pode-se observar ondas de convecção de ar quente se elevando sobre o asfalto. A convecção possibilita a transferência de calor mais rapidamente do que a condução, para uma determinada diferença de temperatura. A convecção ocorre na matéria fluida, como nos líquidos e nos gases.

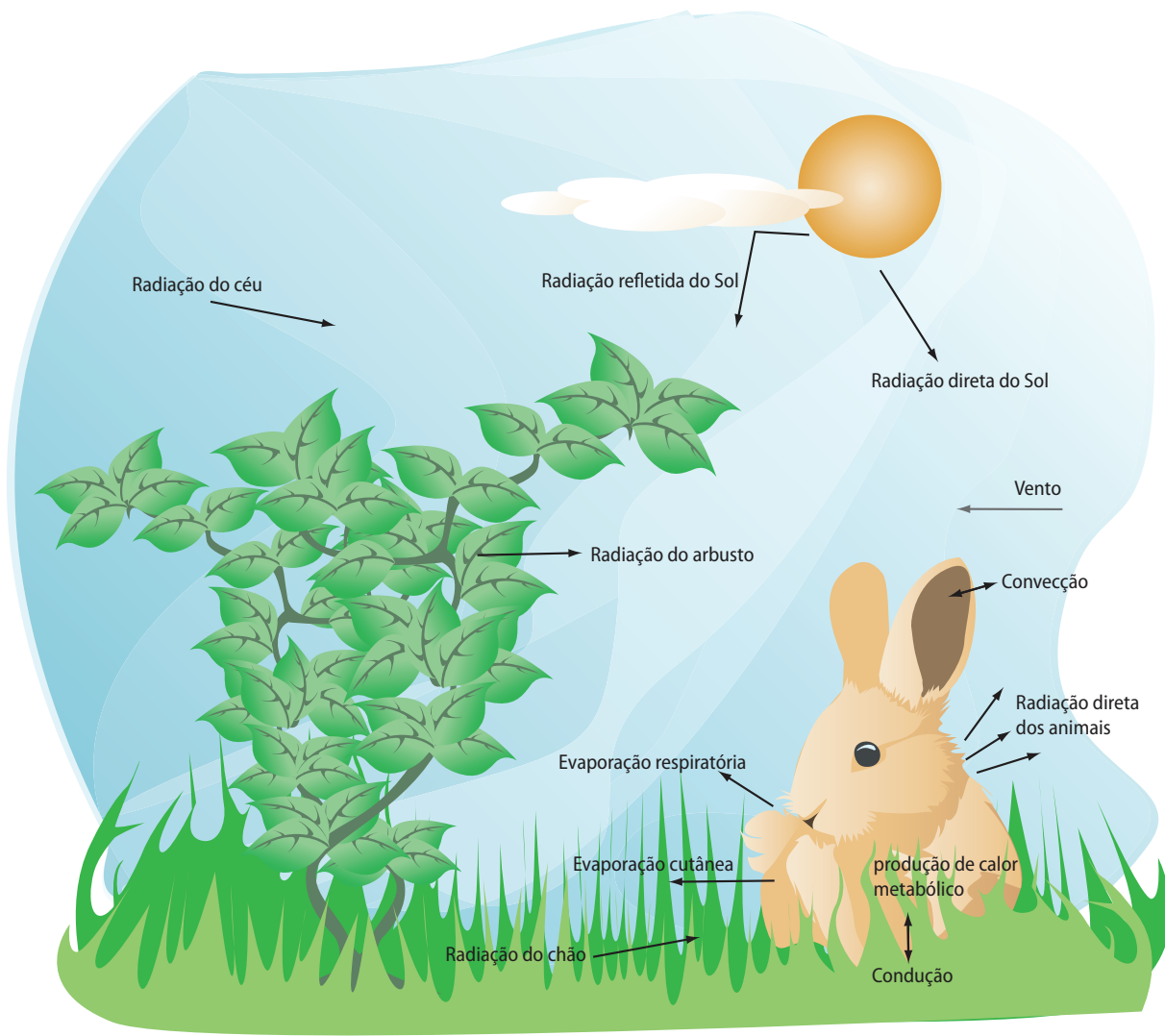


Figura 1.8 – Um animal e o meio ambiente trocam calor por condução, convecção, evaporação e radiação térmica, e gera calor interno por atividade metabólica. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).

Evaporação

A mudança de estado líquido para o gasoso carrega grande quantidade de calor. A evaporação da água na faixa fisiológica de temperatura requer de 570 a 595 calorias/grama de água. O calor requerido para a evaporação da água depende da temperatura e é denominado **calor latente de vaporização**. Por esse motivo, a evaporação da água ao passar pelas vias aéreas e na superfície cutânea é importante para a homeostasia térmica, como ficará mais claro no capítulo que aborda a respiração.

Radiação térmica

A radiação térmica, como transferência de calor por radiação eletromagnética, é o mecanismo dominante de troca de calor em animais terrestres, embora seja muito pouco conhecido.

Todos os objetos são fontes de radiação eletromagnética, além de refletirem as ondas emitidas por outros corpos, como o Sol, ou pelas lâmpadas, por exemplo. As ondas eletromagnéticas emitidas pelos corpos possuem comprimentos de onda que não são visíveis, pelo menos pelos humanos; são ondas de infravermelho ou ondas de calor (Figura 1.9). Alguns coelhos do deserto e os elefantes africanos possuem pavilhões auditivos grandes que servem como radiadores de calor sem levar à perda de água por evaporação, como acontece com o suor e na respiração.

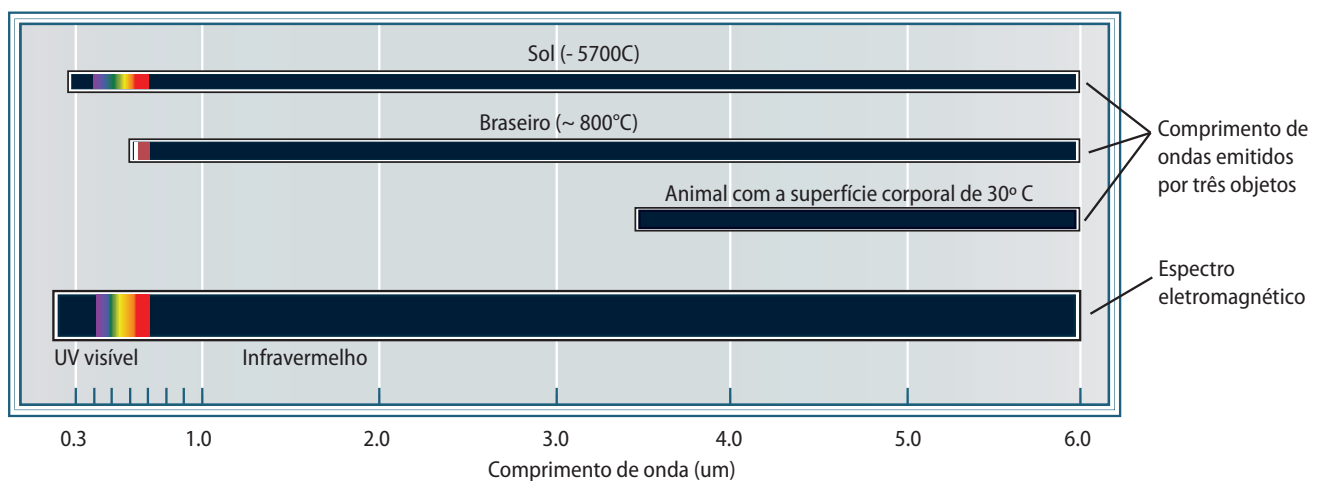


Figura 1.9 – Espectro de radiação emitida por corpos em diferentes temperaturas. Os três corpos emitem ondas com comprimentos maiores do que 6 μm , embora não esteja mostrado. Quanto maior a temperatura do objeto, menor o comprimento de onda que ele emite. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004. p. 211).

A energia radiada pode ser absorvida, refletida ou pode atravessar a matéria, o que vai depender da constituição desta. A energia absorvida é convertida em calor na superfície do objeto. Por esse motivo, os animais procuram o Sol para se aquecerem. Isso se torna mais importante nos animais opacos (não transparentes), onde as suas superfícies absorvem mais efetivamente a energia radiante, principalmente aqueles com superfície escura. Nos animais que modificam a cor da pele, esse recurso é utilizado para absorver mais ou menos energia do Sol, apesar de que o fator camuflagem

(cripticismo) pode ser mais determinante em algumas espécies, como aquelas que habitam as calotas polares.

Na ausência da luz solar direta, como acontece nos períodos noturnos, também há energia radiante proveniente do céu. As moléculas do ar emitem sua energia radiante e absorvem essa energia da matéria sólida e líquida, inclusive aquela contida nos corpos dos seres vivos.

Resumo

O tamanho corpóreo é determinante para qualquer análise fisiológica, incluindo os mecanismos de obtenção de alimentos e as trocas de energia com o meio ambiente.

Os organismos consomem energia para se manterem vivos. Essa energia é derivada da quebra de moléculas, ou da sua quebra depois de um processo de síntese, de modo a facilitar a sua disponibilidade para o metabolismo energético. A energia livre para os processos fisiológicos dependerá do tipo de alimento e de variáveis ambientais, determinando o que chamamos de **taxa metabólica**.

São várias as adaptações que ocorrem para obter e aproveitar da forma mais eficiente a energia. As vias metabólicas acionadas podem mudar e as formas de conservação da temperatura também.

Alguns processos são grandes consumidores de energia, entre os quais temos o “*turnover*” de proteínas, as bombas de Na^+ e K^+ , a atividade da miosina ATPase na contração muscular e a gliconeogênese.

As vias metabólicas aeróbicas se desenvolveram mais recentemente ao longo do tempo geológico, na medida em que a PO_2 atmosférica aumentou, e possibilitaram a evolução de seres diversos e maiores.

O “*turnover*” do ATP é mais elevado nas fibras musculares e varia em função da massa corporal, sendo mais intenso nos animais de porte menor, que possuem uma taxa metabólica maior.

A maior parte dos animais tem nas vias anaeróbicas um meio de manter a sua provisão de energia. Todavia, os subprodutos des-

se metabolismo inibem a própria anaerobiose. Por isso, os vertebrados, em geral, toleram mal a hipóxia, processando seus suprimentos por vias anaeróbicas em episódios geralmente curtos. Os vertebrados menos complexos podem ser mais tolerantes, sobrevivendo à hipóxia por períodos de semanas ou mais.

Frente a suprimentos pobres em alimentos, oxigênio, desidratação, alterações de pH e congelamento, diversos animais entram em estados hipo-metabólicos, em que o metabolismo pode ser reduzido a 40% ou até 30 vezes o seu nível normal, chegando excepcionalmente a zero.

A temperatura é um fator crítico para o bom funcionamento das células. A taxa de perda de energia depende do quanto produzimos de calor e das condições do meio ambiente. As relações térmicas que os animais mantêm com o meio ambiente diferem entre os táxons e podem ser classificadas nos conceitos de endotermia e termorregulação. A endotermia está presente nos organismo em que a atividade metabólica de um determinado tecido gera calor suficiente para mantê-lo aquecido. No conceito de termorregulação, está incluída a capacidade de o organismo manter a temperatura corporal em níveis relativamente constantes.

Entre os endotermos verdadeiros, a termorregulação está presente nos mamíferos e nas aves. Todavia, os ectotermos também podem fazê-lo através de comportamentos, como a escolha de um ambiente mais aquecido, ou através da modulação do calor interno produzido.

As relações térmicas dos animais com o ambiente tornam-se mais ricas quando consideramos também as suas características temporais e espaciais. Alguns mamíferos hibernam e são homeotermos nas estações quentes do ano. Ao entrarem em hibernação, eles não mostram mais plenamente endotermia ou termorregulação.

A temperatura determina a direção da troca de calor, ocorrendo sempre uma transferência do meio mais quente para o meio mais frio (ou menos quente). Para que a temperatura corporal seja mantida constante, a soma de toda energia calórica adquirida pelo metabolismo, por condução e radiação do ambiente, deve ser igual à da energia perdida ou liberada por convecção e evaporação.

Referências

HILL, R.W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M. A. **Animal physiology**. 2. ed. Sinauer Associates, 2008.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal**: adaptação e meio ambiente. 5. ed. São Paulo: Santos Ed., 2002.

WILLMER, P.; STONE, G.; JOHNSTON, I. **Environmental physiology of animals**. 2. ed. Wiley-Blackwell, 2004.

CAPÍTULO 2



Ventilação e respiração

Neste capítulo, nosso objetivo é analisar os mecanismos de ventilação e as diferentes estratégias de trocas gasosas encontradas nos grupos animais, que permitem a sobrevivência nos diversos habitats e a capacidade de executar comportamentos em ambientes extremos, como o voo em grandes altitudes e o mergulho em grandes profundidades.

2.1 Introdução

Ao compararmos um tubarão com um golfinho, observamos que, apesar de pertencerem a grupos de vertebrados diferentes, eles possuem diversas adaptações morfológicas similares, que os permitem ter sucesso no ambiente aquático, por exemplo, o corpo fusiforme. Entretanto, há uma grande diferença entre esses dois animais. Enquanto o tubarão sobrevive totalmente submerso na água, o golfinho precisa ir até a superfície para respirar.

Por que essa diferença ocorre? Por que um peixe não sobrevive fora da água, mesmo que o ar tenha muito mais oxigênio disponível do que a água? E por que o golfinho, mesmo vivendo na água, respira o ar e não sobreviveria se inalasse água?



Figura 2.1 – Tubarão e golfinho possuem adaptações morfológicas similares para o ambiente aquático. Entretanto, esses animais pertencem a grupos de vertebrados diferentes e têm distintas estratégias respiratórias. (Fonte: <<http://surf.transworld.net>>).

Essas diferenças ocorrem porque cada um desses animais possui uma estratégia diferente de ventilação. Enquanto o tubarão

consegue utilizar o oxigênio dissolvido na água através de suas brânquias, o golfinho realiza as trocas gasosas inalando o ar atmosférico através de seus pulmões.

A ventilação é o processo de trocas gasosas que acontece nos seres vivos, em que ocorre a absorção de oxigênio e a liberação de dióxido de carbono. Esse processo é essencial porque o oxigênio é constantemente utilizado para a produção de energia em todas as células do corpo. No processo de produção de energia nas células, as moléculas de glicídios, lipídios e aminoácidos são oxidadas a **dióxido de carbono**, e a energia liberada desse processo é armazenada através da produção de moléculas de **ATP**, o transportador universal de energia das células. A produção de ATP na mitocôndria só é possível se o oxigênio disponível na célula for combinado com os elétrons da cadeia transportadora de elétrons, produzindo água como produto final, processo conhecido como respiração celular.

2.2 Respiração em animais pequenos

A respiração é um processo simples nos organismos unicelulares e em muitos animais microscópicos, como ocorre com 80% da fauna marinha. Esses organismos vivem em contato direto ou praticamente direto com seu ambiente e, dessa forma, obtêm nutrientes e oxigênio e liberam excretas diretamente pelas suas superfícies. Devido ao pequeno tamanho desses organismos, a difusão é suficiente para suprir a demanda de oxigênio. As correntes de movimento do citoplasma auxiliam na distribuição do oxigênio por toda a célula.

Mas o que ocorre em animais multicelulares?

Em animais muito pequenos, como alguns nematoides e platelmintos, as trocas gasosas também ocorrem apenas por difusão pelo tegumento, sem que uma estrutura especializada para a execução do processo esteja envolvida (Figura 2.2). Nesses animais, as trocas gasosas ocorrem em toda a superfície do corpo. Esse mecanismo simples de obtenção

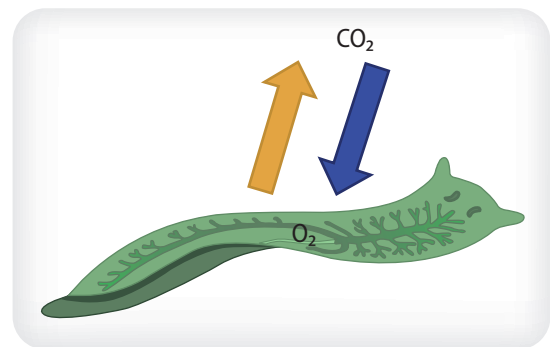


Figura 2.2 – A planária pode ser considerada um exemplo de animal de pequeno porte com menos de 1 mm de espessura. Nesse animal, a difusão através da superfície do corpo é o mecanismo de troca gasosa. (Adaptado de: <<http://www.daviddarling.info>>).

Região do animal que não
seria suprida com oxigênio.

de oxigênio só é possível em animais que tenham até cerca de 1 mm de diâmetro ou de espessura. A explicação para esse limite de tamanho está baseada na relação superfície/volume (S/V). Quando os indivíduos possuem diâmetros superiores a 1 mm, a relação superfície/volume diminui, e a superfície de troca se torna insuficiente para suprir a demanda de oxigênio de todos os tecidos do animal. Dessa forma, o animal teria uma **zona anóxica** na ausência de especializações extras para a troca gasosa.

2.3 Respiração nos demais animais

Na grande maioria dos vertebrados e em alguns invertebrados, a difusão pela superfície do corpo não é suficiente como o único meio de troca gasosa. A taxa de difusão do oxigênio nos tecidos animais é muito menor do que a taxa de consumo. Por exemplo, em tecidos de mamíferos, uma molécula de oxigênio levaria até três meses para percorrer 1 metro. Concomitantemente ao aumento da complexidade e ao tamanho dos animais, ocorreu, além do surgimento do aparelho circulatório, o surgimento de tecidos e órgãos especializados na troca gasosa. Pode-se afirmar que um au-

mento da complexidade dos organismos não seria possível sem o simultâneo melhoramento do suprimento de oxigênio e a eliminação de dióxido de carbono.

Nos órgãos especializados na respiração, a superfície de troca gasosa é uma fina camada de células, denominada **epitélio de trocas gasosas**, que é tipicamente convertida em extensivos padrões de **invaginações** ou **evaginações**, que aumentam imensamente a superfície para as trocas gasosas. Pulmões e brânquias são os nomes das estruturas que realizam trocas gasosas e que possuem esses padrões (Figura 2.3). **Brânquias** são estruturas respiratórias formadas por evaginações do corpo e que são circundadas pelo meio exter-

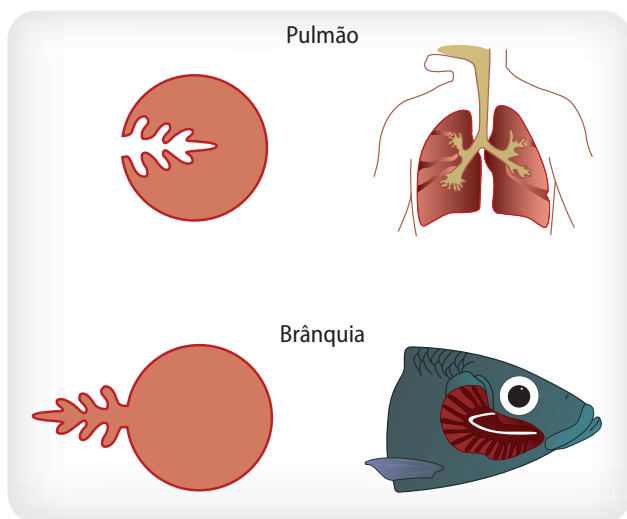


Figura 2.3 – Esquema dos órgãos respiratórios. O pulmão é caracterizado por invaginações, e as brânquias por evaginações da membrana que realiza as trocas gasosas. (Adaptado de: <<http://t0.gstatic.com>>; <<http://diversityofanimalsystems.wikispaces.com>>).

no. **Pulmões**, pelo contrário, são estruturas respiratórias formadas por invaginações do corpo que contêm o ambiente de troca gasosa. Apesar de haver exceções, respiradores de água, em geral, possuem brânquias, enquanto que respiradores de ar possuem pulmões.

2.4 Princípios de trocas de gases

2.4.1 Difusão

Basicamente, a captura e a perda de gás pelos animais sempre ocorrem por difusão. Para que a difusão aconteça, não é necessário o uso da energia produzida pelo organismo. A difusão é simplesmente o resultado de uma movimentação aleatória das moléculas, e essa movimentação possui uma velocidade proporcional à temperatura absoluta em que essas moléculas se encontram, ou seja, quanto maior a temperatura, maior será a velocidade que essas moléculas se movimentam no meio.

Apesar de as moléculas se moverem ao acaso, quando há um gradiente de concentração, haverá um movimento resultante do gás em relação ao gradiente. No caso do oxigênio, o movimento será do meio com alta concentração de oxigênio, como o ar ou a água, para um meio com baixa concentração dessa molécula, como as células do corpo. Da mesma forma, o dióxido de carbono segue seu gradiente de concentração, movimentando-se das células do corpo, que produzem esse gás constantemente, em direção ao meio externo (Figura 2.4).

2.4.2 Pressão parcial dos gases

A força motriz que causa o movimento passivo de difusão é geralmente a diferença de concentração ou o gradiente de concentração da substância em questão. Entretanto, quando estamos estudando o movimento de gases, a concentração não é uma medida apropriada de força motriz. Isso ocorre porque, quando dissolvida nos fluidos do corpo, parte do gás acaba sendo imobilizada atra-

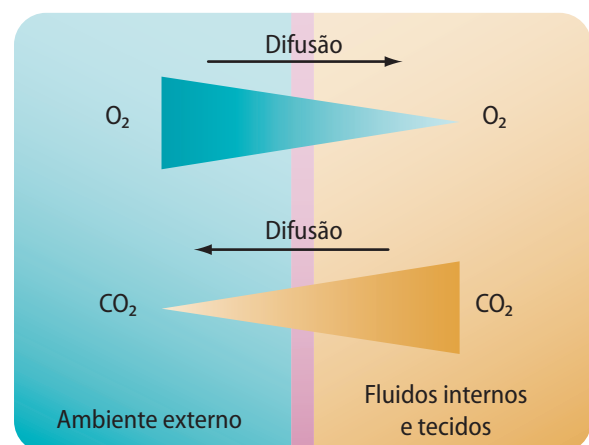


Figura 2.4 – Difusão de CO_2 e O_2 como o processo de troca gasosa.

A pressão parcial de um gás é definida como a pressão exercida por determinado elemento em uma mistura gasosa.

vés de ligações (como a ligação do O_2 na hemoglobina) ou transformada em outra forma química (como o CO_2 para bicarbonato). Dessa forma, a intensidade da difusão não depende da concentração do gás, uma vez que a concentração do gás inclui moléculas ligadas que não difundem livremente. Por isso, para o estudo de movimento de gases utiliza-se o termo **pressão parcial de gás**, que se refere à fração do gás que está realmente disponível para a difusão.

Por exemplo, considere uma mistura gasosa de oxigênio, nitrogênio e dióxido de carbono em uma caixa completamente fechada (Figura 2.5). Os gases que compõem essa mistura exercem pressão sobre a parede da caixa, por um mecanismo de colisão entre as moléculas de gás e as paredes da caixa. A força ou a pressão gerada por todas as moléculas da mistura sobre a parede da caixa é a **pressão total** exercida pelo gás.

A **pressão parcial** de qualquer componente da mistura é a pressão desenvolvida pelas moléculas desse componente sozinho, ou seja, a pressão do oxigênio é o quanto da pressão total é exercida somente pelas moléculas do oxigênio. Se o oxigênio compuser 21% da mistura e a mistura exercer uma pressão de 1atm sobre a parede da caixa, então a pressão parcial do oxigênio será de 0,21 atm. Assim, a soma das pressões parciais dos componentes individuais do gás deve ser igual à pressão total. No caso de um gás dissolvido na água, a pressão parcial desse gás corresponderá à pressão parcial do gás na fase gasosa, se o sistema estiver em equilíbrio.



Figura 2.5 – A pressão parcial de gases no ar. A pressão parcial é definida como a porção da pressão total exercida que é realizada por um determinado gás.

2.4.3 Solubilidade dos gases

Enquanto que no ar a pressão parcial é o principal parâmetro que mede a disponibilidade dos gases, na água existe outro parâmetro envolvido: a solubilidade do gás no meio líquido.

A pressão parcial de um gás dissolvido em uma solução aquosa é igual à pressão parcial do gás na fase gasosa com a qual a solução está em equilíbrio.

Por exemplo, caso água sem oxigênio for colocada em contato com o ar, que possui uma pressão parcial de oxigênio de 0,21 atm, a pressão parcial do oxigênio da água entrará em equilíbrio com o ar e passará a ser de 0,21 atm. Entretanto, apesar de a pressão parcial de oxigênio ser a mesma na água e no ar, a concentração de oxigênio na água será diferente da concentração de oxigênio no ar.

Por que isso ocorre?

Assim como no ar, a relação entre pressão parcial e concentração de um gás é proporcional, mas na água a natureza dessa proporção é diferente da fase gasosa.

A **Lei de Henry** é a lei fundamental que relaciona a pressão parcial e a concentração de uma solução aquosa (Fórmula 1). Na fórmula da Lei de Henry, essa relação é representada pela letra **A**, que é o **coeficiente de absorção**. O coeficiente de absorção é definido como a concentração de gás dissolvido quando a pressão parcial do gás na solução for 1 atm e é uma medida da solubilidade de um gás no meio líquido. Na Fórmula 1, P_x é a pressão parcial de um gás particular (**x**) na solução, C_x é a concentração dissolvida do gás e **A** é o coeficiente de absorção. De acordo com a Lei de Henry, essas variáveis se relacionam da seguinte maneira:

$$C_x = A \cdot P_x \text{ (Fórmula 1)}$$

Em soluções aquosas, o coeficiente de absorção (**A**) varia muito. Como o coeficiente de absorção é uma medida da solubilidade do gás, um alto valor para o coeficiente significa uma alta solubilidade, ou seja, que muito do gás estará dissolvido a uma dada pressão parcial.

A alta variação do coeficiente de absorção está relacionada principalmente com o tipo de gás, com a temperatura e a salinidade da água. Cada tipo de gás possui uma diferente solubilidade na água. Isso se deve às características químicas específicas de cada tipo de molécula de gás e sua interação com a água. Por exemplo, o CO_2 possui uma solubilidade bem maior do que o O_2 e N_2 . A solubilidade de CO_2 , O_2 e N_2 a $0^\circ C$ em água é, respectivamente, 77, 2,2 e 1,1 mmol/L.

A solubilidade dos gases diminui com o aumento da temperatura porque a agitação térmica das moléculas de água impede a estabilização das moléculas de gás no meio líquido. Portanto, a solubilidade dos gases na água é o inverso da dos sólidos. Enquanto que a solubilidade dos sólidos na água aumenta com a temperatura, a solubilidade dos gases diminui.

Além disso, a solubilidade de gases em soluções aquosas diminui com o aumento da salinidade. Isso significa que, em condições iguais de temperatura e pressão, a água do mar possuirá cerca de 20% menos gases dissolvidos do que a água doce.

A concentração de um gás na água depende da **pressão parcial** e da **solubilidade do gás**. Dessa forma, quando a pressão parcial de um gás for igual na água e no ar, a concentração desse gás pode ser diferente entre esses dois meios devido à solubilidade do gás na água.

2.5 Comparação de ambiente: água e ar

A água e o ar apresentam grandes diferenças em relação a suas características físicas e químicas. Essas diferenças estão refletidas em diferentes mecanismos fisiológicos e estruturas anatômicas envolvidas no processo de trocas de gases nos animais que habitam o ambiente terrestre e o aquático.

A **concentração de oxigênio** é diferente na água e no ar (Tabela 2.1). Por exemplo, a água em equilíbrio com o ar atmosférico a 15°C contém 7ml de O_2 por litro, e esse volume pesa 10 mg. Em contraste, 1 litro de ar contém 209 mL de O_2 , que pesam 280 mg. Ou seja, para se obter 1 g de oxigênio na água, é necessário mover pelos órgãos respiratórios 100 L de água, enquanto que para se obter 1 g de oxigênio no ar, basta mover cerca de 3 L de ar.

Essa grande diferença na massa inerte necessária a ser deslocada pelos sistemas respiratórios para a obtenção de oxigênio fornece uma importante característica dos sistemas respiratórios aquáticos: o movimento da água é quase sempre unidirecional, ou seja, em uma só direção. Essa estratégia reduz o gasto de energia utiliza-

do na respiração, já que uma movimentação de grandes massas de água pelas vias respiratórias em mais de uma direção representaria um grande consumo energético. Para os respiradores de ar, um fluxo de ar bidirecional, como para dentro e para fora dos pulmões, não é tão dispendioso.

Tabela 2.1 – Comparação de características físicas e químicas da água e do ar

Parâmetro	Água	Ar	Razão aproximada água/ar
Concentração de O ₂ (litro/litro)	0,007	0,209	1:30
Densidade, ρ (kg/litro)	1,00	0,0013	800:1
Viscosidade dinâmica (cP)	1,00	0,02	50:1
Capacidade térmica (cal/litro °C)	1,00	0,31	3.000:1
Condutividade térmica (cal/s em °C)	0,0014	0,000057	25:1
Coefficiente de difusão de O ₂ (cm ² /s)	0,000025	0,198	1:8.000
Coefficiente de difusão de CO ₂ (cm ² /s)	0,000018	0,155	1:9.000
Litros de meio por litro de O ₂	143	4,8	30:1
Quilogramas de meio por litro de O ₂	143	0,0062	23.000:1

(Fonte: SCHMIDT-NIELSEN, 2002).

A **velocidade de difusão do oxigênio** no ar é maior em relação à água. Na mesma pressão parcial, a velocidade de difusão do oxigênio no ar é cerca de 10.000 vezes maior do que na água. Isso permite que uma região com alto consumo de oxigênio no ar seja rapidamente renovada com oxigênio através da difusão, enquanto que na água esse processo é mais lento, o que pode causar uma região de anóxia, se ocorrer uma alta taxa respiratória.

Outro fator que aumenta o trabalho e o gasto energético da respiração na água é a **viscosidade**. A viscosidade da água é cerca de 50 vezes maior que aquela encontrada no ar. Portanto, isso acarreta em um maior gasto energético para a respiração na água quando comparada ao ar.

A troca de gases através da superfície corpórea é normalmente possível apenas em um ambiente úmido. Assim, os respiradores de ar possuem o desafio de evitar a **evaporação** desnecessária de água a partir das superfícies respiratórias. Como citado anteriormente,

os respiradores de ar, em geral, utilizam os pulmões para as trocas gasosas. Nesses órgãos, as superfícies de trocas gasosas ficam localizadas nas cavidades respiratórias especializadas, o que evita a perda de água. Além disso, a renovação de ar nessa cavidade é regulada, não excedendo a demanda de oxigênio. Animais respiradores de ar que utilizam a superfície do corpo para a troca gasosa, como minhocas e salamandras, em geral, vivem em ambientes úmidos, o que possibilita que a superfície de troca fique sempre hidratada.

2.5.1 Ventilação

Respiração externa é o processo pelo qual o O_2 é transportado do meio externo até a membrana de troca gasosa e o CO_2 é transportado para fora da membrana, em direção ao ambiente externo.

A respiração externa pode ocorrer por difusão ou através de correntes de **convecção**. **Ventilação** é o processo biológico que gera a convecção durante a respiração.

Convecção é o processo físico de transporte de um fluido, no caso um gás, por grandes distâncias, se comparado a distâncias percorridas pela difusão.

A ventilação de pulmões, brânquias e outras estruturas de trocas gasosas pode ser **ativa** ou **passiva**. Na ventilação passiva, correntes do próprio meio induzem um fluxo na membrana de troca de gás. A ventilação é ativa quando o animal gera a corrente de ar ou água que flui pela estrutura respiratória, com o uso de energia metabólica. Esse processo, em geral, ocorre através da contração muscular, como na sucção ou pressão positiva.

A ventilação ativa pode ser **unidirecional**, **bidirecional** ou **não direcional**. Na ventilação **unidirecional**, o meio entra em contato com a membrana de troca gasosa apenas em uma direção, esse tipo de ventilação ocorre na respiração de peixes. Na ventilação **bidirecional**, o meio flui *para a* membrana e *da* membrana de troca através da mesma passagem, caracterizando duas direções de movimento. Esse tipo de ventilação ocorre nos pulmões de mamíferos. A ventilação é **não direcional** se o meio flui pela membrana de troca sem uma direção definida; esse tipo de ventilação ocorre em animais com brânquias externas, como os girinos, que movimentam as brânquias na água para ventilar esse órgão.

O oxigênio sempre atravessa a membrana de troca gasosa por difusão. Para que isso ocorra, é necessário que a pressão parcial de

O₂ do ambiente externo a membrana de troca seja maior do que a pressão parcial de O₂ no sangue. A diferença de pressão entre o meio externo e o sangue determina a eficiência de uma respiração, ou seja, quanto maior a diferença de pressão mantida durante a troca gasosa entre meio e sangue, mais eficiente será a troca. As diferenças anatômicas e funcionais dos órgãos respiratórios refletem em diferentes pressões parciais de O₂ que esses órgãos conseguem trocar entre sangue e meio e, conseqüentemente, refletem em distintas eficiências respiratórias.

Em órgãos com ventilação bidirecional, o meio em contato com a membrana de troca gasosa nunca é completamente renovado. Isso ocorre porque nesse tipo de respiração, o órgão nunca se esvazia completamente durante as respirações. Então, quando o animal inala, o meio novo se mistura com o meio que já estava no órgão desde o último ciclo respiratório. Devido a essa mistura, a pressão parcial do O₂ na cavidade respiratória próxima a membrana de troca de gás é menor do que a pressão parcial de O₂ do meio externo. A pressão parcial do O₂ no sangue que deixa o órgão respiratório é ainda menor.

Quando a ventilação é unidirecional, duas relações podem existir entre o fluxo de meio e o fluxo de sangue: **concorrente** ou **contracorrente**. No sistema concorrente, o meio flui na membrana de troca gasosa no mesmo sentido do sangue e no sistema contracorrente, o meio e o sangue fluem em direções opostas, o que torna a captação de oxigênio 90% mais eficiente (Figura 2.6).

Em um órgão que exibisse troca gasosa **concorrente**, fato que não encontramos na natureza, quando o sangue pobre de O₂ chega à membrana de trocas gasosas, encontra um meio novo. Então, à medida que o sangue e o meio fluem pela membrana de troca gasosa na mesma direção, eles gradualmente atingem o equilíbrio. A pressão parcial de O₂ atingida é a pressão intermediária entre as pressões parciais de O₂ iniciais desses dois ambientes. Na troca de gás concorrente, assim como na ven-

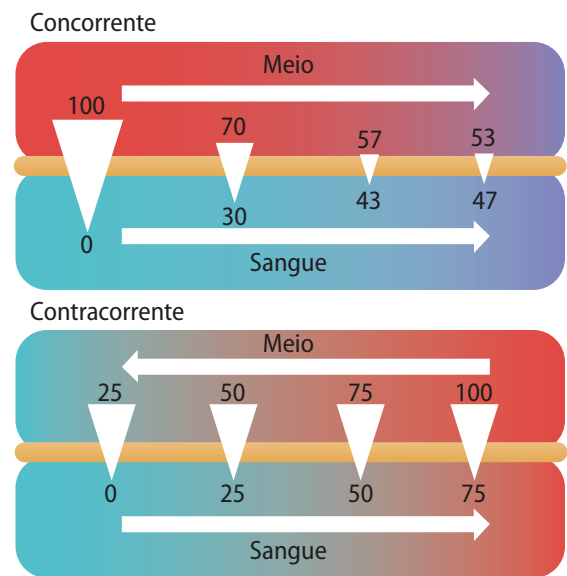


Figura 2.6 – Esquema de troca de gás unidirecional concorrente e contracorrente. Os números indicam as pressões parciais de oxigênio, e o tamanho dos triângulos representa a taxa de troca gasosa entre meio e sangue.

tilação bidirecional, a pressão parcial de O_2 no sangue deixando o órgão respiratório não pode ser superior à pressão parcial do meio exalado, sendo cerca de 50% menos eficiente.

Na troca de gás **contracorrente**, quando o sangue pobre de O_2 atinge a membrana de troca gasosa, ele inicialmente encontra um meio que foi substancialmente desoxigenado. Entretanto, à medida que o sangue flui através da superfície da membrana de troca gasosa na direção oposta em que o meio flui, ele constantemente encontra um meio com pressões parciais de O_2 cada vez maiores. Dessa forma, mesmo que o sangue absorva o O_2 e sua pressão parcial no sangue aumente, um gradiente de pressão parcial é mantido, favorecendo a captura de O_2 pelo sangue. Essa diferença de pressão é mantida à medida que o sangue atravessa a membrana de troca gasosa. O último meio que o sangue entra em contato antes de ir para os tecidos é o meio que recém atingiu a membrana e com alta pressão parcial de O_2 .

O sistema de troca gasosa contracorrente é mais efetivo na troca de gases do que o bidirecional ou o concorrente. A pressão parcial de O_2 no sangue que deixa o órgão respiratório pode até alcançar a pressão parcial do meio inalado.

2.5.2 Superfícies de troca gasosa

A área e a espessura da membrana de troca gasosa desempenham uma grande influência na velocidade de aquisição de O_2 . A taxa de difusão através da membrana aumenta com a área (**A**) da membrana e diminui com espessura (**d**).

A relação entre área, espessura e difusão de um determinado gás foi estabelecida por Fick, em 1855. Segundo a Lei de Fick, essas variáveis estão relacionadas segundo a Fórmula 2.

$$D = K \cdot A \cdot \Delta c / d \text{ (Fórmula 2)}$$

Nessa fórmula, **D** é o grau de difusão da molécula, **A** é a área do epitélio de troca gasosa, Δc a diferença de concentração do gás entre os dois lados da membrana, **d** a espessura da membrana e **K** a constante de difusão da substância. Em termos gerais, essa lei descreve que a velocidade de difusão de um gás aumenta com a

área (A) e com uma maior diferença de concentração do gás (Δc) entre as duas membranas, e a velocidade de difusão do gás diminui com a espessura (d). As relações estabelecidas por essa lei serão usadas neste capítulo para ilustrar adaptações quanto a trocas gasosas.

A área de troca gasosa possui uma relação **alométrica** com a massa do animal, e essa relação é mantida entre as espécies de um mesmo grupo filogenético de vertebrados (Figura 2.7). Entretanto, essa relação difere entre os grupos. A maioria dos grupos de peixes, anfíbios e répteis apresenta uma relação similar entre área de troca e massa do animal. Isso significa, por exemplo, que a área de brânquia de um peixe é similar à área de um pulmão de um anfíbio ou réptil do mesmo tamanho.

Mamíferos e aves exibem um aumento na superfície de troca gasosa nos seus pulmões. Apesar do aumento da superfície de troca gasosa, os pulmões de mamíferos e aves tendem a ser menores do que os dos outros grupos de vertebrados, pois pulmões de mamíferos e aves são mais ramificados, enquanto que parte dos pulmões de anfíbios e répteis é ocupada por grandes cavidades, o que diminui a superfície de troca.

A espessura da barreira entre o sangue e o meio também demonstra uma tendência evolutiva nos maiores grupos de vertebrados. Devido à baixa velocidade de difusão de gases nos tecidos, quanto mais espessa for a camada de trocas gasosas, menor será a velocidade da troca. Em peixes, a camada do epitélio da brânquia que separa o sangue e a água mede entre 5 a 10 μm de espessura. Os vertebrados pulmonados possuem uma barreira mais reduzida entre sangue e ar, o que demonstra uma maior velocidade de troca gasosa nos pulmonados. Mamíferos possuem uma camada mais fina que répteis e anfíbios, entretanto, o grupo que possui a camada mais fina são as aves; neste grupo, a camada mede 0,2 μm .

O concomitante aumento da área ($\uparrow A$) de troca e a diminuição da espessura ($\downarrow d$) do tecido da membrana, que ocorre em mamíferos e aves, aumentam a eficiência de troca gasosa e isso, provavelmente, também está relacionado com o aumento de consumo de oxigênio para a manutenção da **homeotermia**, característica comum a esses dois grupos. Se as curvas da Figura 2.7(A) forem

A relação alométrica é comumente encontrada quando se compara dados biológicos. Ela representa uma relação não proporcional entre variáveis, por exemplo, a relação de crescimento da cabeça com o resto do corpo humano. A cabeça de um recém-nascido é maior em relação ao corpo do que a cabeça de um adulto em relação ao seu corpo. Assim, quando o recém-nascido se desenvolve a adulto, uma função alométrica, e não proporcional, descreve a relação entre tamanho do corpo e tamanho da cabeça. Do ponto de vista matemático, a função alométrica ocorre quando duas variáveis, X e Y, relacionam-se de maneira que $Y = aX^b$, sendo b diferente de 1.

compensadas para a temperatura dos mamíferos (temperatura por volta de 38°C), dos marsupiais (por volta de 35°C) e das aves em geral (por volta de 40°C), elas coincidirão, superpondo-se. As aves passeriformes, como os pardais, e apodiformes, como os beija-flores, entretanto, ainda serão alocadas acima da linha dos mamíferos, o que significa que elas possuem uma taxa metabólica específica cronicamente maior (por volta de 42°C).

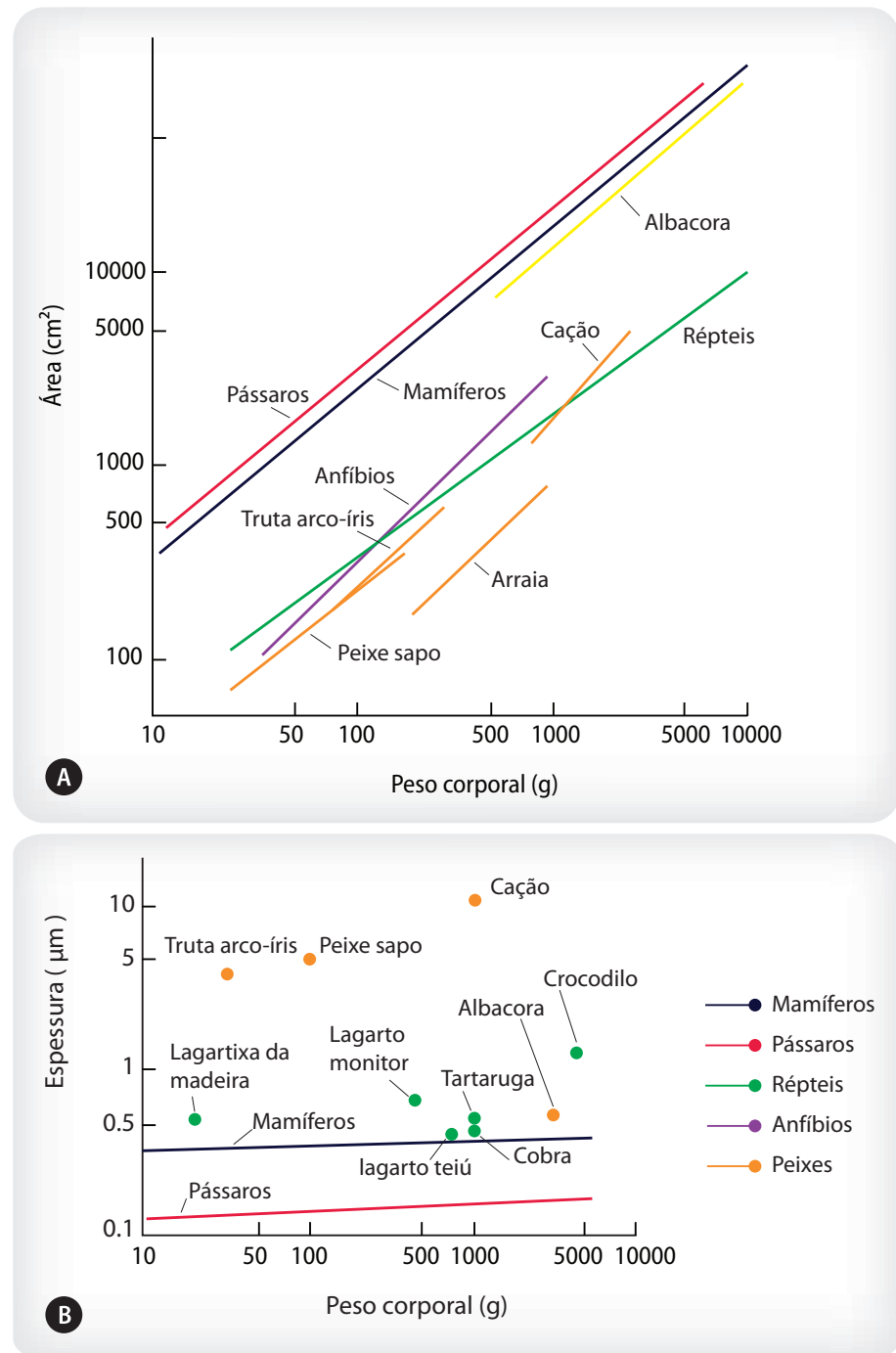


Figura 2.7 – Gráficos da área da membrana de troca gasosa e massa (A) e espessura da membrana de troca e massa dos grupos vertebrados (B). (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).

2.6 Respiração em diferentes grupos animais

2.6.1 Peixes

A brânquia é uma estrutura eficiente para a vida aquática em organismos de maior massa corpórea (acima de 1 mm). As brânquias dos peixes são estruturas filamentosas delgadas e ricamente irrigadas por vasos sanguíneos, sendo formadas por vários arcos branquiais. Cada arco possui duas fileiras de filamentos, e nos filamentos há lamelas finas e paralelas, denominadas **lamelas secundárias**, que aumentam a relação superfície/volume (Figura 2.8). A água flui da boca para o opérculo atravessando as lamelas secundárias das brânquias, e o sangue dentro da lamela flui na direção oposta. A troca gasosa **contracorrente**, então, pode ocorrer ao longo de toda a membrana de troca gasosa, e a porcentagem de O_2 extraído de uma água ventilada por um peixe teleósteo é de até 90%.

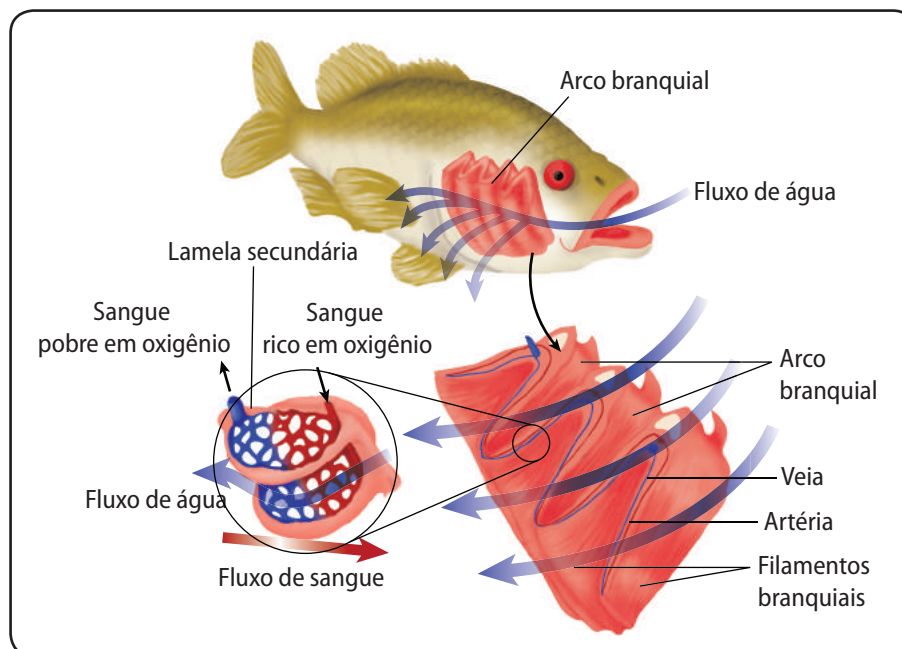


Figura 2.8 – Sistema ventilatório em peixes. A água flui da boca para o opérculo, atravessando as brânquias. O fluxo de água é oposto ao fluxo de sangue nas brânquias, caracterizando uma troca gasosa do tipo contracorrente. Fonte: <<http://borglumbio.com>>.

Em geral, o fluxo de água através das brânquias de teleósteos é mantido quase sem interrupção através da sincronização de duas bombas. A **bomba de pressão bucal**, que faz pressão positiva na cavidade bucal, forçando a água da cavidade bucal para a cavidade

opercular através das brânquias, e a **bomba de sucção opercular**, que faz pressão negativa na cavidade opercular e assim absorve a água da cavidade bucal para a cavidade opercular. Nesse processo, a água flui de regiões de alta pressão para regiões de baixa pressão.

A ventilação das brânquias ocorre com a integração dessas duas bombas. Na **bomba de pressão bucal**, a expansão da cavidade bucal através do abaixamento do chão dessa cavidade, enquanto o peixe está com a boca aberta, produz uma pressão negativa na boca em relação ao ambiente, o que causa a entrada de água. A boca então é fechada e o peixe eleva o chão da cavidade bucal, o que aumenta a pressão dentro da boca e direciona a água da cavidade bucal para a cavidade opercular através das brânquias.

Na **bomba de sucção opercular**, cada opérculo age como uma válvula passiva, que sela a abertura entre o ambiente e a cavidade opercular. A fase de sucção ou de pressão negativa ocorre quando a cavidade opercular está expandida. A pressão nessa cavidade fica abaixo da pressão da cavidade bucal e do ambiente. A pressão negativa na cavidade opercular absorve a água da cavidade bucal, agindo em sincronia com o aumento de pressão na cavidade bucal, que também força a água para a cavidade opercular. A pressão na cavidade opercular é inferior à pressão do meio, assim, a água do meio entraria na cavidade opercular se as válvulas operculares não mantivessem o opérculo fechado. Depois da fase de sucção, a cavidade opercular se contrai, elevando a pressão acima da pressão do ambiente. Essa pressão alta força a abertura da válvula opercular e a saída de água do opérculo para o meio. Nesse momento, a pressão na cavidade bucal está alta, o que possibilita que mais água flua da cavidade bucal para a cavidade opercular através das brânquias.

Dessa forma, essas duas bombas se integram para produzir um fluxo contínuo e unidirecional através das brânquias. A bomba opercular absorve água enquanto a bomba bucal é reenchida, e a bomba bucal desenvolve pressão positiva enquanto que a bomba opercular está esvaziando.

O próprio deslocamento do peixe pela água pode impulsionar a passagem da água pelas brânquias. Os tunídeos e escombrídeos

(atuns e cavalas) e os xifídeos (espadarte) mantêm seus opérculos praticamente imóveis e obtêm um alto fluxo de água em suas brânquias nadando rapidamente, com boca e opérculos abertos. Essa alternativa de ventilação, conhecida como ventilação *ram*, diminui o custo metabólico da ventilação, entretanto, exige o movimento constante do peixe, que habita águas ricas em oxigênio (aumenta o Δc da equação de Fick).

Apesar de as brânquias serem o principal órgão de troca gasosa nos peixes de grande massa corpórea, existe peixes que são **respiradores de ar**, como os pulmonados remanescentes e os teleósteos de ventilação aérea obrigatória ou facultativa. A maioria deles possui brânquias funcionais e são, dessa forma, respiradores duplos, podendo adquirir O_2 da água e do ar. Nesses animais, a troca gasosa pelo ar ocorre em estruturas especializadas, geralmente uma parte ou uma ramificação do canal alimentar ou a bexiga natatória. A região especializada varia de acordo com a espécie, mas é sempre bem vascularizada e apresenta dobramentos nas paredes, aumentando a superfície de troca. O enchimento da cavidade pulmonar é normalmente realizado por bombeamento bucal. O peixe adquire ar pela cavidade bucal, como o muçum (*Synbranchus marmoratus*), então fecha a boca e pressiona essa cavidade de forma que o ar é direcionado para o estômago, o intestino (cascudos), a bexiga natatória ou outra estrutura respiratória.

Acredita-se que algumas espécies de **peixes pulmonados modernos**, pertencentes ao grupo *Dipnoi*, estejam relacionados com o peixe ancestral (sarcopterigianos ripidísteos), como o celacanto *Latimeria chalumnae*, que deu origem aos vertebrados terrestres. Uma das características intrigantes desses animais é que as paredes dos seus pulmões possuem um complexo padrão de septos que se parece com o padrão encontrado nos pulmões de anfíbios.

Alguns peixes teleósteos (cerca de 10% da ictiofauna) do Chaco Paraguai e da Bacia Amazônica, possuem a parte dorsal achatada, permitindo maior aproximação do ar com a água (aumento do Δc da equação de Fick), aproveitando a água mais oxigenada dessa interface em uma estratégia chamada “*surfacing*”. Essa estratégia

auxilia a compensação das oscilações diárias da disponibilidade de oxigênio, normais nessas águas, onde ocorre acentuada hipóxia (pouco oxigênio) ou anóxia (ausência de oxigênio), notadamente durante a noite e o amanhecer.

2.6.2 Anfíbios

Quando removidas do meio aquático que as sustenta, as lamelas secundárias das brânquias colapsam, secam e os filamentos branquiais aderem uns aos outros, por isso, as brânquias não são apropriadas para a vida ao ar livre. Um peixe fora da água, geralmente, se asfixia rapidamente apesar da abundância de oxigênio ao seu redor. Assim, todos os vertebrados que respiram ar possuem pulmões.

De todos os grupos vertebrados, os anfíbios são os que melhor misturam a respiração no ar e na água. O próprio termo **anfíbio** (*amphi* = “ambos”; *bio* = “vida”) se refere ao fato de eles terem duas formas de vida, uma adaptada à água e outra à terra. Muitos anfíbios se deslocam do ambiente aquático para o terrestre ao longo de seu desenvolvimento e alguns são respiradores tanto de água quanto de ar quando adultos.

As brânquias das larvas aquáticas de anfíbios são ventiladas através de sua movimentação para frente e para trás na água, como ocorre em salamandras que possuem brânquias externas, ou a ventilação é acompanhada de bombeamento bucal, o que ocorre em brânquias que estão em cavidades operculares, como nos sapos e nas rãs.

Após a metamorfose, surge um par de pulmões nos anfíbios adultos. Esses pulmões são um simples saco bem vascularizado. As paredes internas dos pulmões de rãs e sapos são comumente mais desenvolvidas, ocorrendo padrões elaborados de dobras e septos, dando aos pulmões uma aparência de colmeia. Entretanto, eles ainda retêm a sua estrutura básica em forma de saco.

Anfíbios pulmonados enchem seus pulmões através de **pressão bucofaringeal** (Figura 2.9). Neste processo, o chão da cavidade bucal é abaixado, o que diminui a pressão da cavidade bucal, fazendo com que o ar entre nessa cavidade através das narinas ou da boca (1). Então, quando o chão da cavidade é levantado, com a boca fechada e as narinas parcialmente fechadas por válvulas, o aumento

da pressão força o ar a entrar nos pulmões (2). O enchimento dos pulmões eleva a pressão interna deles. O fechamento da glote após a inalação impede a saída de ar dos pulmões, e um período de apneia ocorre com os pulmões inflados (3). As narinas estão abertas durante esse período de apneia, e o sapo normalmente bombeia ar para dentro e para fora da cavidade bucal (4). Um efeito importante do bombeamento bucofaringeal entre as ventilações é que ela retira resíduos do ar exalado da cavidade bucal, dessa forma, no próximo ciclo pulmonar a cavidade bucal será preenchida praticamente apenas com ar fresco.

Quando a glote é aberta, o ar dos pulmões é exalado (5). A exalação é um resultado do reajuste elástico dos pulmões expandidos e também pode ser promovido pela contração dos músculos das paredes do pulmão e da parede corporal.

Os órgãos respiratórios nos anfíbios

Brânquias, pulmões e pele são usados como órgãos de troca gasosa em anfíbios. Em geral, eles trabalham em conjunto na troca gasosa, mas a importância desses órgãos na ventilação dos anfíbios muda com a ontogenia e a espécie do animal. Os sapos, por exemplo, começam suas vidas sem pulmões e, nesse período, a pele e as brânquias são igualmente responsáveis pelas trocas de O_2 e CO_2 . Após a metamorfose, o pulmão passa a ser funcional e assume a maior parte da captura de O_2 . Entretanto, o pulmão do sapo não elimina CO_2 . Como as brânquias são perdidas na metamorfose, a pele aumenta seu papel na eliminação de CO_2 . Dessa forma, em um sapo adulto, nos meses quentes, o pulmão é responsável pela captura da maior parte de O_2 , e a pele é a maior responsável pela eliminação de CO_2 ; nos meses mais frios, a pele apresenta maior captação de O_2 .

2.6.3 Répteis

Uma das adaptações dos répteis para evitar a dessecação no ambiente terrestre é a impermeabilização do tegumento. O surgimento dessa adaptação também restringiu a respiração cutânea. Assim, o **pulmão** é o principal órgão responsável pela troca gasosa em répteis.

O pulmão reptiliano mais simples, como os de lagartos e cobras, possui uma estrutura em forma de saco com uma cavidade

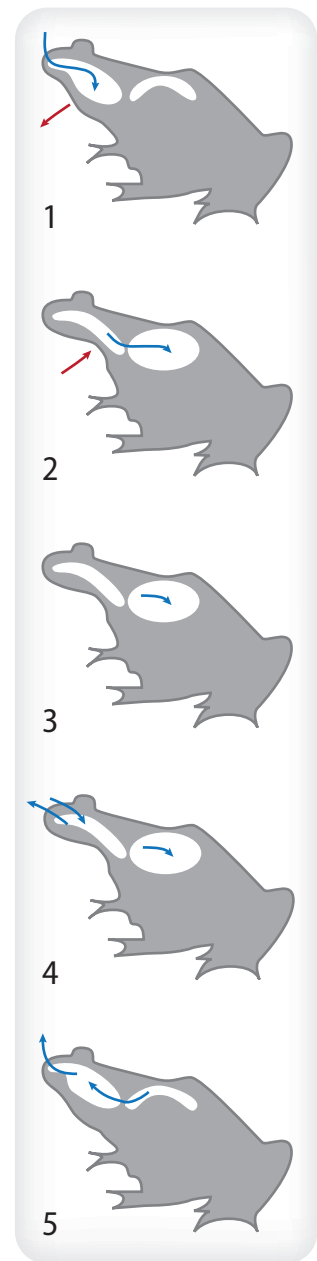


Figura 2.9 – Esquema da ventilação de um sapo. A seta vermelha indica o movimento da cavidade bucal, e a azul o movimento do ar. (Adaptado de: <<http://www.biol.vt.edu>>).

central aberta e é chamado de **unicavitário**. Esse tipo de pulmão tem grande perfusão sanguínea apenas na parte anterior, enquanto que a extremidade posterior é como um balão. Dessa forma, grande parte das trocas de CO_2 e O_2 ocorre na região anterior; nessa região as paredes do pulmão formam uma estrutura em forma de colmeia, aumentando a superfície de troca ($\uparrow A$ na equação de Fick). O ar entra na cavidade central e sai dela por ventilação, mas a troca gasosa entre a cavidade central e as profundezas das paredes vascularizadas ocorre por difusão.

Outros grupos de répteis possuem a cavidade do pulmão subdividida em cavidades menores, formando um pulmão **multicavitário**, ou seja, um pulmão com várias câmaras. Em relação ao pulmão unicavitário, o pulmão multicavitário possui um aumento da área da superfície de troca gasosa, pois os septos entre as câmaras são desenvolvidos em superfície de troca gasosa. Além disso, uma novidade evolutiva encontrada nesse pulmão é um tubo de cartilagem (brônquios), que percorre todo o comprimento dos pulmões e conduz o ar para dentro e para fora das câmaras. O pulmão multicavitário ocorre em crocodilos, tartarugas e alguns lagartos ativos (Figura 2.10).

Em relação aos mecanismos ventilatórios, os pulmões dos répteis são cheios principalmente ou exclusivamente por sucção, devido à existência de uma caixa torácica, enquanto que nos anfíbios, nos quais ela é inexistente, o principal processo envolvido é a pressão bucal. Nos répteis, o ar é direcionado para dentro dos pulmões devido ao aumento do volume destes, o que cria uma pressão negativa nos pulmões em relação à pressão atmosférica. Os músculos intercostais possuem um papel central nesse processo. Durante a inalação, os músculos intercostais são ativados e contraídos, o que expande a caixa torácica em um mecanismo chamado de **bomba de sucção costal**. Depois dos pulmões estarem inflados, a glote é fechada e os músculos inspiratórios relaxam. O ar inalado é mantido nos pulmões por vários segundos ou minutos, enquanto a cavidade bucal é ventilada por bombeamento bucofaringeal. A exalação ocorre seguida rapidamente por uma nova inalação.

Esse tipo de ventilação representa uma grande transição evolutiva dos pulmões, pois liberou a cavidade bucal de uma das suas

funções primitivas e permitiu com que se desenvolvesse em novas direções sem a responsabilidade ventilatória. Apesar disso, as coanas, oriundas das narinas, terminam mais anteriormente, enquanto nos mamíferos elas se localizam mais posteriormente, junto ao palato secundário (mole), o que permite a mastigação independente da ventilação.

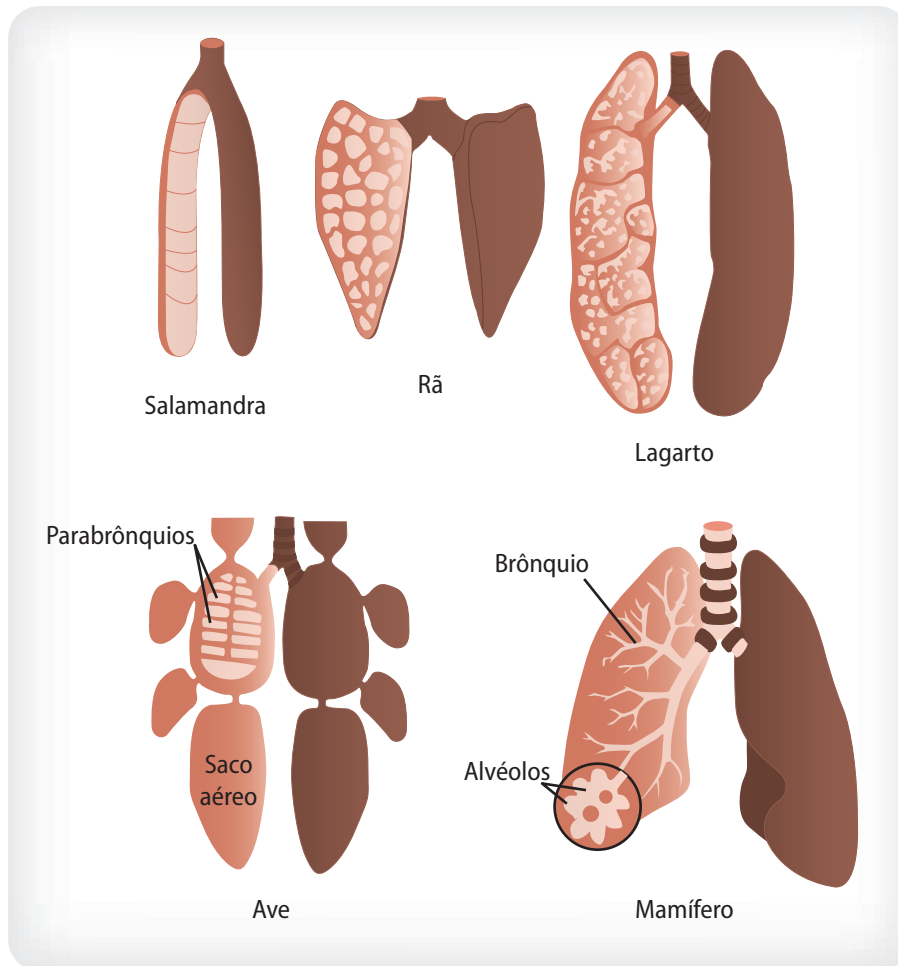


Figura 2.10 – Pulmões de anfíbios (salamandra e rã), répteis (lagarto), aves e mamíferos. (Adaptado de: HICKMAN JR.; ROBERTS; LARSON, 2004. 846 p).

2.6.4 Aves

Mamíferos e aves possuem os pulmões mais complexos de todos os animais. Seus pulmões evoluíram independentemente e funcionam através de princípios diferentes. O sistema respiratório das aves é único entre os vertebrados atuais. As aves apresentam um pulmão rígido que possui um fluxo contínuo de ar. A manutenção desse fluxo de ar ocorre devido ao auxílio de estruturas respirató-

rias que são exclusivas a esse grupo de vertebrados: **os sacos aéreos** (Figura 2.11). Os sacos aéreos são sacos pouco vascularizados e, essencialmente, não realizam trocas gasosas. Eles estão associados ao pulmão das aves na porção anterior e posterior.

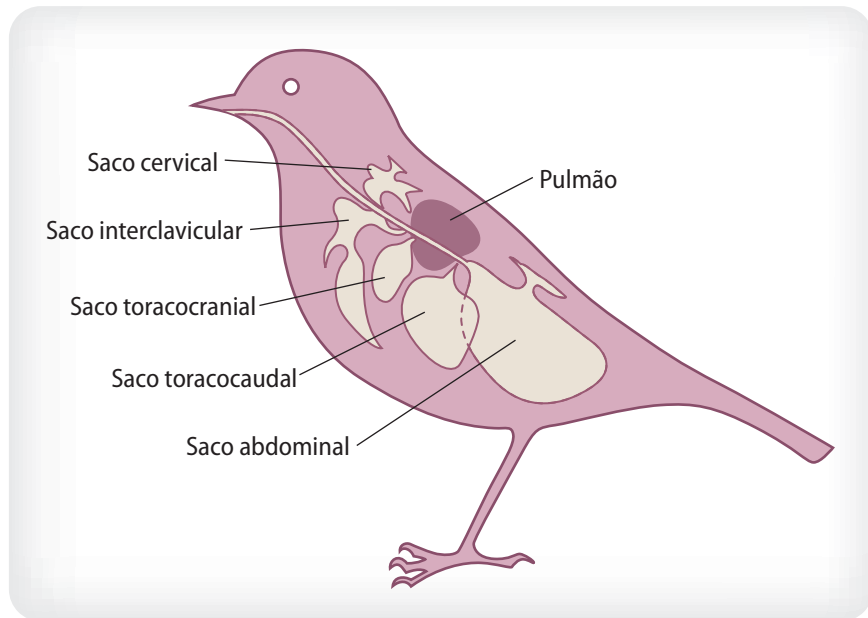


Figura 2.11 – Sacos aéreos que compõem o sistema respiratório das aves. (Adaptado de: SCHMIDT-NIELSEN, 2002).

Em termos estruturais, o sistema respiratório das aves apresenta outra diferença em relação aos demais vertebrados. Nas aves, as ramificações mais finas dos **pulmões** (conhecidas como parabrônquios) permitem a passagem contínua e unidirecional de ar, enquanto que em outros vertebrados o ar precisa fluir para dentro e para fora (ventilação tidal).

Durante a inspiração, os sacos aéreos são cheios (Figura 2.12 A). O ar externo entra nos sacos aéreos posteriores e no pulmão, enquanto o ar que estava no pulmão se desloca para os sacos aéreos anteriores. Na expiração (Figura 2.12 B), os sacos aéreos são esvaziados. O ar dos sacos aéreos posteriores segue para o pulmão e o dos sacos aéreos anteriores é expelido pelas vias aéreas superiores. Nesse processo, ocorre um fluxo contínuo de ar fresco pelos parabrônquios, inclusive durante a expiração. Como já mencionado, isso permite às aves uma taxa metabólica específica média mais elevada comparativamente aos demais vertebrados, e inclusive a sua adaptação em grandes altitudes.

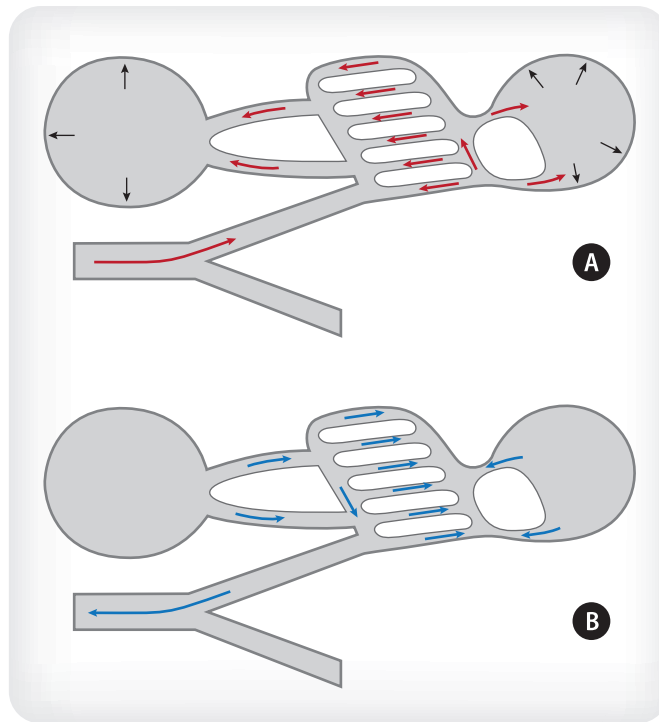


Figura 2.12 – Esquema de ventilação das aves. O esquema (A) mostra o enchimento dos sacos aéreos durante a inspiração, e o esquema (B) demonstra o esvaziamento dos sacos aéreos durante a expiração. O fluxo de ar nos pulmões permanece durante a inspiração e a expiração. (Adaptado de: < <http://upload.wikimedia.org>>).

A troca de gases ocorre em uma rede de finos capilares, chamados de capilares aéreos, de fundo cego que se entrelaçam com os capilares sanguíneos. Os fluxos de ar e de sangue caminham em direções opostas, e os pares de capilares compõem um sistema de trocas por **contracorrente** (Figura 2.6). Esse arranjo permite uma eficiente troca gasosa. O fluxo de ar no sistema ventilatório das aves ajuda a dissipar o calor gerado pelos altos níveis de atividade muscular durante o voo. A dissipação de calor nas aves ocorre principalmente (cerca de 70%) pelas vias aéreas superiores através da ofegação, e secundariamente (menos de 30%) através da evapotranspiração da pele.

2.6.5 Mamíferos

A - Vias aéreas dos mamíferos

Os pulmões dos mamíferos consistem de ramificações das vias aéreas que terminam em um pequeno saco cego de paredes finas

e bem vascularizadas denominado de **alvéolo**. No pulmão de um humano adulto, as vias aéreas possuem 23 níveis de ramificações. A traqueia bifurca e origina os brônquios, que entram nos pulmões e se ramificam em bronquíolos, que terminam em cerca de 300 milhões de alvéolos ($\uparrow A$). O alvéolo é a principal superfície de troca gasosa, e a área de troca gasosa formada por essas estruturas em um pulmão de humano adulto é de 120 a 140 m², o que corresponde a mais do que o tamanho de uma quadra de tênis (98 m²).

A traqueia, os brônquios e os bronquíolos formam as **vias aéreas condutoras**, onde ocorre pouca troca gasosa ($\uparrow d$). Os últimos bronquíolos das ramificações, os dutos alveolares e os sacos alveolares formam as **vias aéreas respiratórias**, onde a maioria da troca gasosa entre ar e sangue ocorre. A parede das vias aéreas respiratórias possui grande suprimento de capilares sanguíneos e é composta de tecido epitelial fino e com células achatadas (Figura 2.13).

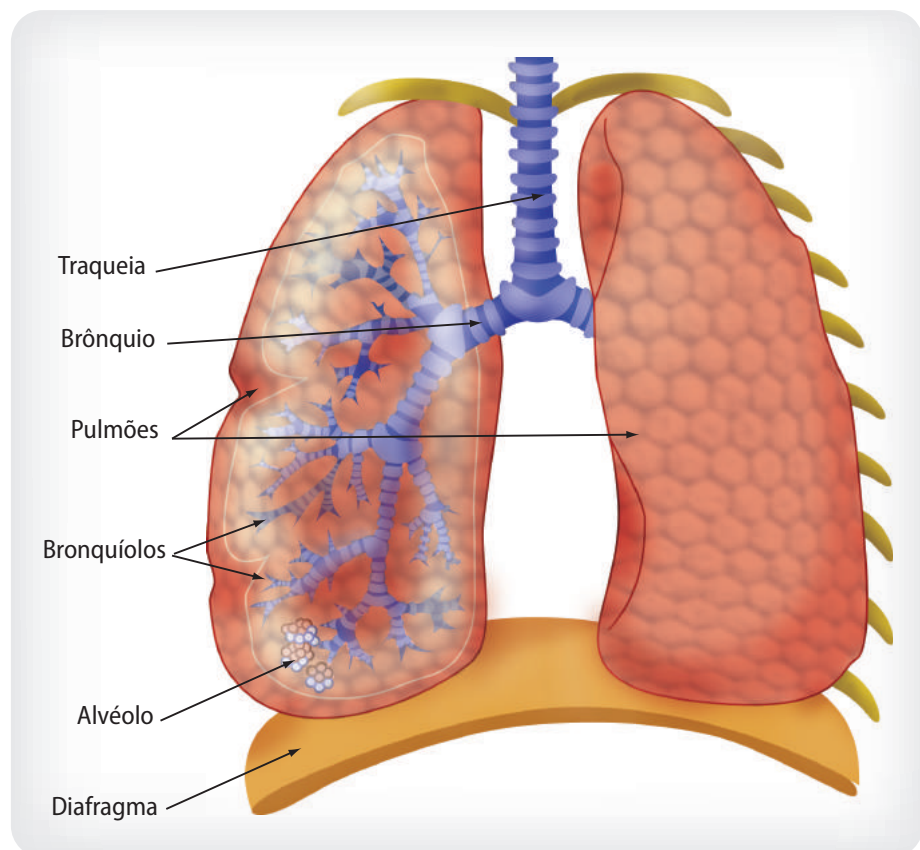


Figura 2.13 – Vias aéreas de humanos. (Adaptado de: <<http://www.oup.co.uk>>).

Nos alvéolos, o ar que realiza troca gasosa com o sangue possui uma composição diferente da composição do ar atmosférico. Isso ocorre porque os pulmões nunca são completamente esvaziados entre as ventilações. Dessa forma, o ar fresco que entra nos pulmões após a inspiração se mistura com o ar que já estava ali, assim, nos pulmões, a pressão parcial de O_2 é inferior e de CO_2 é superior às pressões parciais desses gases na atmosfera.

Além disso, a terminação em fundo cego dos alvéolos faz com que o gás que ocupa a parte final das vias aéreas respiratórias em mamíferos fique imóvel. Durante a inalação, correntes convectivas levam o ar atmosférico rapidamente através da traqueia e dos brônquios. Entretanto, à medida que o ar penetra mais profundamente no pulmão, sua velocidade diminui, e o movimento de ar por convecção acaba antes de atingir os sacos alveolares. Quando o ar fresco se torna imóvel nas vias aéreas, o O_2 e o CO_2 são transportados através da difusão. A camada de gás imóvel é muito fina ($\downarrow d$) e, desse modo, a difusão ocorre em uma velocidade suficiente para que a troca de O_2 e CO_2 entre ar e sangue seja adequada.

B - Mecanismo ventilatório

A caixa torácica e o pulmão formam um sistema elástico em mamíferos. Quando não há nenhuma força sobre esse sistema, ele possui um **volume de relaxamento**. Os pulmões e o tórax estão em seu estado relaxado após a exalação em repouso. Para sair do volume de relaxamento, é necessário que se faça força muscular. Em humanos, o volume de relaxamento dos pulmões, medido como o volume de gás no pulmão durante o relaxamento, é cerca de 2.400 mL.

Diferentemente dos outros vertebrados pulmonados, os mamíferos possuem um **diafragma verdadeiro**: uma camada de tecido muscular e tecidos conectivos que separa completamente as cavidades torácicas e abdominais. A ação do diafragma é a principal força para a inalação nos mamíferos. A contração do diafragma tende a achatá-lo, fazendo com que ele se direcione do tórax para o abdome. Esse movimento aumenta o volume da cavidade torácica, resultando na expansão dos pulmões e no influxo de ar por sucção.

A **inalação** de mamíferos em repouso é **ativa**, ou seja, requer esforço muscular. Durante a inalação, os pulmões são expandidos mais do que o volume de relaxamento pela contração do diafragma, músculos intercostais externos e músculos intercostais anteriores internos. A **exalação** em repouso é principalmente **passiva**, o que significa que não requer esforço muscular. Quando a contração dos músculos inspiratórios para, no final da inalação, o volume do pulmão retorna elasticamente para seu estado de equilíbrio, o volume de relaxamento (Figura 2.14).

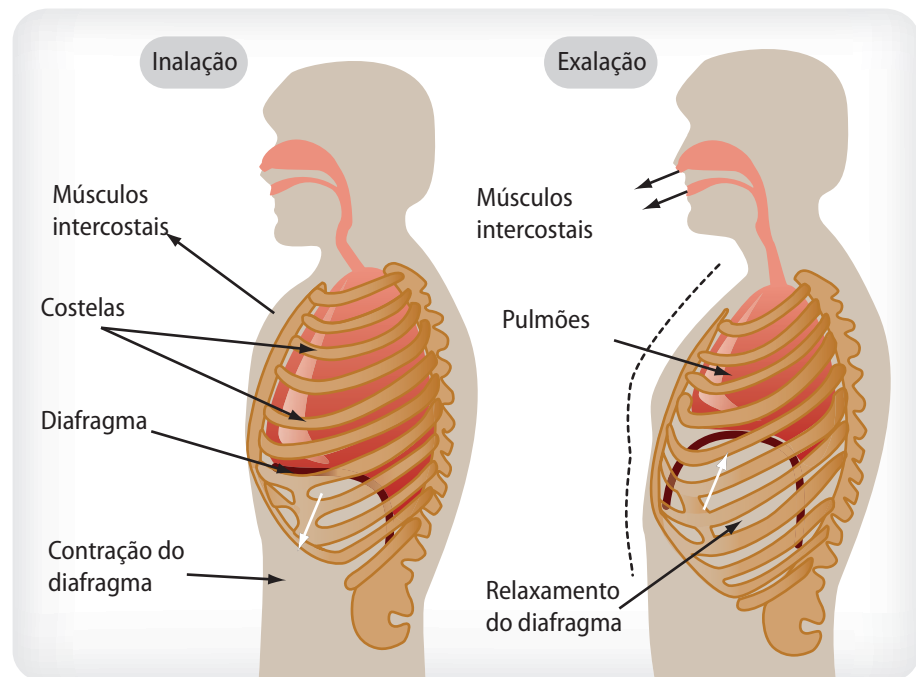


Figura 2.14 – Mecanismo respiratório de inalação e exalação de ar em humanos. (Adaptado de: <<http://www.acepittapan.com>>).

Quando um mamífero se exercita, não altera apenas o volume de ar inalado, mas também a frequência ventilatória. Assim, durante atividade física, atividades musculares adicionais são requeridas para aumentar as mudanças do volume do pulmão, durante a inspiração e expiração.

2.6.6 Insetos

No ambiente terrestre, onde a água é, em geral, um fator limitante para os organismos, conciliar ventilação e equilíbrio hídrico pode ser um grande desafio, já que as condições que favorecem a

captura de oxigênio também favorecem a perda de água.

Os insetos são adaptados para reduzir ao máximo a perda de água e, para isso, possuem um corpo revestido por uma cutícula espessa que inviabiliza a troca gasosa, além da dessecação. Esses animais possuem uma estratégia muito interessante para realizarem as trocas gasosas. A ventilação deles ocorre através de **sistemas traqueais**, que representam um sistema simples e direto de troca gasosa, pois conduzem diretamente o O_2 para os tecidos e o CO_2 na direção oposta (Figura 2.15).

Os sistemas traqueais consistem em um sistema ramificado de tubos, ou **traqueias**, que se estendem por todas as partes do corpo. Esse sistema se ramifica e se divide até formar estruturas com a espessura de $1\ \mu m$, que são denominadas de **traquéolas**. As traquéolas são preenchidas por fluido que penetra nas membranas plasmáticas das células do animal, fazendo contato direto com a membrana mitocondrial. Essa estrutura permite que o oxigênio seja conduzido na fase gasosa, o que é mais rápido do que se o gás difundisse em um meio líquido (como a hemolinfa e o citosol). Além de proteger da dessecação, o controle da abertura dos espiráculos impede uma condição chamada de estresse oxidativo, que ocorreria caso houvesse um contínuo fornecimento de oxigênio aos tecidos e mitocôndrias dos insetos.

O ar entra no sistema traqueal através de aberturas em forma de válvulas, denominadas **espiráculos**. Quando o espiráculo é aberto, o O_2 entra diretamente na célula através das traquéolas e o CO_2 difunde para o exterior. Uma vez que a célula possui um duto direto para o exterior que realiza as trocas gasosas, a respiração dos insetos é independente do sistema circulatório.

Os insetos aquáticos desenvolveram diversas estratégias para manter a ventilação aérea mesmo quando seus corpos estão submersos. Alguns o fazem por meio de espiráculos, localizados na parte posterior do corpo e que entram em contato com o ar atmos-

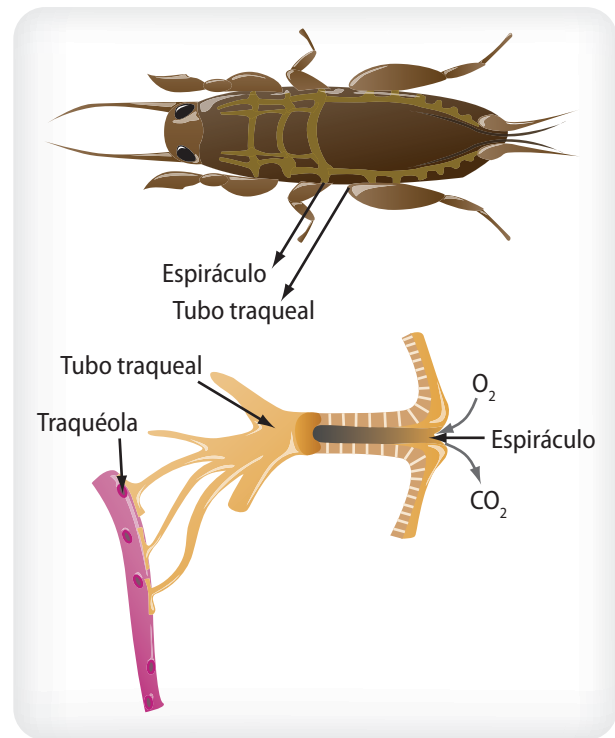


Figura 2.15 – Sistema traqueal de insetos. (Adaptado de: <<http://163.16.28.248/bio/activelearner/44/images/ch44c3.jpg>>).

férico. O ar incorporado nas traqueias serve de reservatório durante os mergulhos dos animais. As larvas de mosquito se valem deste sistema, que tem a limitação proporcionada pelo aumento da flutuação promovida pelo volume de ar que pode ser armazenado. Outros insetos armazenam ar do lado externo do corpo, auxiliados por pelos hidrofóbicos ou por superfícies impermeáveis. É o caso do besouro do gênero *Dysticus*, que mantém grande quantidade de ar sob as asas, que passam para as traqueias quando os espiráculos se abrem quando submersos. Um sistema que também mantém uma reserva de ar externo, mas entre uma camada extremamente densa de pelos hidrofóbicos, o plastrão, permite que o inseto permaneça submerso por tempo indeterminado. Isso se deve ao fato da fina camada de ar entre os pelos não ser compressível, e realizar troca gasosa com a massa de água ao redor. Essas e outras especializações garantem uma respiração aérea, mesmo quando o animal está submerso, uma vez que a respiração em ambiente aéreo é expressivamente mais favorável, como pode ser verificado na Tabela 2.1.

2.7 Adaptações na ventilação

2.7.1 Controle da ventilação

Os animais precisam ser capazes de adaptar a ventilação dos órgãos ventilatórios de acordo com a demanda de O_2 . Ou seja, se a demanda de oxigênio aumentar, a ventilação deve aumentar de modo compatível e, se a concentração de O_2 do meio diminuir, deverá haver uma compensação através do aumento da ventilação ou da absorção de oxigênio.

Os animais de ventilação aquática obrigatória são sensíveis às variações de oxigênio na água, e os animais de ventilação aérea são muito mais sensíveis às alterações do dióxido de carbono.

A regulação da taxa ventilatória pelo dióxido de carbono nos animais respiradores de ar ocorre porque, em condições normais, o oxigênio arterial não cai a níveis suficientes para estimular os seus receptores. Além disso, uma pequena diminuição na concentração de oxigênio não causa nenhum efeito fisiológico extremo, mas uma alteração de dióxido de carbono de 4 para 5% constitui

um aumento de 25% do ácido carbônico no sangue, o que afeta significativamente o equilíbrio ácido-base do organismo.

O centro respiratório, localizado no sistema nervoso central, é sensível ao aumento do dióxido de carbono ou ao aumento da acidez no líquido cerebrospinal, e um aumento da pressão parcial de CO_2 no sangue faz com que o dióxido de carbono difunda-se rapidamente do sangue para o líquido cerebrospinal e estimule a intensidade e a taxa ventilatória.

Para a maioria dos animais aquáticos, o principal estímulo da ventilação é a falta de oxigênio. Isso ocorre em crustáceos, polvos, peixes e vários outros grupos animais de ventilação aquática obrigatória. A tensão de dióxido de carbono na água é quase sempre baixa e, devido à alta solubilidade de dióxido de carbono na água, os animais aquáticos não têm como desenvolver uma tensão interna deste gás suficientemente alta para ser detectado pelo controle ventilatório. Se esses animais dependessem de dióxido de carbono para estímulo ventilatório, não seria possível assegurar um suprimento adequado de oxigênio.

2.7.2 Pigmentos respiratórios

A solubilidade do oxigênio no sangue é muito pequena e não seria suficiente para suprir a demanda metabólica desse gás na maioria dos animais. Por exemplo, apenas cerca de 1% do oxigênio necessário a um ser humano pode ser transportado na forma solúvel.

O transporte de gases respiratórios apenas em solução pelos fluidos corpóreos é realizado em alguns invertebrados que possuem baixas taxas metabólicas, em alguns peixes antárticos da família *Channichthyidae* (“ice-fish” sem hemoglobina) e uma espécie de acará (família *Cichlidae*) amazônico, entre outros. Como compensação, os peixes antárticos mencionados possuem um miocárdio cerca de cinco vezes maior do que a média dos peixes, e o acará citado tem a taxa metabólica muito baixa e na maior parte do dia encontra-se em estado de torpor.

Nos animais com taxas metabólicas mais altas, existem **pigmentos respiratórios** com alta afinidade por oxigênio, que auxiliam o transporte de gases pelo corpo. Em muitos invertebrados e em

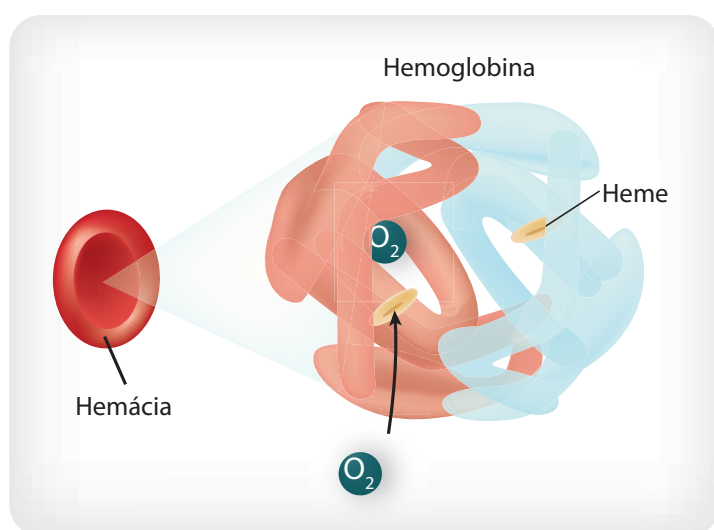


Figura 2.16 – As células vermelhas do sangue são ricas em hemoglobina que se associa de maneira reversível ao oxigênio através do grupo heme. (Adaptado de: <<http://medicalimages.allrefer.com>>).

todos os vertebrados, os pigmentos respiratórios são proteínas armazenadas nas células do sangue.

O pigmento respiratório mais comum no reino animal é a **hemoglobina**, uma proteína vermelha que contém ferro e que está presente em quase todos os vertebrados (exceções anteriormente mencionadas) e em alguns invertebrados. Cada molécula de hemoglobina possui um grupo heme, um composto que contém ferro e que confere ao sangue a cor vermelha. A porção heme da hemoglobina tem uma alta afinidade pelo oxigênio (Figura 2.16).

Uma característica importante dos pigmentos respiratórios é que eles possuem afinidade reversível pelo oxigênio, ou seja, a hemoglobina se dissocia do oxigênio quando há baixa pressão parcial desse gás. Assim, quando a concentração de oxigênio é alta, como ocorre nos capilares dos alvéolos pulmonares, a hemoglobina fica carregada de oxigênio. Nos tecidos onde a pressão parcial de oxigênio predominante é baixa, a hemoglobina libera as reservas de oxigênio estocado.

É a parte da proteína que não é formada por aminoácidos, por exemplo, o grupo heme da hemoglobina.

Artrópodes e moluscos contêm **hemocianina** como pigmento respiratório. Esse pigmento contém cobre, e não ferro. Os átomos de cobre se ligam direto na proteína, sem a existência de um **grupo prostético**. A presença do cobre no pigmento respiratório desses animais confere cor azulada à hemolinfa.

2.7.3 Adaptação para respiração em altitudes

Normalmente, a maioria das aves não voa acima de 500 m. Entretanto, algumas aves têm como habitat ambientes com elevada altitude e outras atingem alturas superiores a 3.000 m durante a migração. As aves podem voar em altitudes em que seria impossível para um mamífero respirar.

O ganso indiano voa a 9.000 m e já foi avistado voando acima do Monte Everest!

Do ponto de vista ventilatório, a principal dificuldade encontrada nessas altitudes é a baixa pressão atmosférica, que gera uma redução da pressão parcial de O_2 . Além disso, ocorre a diminuição da difusão dos gases devido às baixas temperaturas.

As aves possuem diversas características que as possibilitam habitar esses ambientes sem enfrentarem grandes problemas. Uma delas é o arranjo tubular da estrutura de troca gasosa no pulmão, que permite um fluxo contínuo de ar fresco, mesmo durante a expiração; que é muito diferente dos alvéolos esféricos dos mamíferos, que não permite a troca completa de ar (Figura 2.17). Outra característica é que a hemoglobina das aves apresenta uma alta afinidade por oxigênio. Além disso, a troca gasosa nas aves é otimizada por uma alta razão de volume de pulmão/sangue, múltiplas trocas gasosas por inspiração, alta superfície de área de troca gasosa e pequena espessura na membrana de troca gasosa.

O resultado dessas adaptações é que o sangue que deixa o pulmão pode ter a mesma pressão parcial de O_2 que o ar inspirado, indicando que a captura de oxigênio nas aves não é limitada pelo sistema pulmonar.

Aves que habitam grandes altitudes demonstram mais algumas adaptações anatômicas e fisiológicas na captura de oxigênio. Por exemplo, aves de grandes altitudes possuem as fibras musculares irrigadas por mais capilares sanguíneos do que as aves de baixa altitude. Além disso, as aves de grandes altitudes possuem hemoglobina com ainda maior afinidade pelo oxigênio. Todas essas adaptações somadas permitem a sobrevivência desses animais em ambientes com baixa pressão parcial de oxigênio, o que demonstra que as aves são mais eficientes que os mamíferos na oxigenação de seu sangue em grandes altitudes.

2.7.4 Adaptação para o mergulho

Mamíferos aquáticos desenvolveram características fisiológicas únicas que os permitem passar a vida inteira na água. A capacidade de permanecer submerso por **longos períodos de tempo** e mergulhar surpreendentes profundidades, às vezes mais de 1.000 m, são alcançados através da cooperação dos diversos sistemas

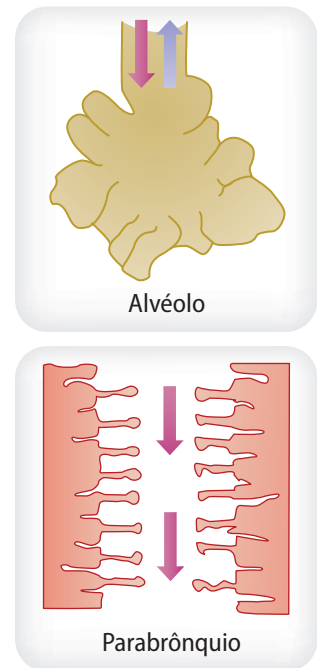


Figura 2.17 – Fluxo de ar no alvéolo dos mamíferos e no parabrônquio das aves. (Adaptado de: SCHMIDT-NIELSEN, 2002).

... O cachalote, por exemplo, pode ficar até 2 horas sem ventilar, ou seja, em apneia!

que se tornaram especializados para lidar com os obstáculos da vida na água.

Em relação aos processos ventilatórios, uma das adaptações é o aumento da **quantidade de oxigênio armazenado no sangue e no músculo esquelético**. Por exemplo, a foca possui cerca de 35 kg de massa corporal e apenas 5% de seu oxigênio em seus pulmões e mantém os 70% restantes circulando no sangue. Os seres humanos, com massa corporal por volta de 70 kg, só são capazes de manter 51% do oxigênio na circulação sanguínea, enquanto 36% do oxigênio são armazenados nos pulmões.

Contrariamente ao que seria esperado, **o volume pulmonar** desses animais é, proporcionalmente, cerca de um terço do volume de mamíferos terrestres. No entanto, esses animais podem trocar de 80 a 85% do ar em um ciclo ventilatório, enquanto que um humano troca apenas 15% do ar. Além disso, as **células vermelhas** do sangue são maiores que as de humanos e há mais células sanguíneas vermelhas por unidade de sangue, ou seja, ocorre um aumento no número de eritrócitos e no hematócrito dos animais mergulhadores.

Mamíferos marinhos também possuem maior **concentração de mioglobina** em seus músculos. A **mioglobina** é uma proteína que armazena oxigênio nos músculos. A concentração de mioglobina nos músculos de uma baleia é 10 vezes maior do que em animais terrestres; dessa forma, o músculo de cetáceos é mais escuro (tende ao roxo) e pode armazenar uma maior quantidade de oxigênio. Além disso, esses animais possuem um **reflexo de mergulho**, similarmente ao que ocorre no neonato humano, que causa a diminuição da **frequência cardíaca** e a **constrição de artérias periféricas**. Assim, há um redirecionamento do sangue oxigenado para órgãos vitais, como cérebro, coração e glândula suprarrenal e retina. Os músculos desses animais entram em trabalho anaeróbico antes do oxigênio estocado nas mioglobinas, acaba constituindo uma reserva para os órgãos vitais. Similarmente, quando humanos executam exercícios intensos, o ácido láctico é produzido. Entretanto, mamíferos marinhos possuem grande **tolerância ao ácido láctico** e seu músculo pode trabalhar anaerobicamente por longos períodos. Animais marinhos também possuem maior **tolerância ao au-**

Assim como a hemoglobina, a mioglobina também é um **pigmento respiratório** que possui o grupo heme. No entanto, ela é um monômero, enquanto que a hemoglobina é um tetrâmero. A mioglobina é encontrada nos músculos dos vertebrados e invertebrados.

mento do CO_2 . Devido a essa tolerância, os mamíferos marinhos podem ficar mergulhados enquanto seu oxigênio é consumido.

Mamíferos mergulhadores possuem defesas antioxidantes aumentadas, comparativamente às espécies terrestres, para atenuar o chamado estresse oxidativo, isto é, grande geração de espécies reativas de oxigênio associado a oscilações de disponibilidade e consumo de oxigênio nos tecidos.

Resumo

A ventilação é o processo de trocas gasosas que acontece nos seres vivos, em que ocorre a absorção de oxigênio e a liberação de dióxido de carbono. A captura e a perda de gás pelos animais ocorrem por difusão, e a maioria dos animais de grande porte e massa corpórea possui órgãos especializados na troca gasosa. Esses órgãos são caracterizados por apresentarem um tecido fino e possuir extensivos padrões de invaginações (pulmões) ou evaginações (brânquias), que aumentam imensamente a área de superfície para as trocas gasosas. A área e a espessura do epitélio de troca gasosa desempenham uma grande influência na velocidade de aquisição de O_2 . A relação entre área, espessura e difusão de um determinado gás é estabelecida pela Lei de Fick. De acordo com essa lei, a velocidade do coeficiente de difusão de um gás aumenta com a área (**A**) e com uma maior diferença de concentração do gás (Δc) entre as duas membranas, e o coeficiente de difusão do gás diminui com a espessura (**d**).

O termo pressão parcial de gás é utilizado no estudo de gases e se refere à fração do gás que está realmente disponível para a difusão. No ambiente aquático, a concentração de um gás também depende de sua solubilidade. A ventilação é o processo biológico de deslocamento do meio (aéreo ou aquático) até a membrana de troca. Esse processo está relacionado com a eficiência de troca gasosa.

Os peixes adultos de maior massa corpórea ventilam através de suas brânquias com uma ventilação unidirecional contracorrente. A maioria utiliza a bomba de pressão bucal e a bomba de sucção opercular para movimentar a água da boca para o opérculo, passando através das brânquias.

Os anfíbios começam a vida com respiração cutânea e branquial. Após a metamorfose, a maioria desenvolve pulmões, que passam a ser responsáveis pelas trocas gasosas. O pulmão dos anfíbios é um saco vascularizado, e a ventilação dos pulmões é feita por pressão bucofaringeal.

Os répteis possuem pulmões que podem ser unicavitários ou multicavitários, e este último apresenta uma superfície de troca gasosa maior. A ventilação nos répteis ocorre através do movimento de músculos intercostais que formam uma bomba de sucção costal, enquanto nos crocodilianos o músculo diafragmático utiliza o fígado como êmbolo para otimizar a ventilação pulmonar.

As aves possuem o sistema ventilatório mais eficiente de todos os vertebrados. Os pulmões parabronquiais permitem uma ventilação unidirecional. Acoplado aos pulmões existem sacos aéreos, que atuam juntamente com os pulmões para gerar um fluxo de ar contínuo nos pulmões. A alta eficiência do sistema respiratório das aves permite que elas voem em elevadas altitudes mantendo altas taxas metabólicas específicas.

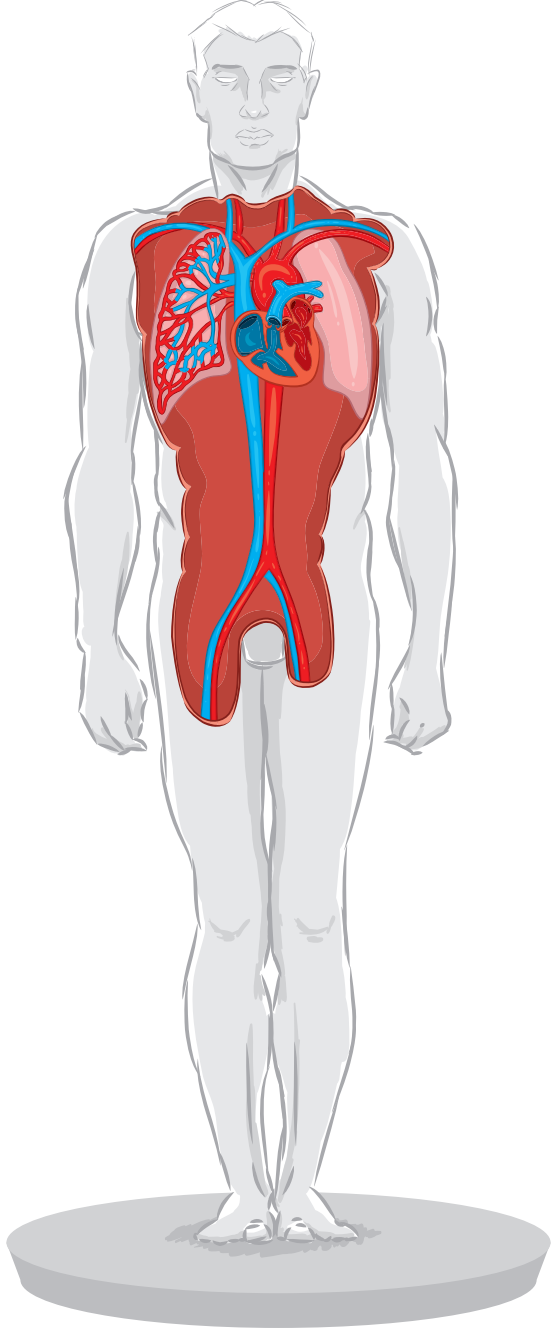
Os mamíferos possuem um pulmão altamente ramificado, que termina em uma estrutura vascularizada com fundo cego, denominada alvéolo. Os mamíferos têm um diafragma verdadeiro, que se contrai durante a inspiração. Com a contração do diafragma, ocorre uma dilatação da cavidade torácica e do pulmão, gerando uma pressão negativa que causa a entrada de ar nos pulmões. A ventilação dos insetos ocorre através de sistemas traqueais. Nesses sistemas, o O_2 em fase gasosa é conduzido diretamente para as células e o CO_2 na direção oposta, dissociado do sistema circulatório e com um coeficiente difusional (milhares de vezes) maior seletivamente à fase líquida (sangue e linfa), proporcionando taxas metabólicas muito elevadas.

A maioria dos animais possui pigmentos respiratórios com alta afinidade por oxigênio que auxiliam o transporte de gases pelo corpo. Mamíferos mergulhadores possuem adaptações para tolerar mais tempo sem ventilar (em apneia), isso inclui maior volume sanguíneo, maior quantidade de mioglobina nos músculos e de hemácias e hemoglobina no sangue.

Referências

- ALTSHULER, D. L.; DUDLEY, R. **The physiology and biomechanics of avian flight at high altitude**. Integrative and Comparative Biology, 2006.
- HICKMAN JR., C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. **Princípios integrados de zoologia**. 11. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 846 p.
- HILL, R. W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M. A. **Animal physiology**. 2. ed. Sinauer Associates, 2008.
- POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; JANIS, C. **A vida dos vertebrados**. 3. ed. São Paulo: Atheneu, 2003.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal**: adaptação e meio ambiente. 5. ed. São Paulo: Santos Ed., 2002.
- WILLMER, P.; STONE, G.; JOHNSTON, I. **Environmental physiology of animals**. 2. ed. Wiley-Blackwell, 2004.

CAPÍTULO 3



Circulação

O objetivo do capítulo é abordar os sistemas de distribuição de nutrientes nos organismos macroscópicos pela circulação nos vertebrados e invertebrados em seus componentes e suas características (coração, vasos, pressão arterial), comparando-os nos diferentes taxa.

3.1 Introdução

A circulação pode ser definida, de uma forma geral, como o fluxo ou a convecção de um fluido corporal (sangue) através de um sistema de vasos tubulares ou outras passagens que levam este fluido a todas as partes do corpo. Do ponto de vista funcional, a circulação é o fluxo do fluido impelido por pressão, que rapidamente transporta O_2 , CO_2 , nutrientes, resíduos orgânicos, hormônios, agentes do sistema imune, calor e outros elementos.

*Pelo deslocamento
macroscópico de matéria.*



O principal benefício da circulação é proporcionar o transporte rápido de grande volume de massa líquida, processo que denominamos de transporte por fluxo de massa. A difusão em soluções aquosas é relativamente lenta para transportar elementos a distâncias maiores que 1 mm. Portanto, apenas animais muito pequenos, como os 80% da fauna marinha, podem depender da difusão como seu único meio de transporte interno. O transporte **convectivo** é muito mais rápido do que a difusão e, por isso, animais com dimensões superiores a 1 mm geralmente dependem da circulação do sangue para que os elementos necessários ao metabolismo cheguem de um lugar ao outro do corpo a tempo de desempenhar sua função adequadamente.

O sistema circulatório também é importante na termorregulação, na locomoção e em comportamentos relacionados à agressão, à dominância e ao acasalamento. A pressão sanguínea pode ter uma função hidráulica (como esqueleto hidrostático) e participa na formação da urina e no enrijecimento de tecidos eréteis (durante o ato sexual, por exemplo).

O sistema circulatório é constituído por uma ou mais bombas e canais elásticos por onde o sangue flui. A bomba (ou coração) é circundada por músculos que, ao se contraírem, provocam uma redução de volume e impulsionam o fluido. A existência de válvulas na bomba e nos vasos garante que o sangue não seguirá em fluxo contrário, permitindo que grandes veias possam bombear o sangue de forma eficiente, até mesmo contra a força da gravidade, como acontece nas pernas. Os canais do sistema circulatório podem ser interrompidos ou não, caracterizando sistemas abertos ou fechados. Na **circulação fechada**, característica de vertebrados, cefalópodes, anelídeos e equinodermos, o sangue circula pelo corpo sempre dentro dos vasos sanguíneos e retorna ao coração para o bombeamento, constituindo um sistema de alta pressão. Na **circulação aberta**, característica de grande parte dos artrópodes, moluscos não cefalópodes e tunicados, os vasos são seccionados ou inexistentes e o sangue, também chamado de hemolinfa, flui em baixa pressão entre os tecidos antes de retornar para o(s) coração(ões), se existente(s).

3.2 Coração

Alguns animais possuem um coração bastante simples, com apenas **uma câmara**, praticamente um tubo ou saco muscular; outros possuem um coração mais desenvolvido, com **quatro câmaras** (os mamíferos, por exemplo). Há animais que não possuem coração, como os anelídeos, nos quais a circulação é baseada em contrações peristálticas dos vasos sanguíneos; e animais que possuem **corações auxiliares**, para ajudar o coração principal no bombeamento de sangue, como ocorre na base das antenas e asas dos insetos. O tecido muscular do coração é chamado **miocárdio**.

O coração humano, similar ao de outros mamíferos e aves, é bastante desenvolvido e um bom exemplo para estudo. Ele é constituído de dois átrios e dois ventrículos (átrio e ventrículo direito e átrio e ventrículo esquerdo). O sangue é bombeado do ventrículo esquerdo para a aorta, que se divide formando artérias responsáveis pelo transporte de sangue oxigenado para todo o corpo, exceto

para os pulmões. Das artérias, o sangue vai para os capilares e dos capilares para as veias. As veias confluem formando veias de maior calibre, que levam o sangue de volta ao coração, desembocando no átrio direito através da veia cava. Essa é a chamada **circulação sistêmica**. Do átrio direito o sangue passa para o ventrículo direito, que o bombeia para a artéria pulmonar. Essa artéria leva o sangue venoso aos pulmões, onde o sangue é oxigenado, retornando pelas veias pulmonares para o átrio esquerdo, constituindo a **circulação pulmonar**. O sangue passa do átrio esquerdo para o ventrículo esquerdo, retornando para a circulação sistêmica.

Há também a circulação portal, ou **sistema porta**, em que um órgão recebe o sangue venoso de outro órgão (dispostos em série). Um exemplo é o sistema porta hepático proveniente da circulação intestinal e esplênica e que constitui 75% do sangue que banha o fígado. Assim, os nutrientes absorvidos pelo sistema gastrointestinal são conduzidos diretamente para o fígado, capaz de lidar com toxinas presentes nos alimentos antes que elas entrem em contato com outros tecidos e de transformar os nutrientes para armazenamento, quando necessário. Também existem sistemas porta nos rins de peixes e no cérebro dos vertebrados.

3.3 Batimento cardíaco e débito cardíaco

O batimento cardíaco é composto de dois movimentos: **sístole** (contração) e **diástole** (relaxamento). A sístole atrial acontece durante a diástole ventricular. Quando o músculo cardíaco relaxa, os ventrículos se enchem de sangue. Durante a contração, uma parte do sangue é ejetada nas artérias. A contração ocorre em dois estágios: primeiro, os átrios esquerdo e direito se contraem. Após um retardo de 50 a 150 ms, os ventrículos esquerdo e direito começam a se contrair. A contração ventricular faz com que o sangue do ventrículo esquerdo seja ejetado para a aorta e o sangue do ventrículo direito para a artéria pulmonar. Após a ejeção ventricular, o coração relaxa e os ventrículos começam a se encher novamente. O mecanismo marca-passo que comanda esses batimentos é constituído por um nódulo sinoatrial dominante e outro nódulo

atrioventricular. O Feixe de Hiss e as Fibras de Purkinje garantem, junto com os sincícios, a rápida propagação dos comandos oriundos dos nódulos.

A frequência dos batimentos cardíacos é expressa pelo número de batimentos cardíacos por minuto. Para um homem adulto em repouso, a frequência de pulsação é de 70 batimentos/min. Durante o exercício, a pulsação aumenta até cerca de 3 vezes.

A frequência cardíaca é inversamente proporcional ao tamanho corpóreo. Um elefante de 3.000 kg tem uma taxa de pulsação no repouso de 25 batimentos por minuto, um musaranho de 3 g tem uma frequência de pulsação em repouso acima de 600 e o colibri de até 2 gramas em atividade de forrageamento, até 1.200 batimentos por minuto.

Um parâmetro importante para a boa irrigação sanguínea é o volume de sangue bombeado pelo coração por unidade de tempo, que recebe a denominação de **débito cardíaco**. Em aves e mamíferos, o termo **débito cardíaco** refere-se especificamente à saída de sangue do ventrículo esquerdo para a aorta. O débito cardíaco Q_c (mL/minuto) é o produto da frequência cardíaca f_c (batimentos/minuto) e do volume sistólico V_c , o volume sanguíneo bombeado em uma contração (mL/batimento):

$$Q_c = f_c \times V_c$$

3.4 Oxigenação do miocárdio

O miocárdio realiza trabalho muito vigoroso e, por isso, suas células dependem de um constante suprimento de oxigênio. Na maioria dos vertebrados, o miocárdio está em segundo lugar de prioridade no catabolismo anaeróbico e na exigência de O_2 , e o cérebro ocupa o primeiro lugar.

Em aves e mamíferos, o sangue que passa no lúmen ventricular não flui para as células do miocárdio, portanto essas células não podem ser oxigenadas dessa forma. Para isso, existe a chamada **circulação coronária** (Figura 3.2a). As artérias coronárias se ra-

mificam a partir da aorta, levando sangue oxigenado para as células do miocárdio; as veias coronárias recolhem o sangue venoso, levando-o diretamente para o átrio direito. Se uma dessas artérias é bloqueada, a parte do miocárdio “alimentada” por ela se deteriora rapidamente, devido à falta de O_2 . É por isso que a oclusão das artérias coronárias, ou infarto, é tão perigosa.

Nos peixes teleósteos, anfíbios e alguns répteis, o miocárdio é esponjoso e o sangue que passa pelo ventrículo flui pelos espaços do tecido esponjoso, levando O_2 para as células do miocárdio (Figura 3.2b). Esse sangue, porém, não é tão oxigenado como o da circulação coronária, que nesses animais é ausente ou pouco desenvolvida.

Em alguns peixes, como nos salmões, atuns e tubarões, assim como em alguns anfíbios e répteis, o miocárdio é formado por uma camada externa de células musculares compactas que circunda uma camada esponjosa (Figura 3.2c). Nesse caso, um sistema de vasos coronários fornece sangue oxigenado à camada muscular; a camada esponjosa pode conter ramificações dos vasos coronários ou receber O_2 diretamente do sangue luminal.

Um último tipo de sistema de oxigenação do miocárdio é encontrado no polvo. De acordo com pesquisas sobre o assunto, parte do sangue luminal passa por um sistema de capilares que o transporta pelo miocárdio; esse sangue é coletado por veias coronárias na superfície do coração (Figura 3.2d). O sangue recentemente oxigenado flui pelo lúmen do coração do polvo, permitindo que as células do miocárdio recebam um sangue rico em O_2 .

O tamanho do coração tende a acompanhar a massa corpórea. Nos mamíferos, o coração aumenta com o aumento do tamanho corpóreo, mantendo essa relação em pequenos e grandes animais. Em uma curva de regressão, fica em torno de 0,98, um valor muito próximo de 1,0, que corresponderia a uma proporção exata com relação à massa corpórea. (Figura 3.1). Nas aves, a proporcionalidade é menor, e as aves de tamanho maior tendem a ter corações menores. Enquanto um mamífero de 1 kg tem um coração com massa de aproximadamente 8,2 gramas, uma ave tem o coração com aproximadamente 5,2 gramas.

O cálculo da massa cardíaca pode ser obtido pela multiplicação da massa corporal pelo fator de multiplicação característico de cada classe, a saber: mamíferos = 0,59; aves = 0,82; répteis = 0,51; anfíbios = 0,46.

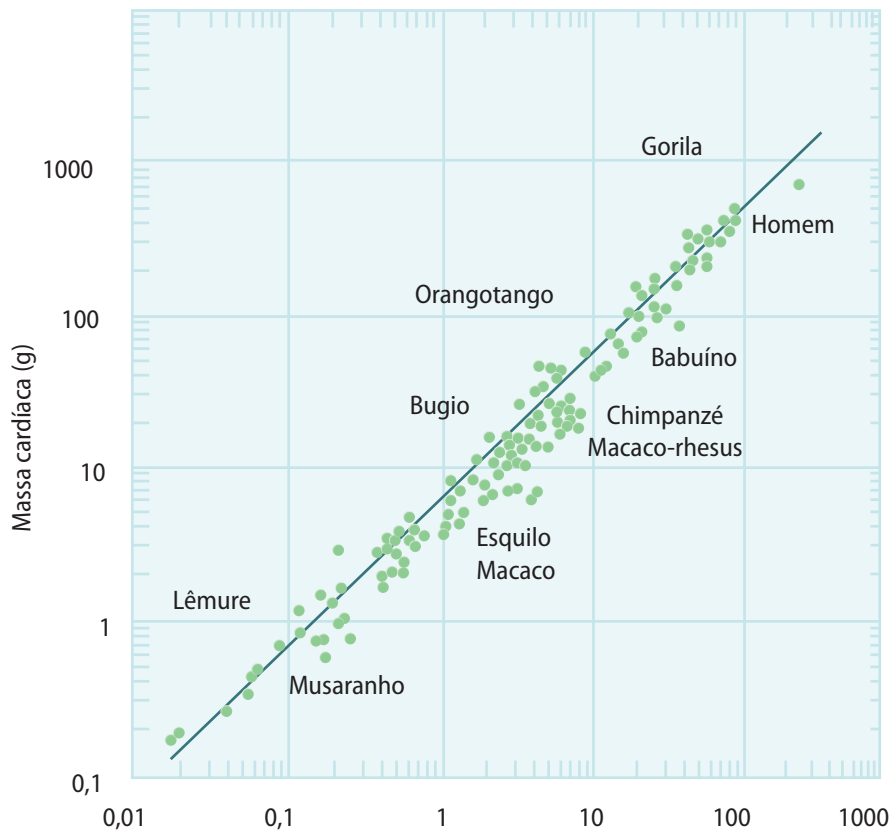


Figura 3.1 – O tamanho do coração de mamíferos em relação ao tamanho corpóreo corresponde a 0,6% da massa corporal em pequenos e grandes mamíferos. (Adaptado de: SCHMIDT-NIELSEN, 2002. p. 100).

3.5 Atividade eletroquímica e contração muscular

A contração rítmica do coração reflete a despolarização rítmica da membrana das células musculares cardíacas. As membranas das células musculares são polarizadas eletroquimicamente e então se despolarizam, possibilitando o início da contração. Em alguns animais, cada impulso eletroquímico para contração é originado nas células musculares; o coração desses animais é chamado **miogê-**

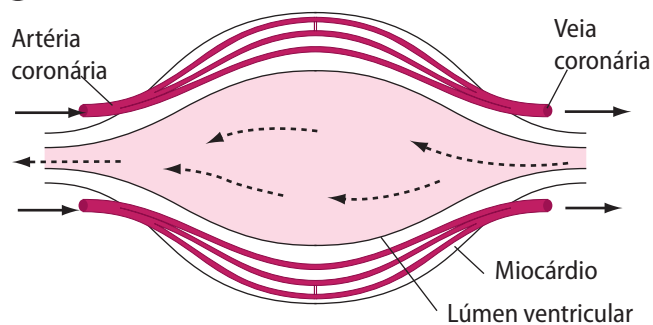
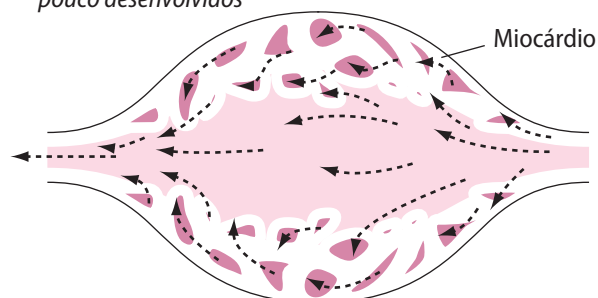
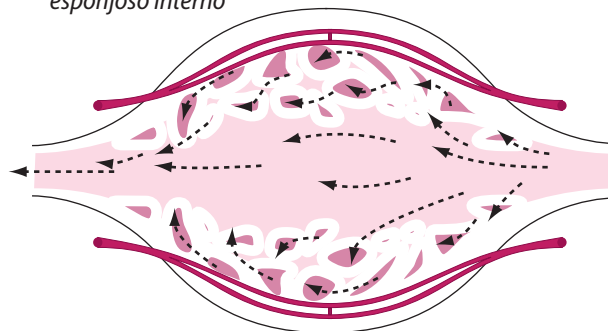
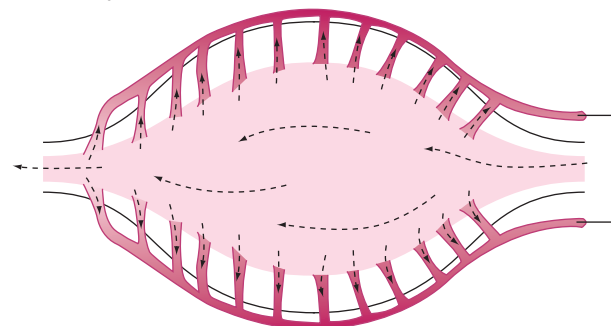
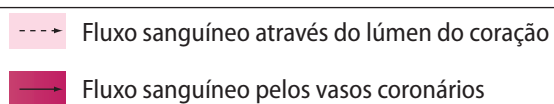
A *Miocárdio compacto com artérias e veias coronárias.***B** *Miocárdio esponjoso com vasos coronários ausentes ou pouco desenvolvidos***C** *Miocárdio composto por tecido compacto externo e tecido esponjoso interno***D** *Miocárdio de estrutura mista com fluxo sanguíneo do lúmen para veias coronárias.*

Figura 3.2 – Diferentes sistemas de suprimento de O_2 para o miocárdio. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).



nico (“origem no músculo”). O coração **neurogênico, típico da maioria dos invertebrados como os insetos**, é aquele onde o impulso para contração se origina nos neurônios. Em animais como a lagosta, o coração possui células nervosas dispostas em gânglios na superfície dorsal do coração, que originam as ondas de excitação para o batimento cardíaco.

Os corações dos vertebrados são miogênicos. Na maioria dos casos, eles são inervados, mas continuam a bater mesmo quando todas as conexões nervosas forem interrompidas.

As células do músculo cardíaco são eletricamente ligadas umas às outras através das junções abertas (*gap junctions*). Quando um potencial de ação surge em uma única célula muscular cardíaca, ele é propagado ao longo de toda a extensão daquela célula. Em um ponto de contato especializado com as células vizinhas, nos **discos intercalares** as correntes iônicas “pulam essas junções” e iniciam potenciais de ação nas células vizinhas. Como os potenciais de ação cardíacos se propagam de célula para célula através do tecido cardíaco, as células vizinhas se contraem em sincronia, como uma unidade, e da mesma forma, todas relaxam em sincronia. Portanto, o músculo cardíaco atua como um sincício funcional (literalmente, “atua como uma única célula”).

Os discos intercalares são as uniões entre as membranas de células adjacentes, com baixa resistência à passagem de corrente eletroquímica entre as células.

A maioria das células musculares cardíacas tem a propriedade de permanecer estáveis durante o potencial de membrana em repouso; essas células nunca formam potenciais de ação por si próprias. Entretanto, algumas células cardíacas especializadas têm a propriedade de se despolarizar espontaneamente em direção ao limiar para a formação de potenciais de ação. Quando isso acontece, resulta em um batimento cardíaco. Essas células que podem despolarizar espontaneamente são chamadas **células-marcapasso**. Apenas uma célula-marcapasso, aquela que atinge o limiar primeiramente, inicia o batimento cardíaco. Nas aves e nos mamíferos, as células-marcapasso que se despolarizam mais rapidamente estão localizadas no **nódulo sinoatrial** (SA), encontrado na parede do átrio direito.

Uma vez formado, o potencial de ação se propaga de célula para célula, através dos átrios esquerdo e direito, promovendo as suas

contrações. Os átrios e ventrículos são separados por uma camada de tecido conjuntivo, cujas células não geram nem propagam potencial de ação. O potencial de ação propaga-se para o ventrículo através do nódulo atrioventricular (AV) e do feixe AV (Feixe de Hiss mais Fibras de Purkinje), que proporcionam a única via de condução dos potenciais de ação dos átrios para os ventrículos, e o faz muito lentamente, causando um retardo de 50 a 150 ms para o potencial de ação atingir os ventrículos (Figura 3.3).

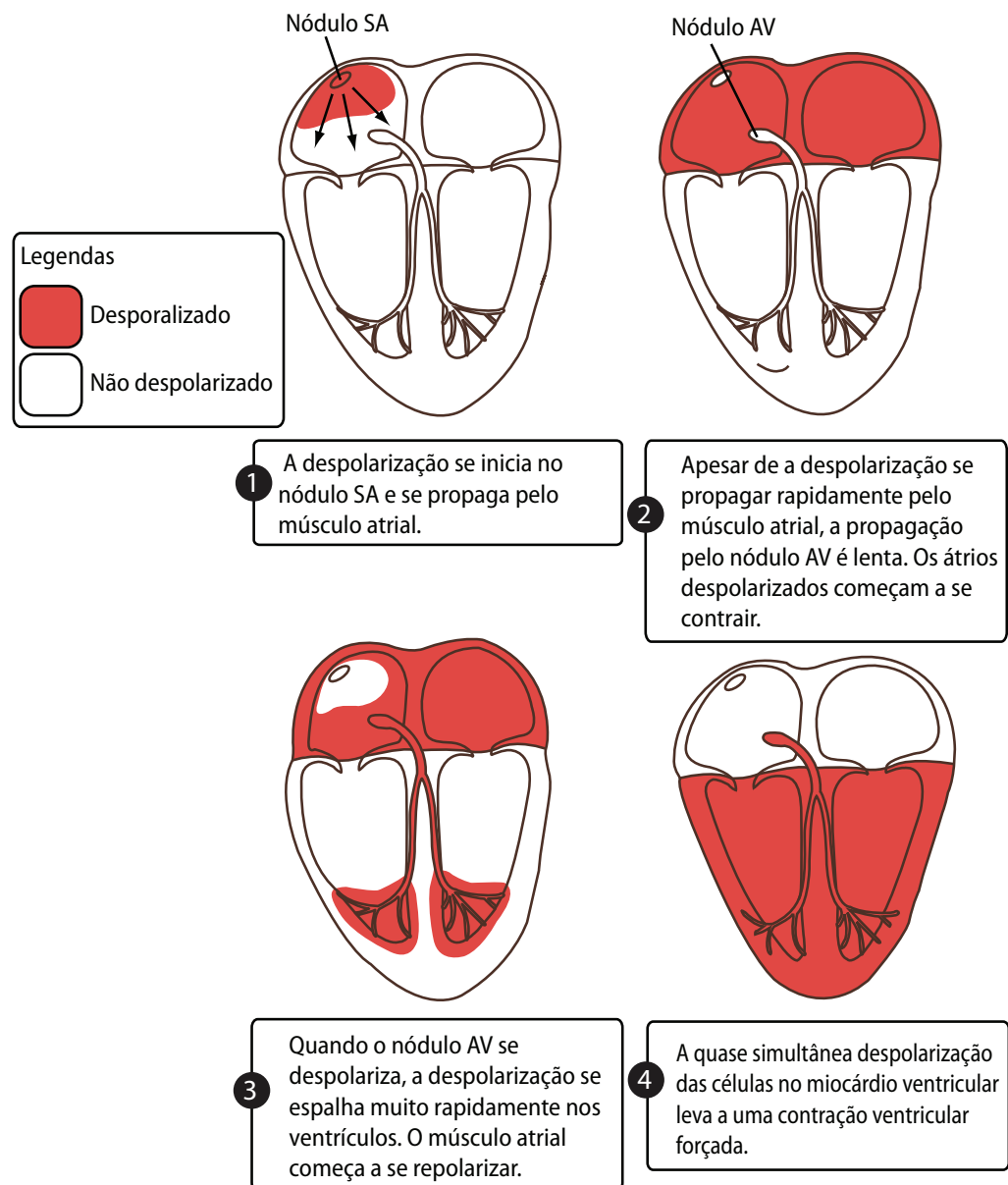


Figura 3.3 – A condução do potencial de ação no coração de um mamífero. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).

3.6 Regulação do coração e estímulos externos

O coração está sujeito ao controle hormonal, nervoso e intrínseco. Quando estamos assustados e o coração bate forte, os hormônios adrenalina e noradrenalina secretados pela medula da glândula adrenal são, em parte, responsáveis por essa estimulação do coração. Não há liberação de substância desaceleradora (acetilcolina) na circulação e, se houvesse, não afetaria o coração, pois o sangue possui uma substância que rapidamente hidrolisa a acetilcolina.

Praticamente todos os tipos de coração são inervados por neurônios que vêm do sistema nervoso central, chamados **neurônios regulatórios**. Alguns desses neurônios aumentam a atividade do coração, outros inibem. O coração dos mamíferos é inervado pela divisão simpática do sistema nervoso autônomo, que acelera os seus batimentos ou taquicardia, e pela divisão parassimpática, responsável pela inibição de seus batimentos ou bradicardia. Impulsos simpáticos nas células do miocárdio aumentam o débito cardíaco, enquanto que a ação de impulsos do parassimpático diminui o débito cardíaco. Quando há exercício, a estimulação simpática do coração é aumentada.

Outro fenômeno, denominado **Mecanismo de Frank-Starling**, explica o controle intrínseco do coração responsável, juntamente com a regulação do calibre dos vasos (ver adiante a Equação de Poiseuille) promovida pelas arteríolas, por cerca de 75% da descarga cardíaca.

A complacência do músculo cardíaco tende a aumentar o vigor da contração, ou seja, quanto mais o miocárdio for distendido durante o enchimento, maior será a força de contração e maior será a quantidade de sangue bombeada para a aorta.

3.7 Pressão sanguínea

A pressão sanguínea causada pelo coração ou pela atividade muscular é o principal fator que faz com que o sangue flua no sistema vascular. Ela é expressa em **kilopascais (kPa)** ou **milímetros de mercúrio (mmHg)**. A pressão sanguínea é medida pelo valor de pressão exercida pelo sangue que excede a pressão atmosférica. Se dizemos que a pressão sanguínea de um animal é de 75 mmHg, significa que a pressão nesse ponto do corpo do animal é

75 mmHg maior do que a pressão atmosférica do ambiente em que ele se encontra.

A pressão varia de acordo com o ciclo cardíaco. A pressão mais alta obtida durante a contração do coração é chamada **pressão sistólica**; a pressão mais baixa alcançada durante o relaxamento é chamada de **pressão diastólica**. Um adulto humano em repouso possui uma pressão sistólica de aproximadamente 120 mmHg (na aorta) e pressão diastólica de aproximadamente 75 mmHg. A Tabela 3.1 mostra os valores na pressão sanguínea e o débito cardíaco de diferentes espécies.

Tabela 3.1 – Pressão sistólica e diastólica e débito cardíaco em vertebrados – pressão sanguínea (mmHg)			
Espécies	Sistólica	Diastólica	Débito cardíaco (mL/kg.min)
Humano (macho jovem adulto) com 70 Kg	120	75	80-90
Golfinho	150	121	47-105
Cavalo	171	103	150
Esquilo	139	99	313
Rato de laboratório	130	91	209
Tartaruga	25	10	57
Iguana	48	37	58
Sapo	32	21	20-30
Truta	45	33	18-37
Bagre	40	30	11
Tubarão	30	24	25

(Fonte: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008. p. 624).

Além da pressão produzida pelo batimento cardíaco, alterações devido à pressão hidrostática também devem ser consideradas. A pressão hidrostática é aquela causada por uma coluna vertical de um fluido e que aumenta proporcionalmente ao aumento da altura dessa coluna. Como os vasos sanguíneos no corpo de um animal formam colunas verticais de fluido (sangue), essas alterações devem ser consideradas. Em uma coluna vertical de sangue, cada 13 cm de altura exerce aproximadamente 10 mmHg de pressão. Em pontos do corpo abaixo do coração, a pressão hidrostática se

soma à pressão cardíaca; por isso, quando uma pessoa está em pé, a pressão nas artérias das pernas é mais alta do que na aorta. Em pontos acima do coração, a pressão arterial diminui à medida que a altura aumenta (pois a coluna vertical de sangue sobre ela diminui); assim, nas artérias do pescoço e da cabeça a pressão diminui aproximadamente 10 mmHg para cada 13 cm percorridos acima do coração. Nas girafas, a pressão sanguínea medida na cabeça é de aproximadamente 100 mmHg (Figura 3.4). Como a cabeça se encontra a aproximadamente dois metros acima do coração, a pressão hidrostática gerada pela coluna de sangue na artéria carótida é de 155 mmHg. Nesse caso, a pressão sistólica deve ser de aproximadamente 255 mmHg. Sugere-se, porém, que o fluxo de sangue para a cabeça seja facilitado por um sistema de sifões. Já para as serpentes, a situação é inversa: como possuem a cabeça no mesmo nível do coração, não é necessário que haja alta pressão sanguínea para que o sangue chegue à cabeça, o que, associado à baixa taxa metabólica específica dos répteis, explica o fato de grande parte das serpentes possuírem pressão sanguínea mais baixa do que mamíferos.

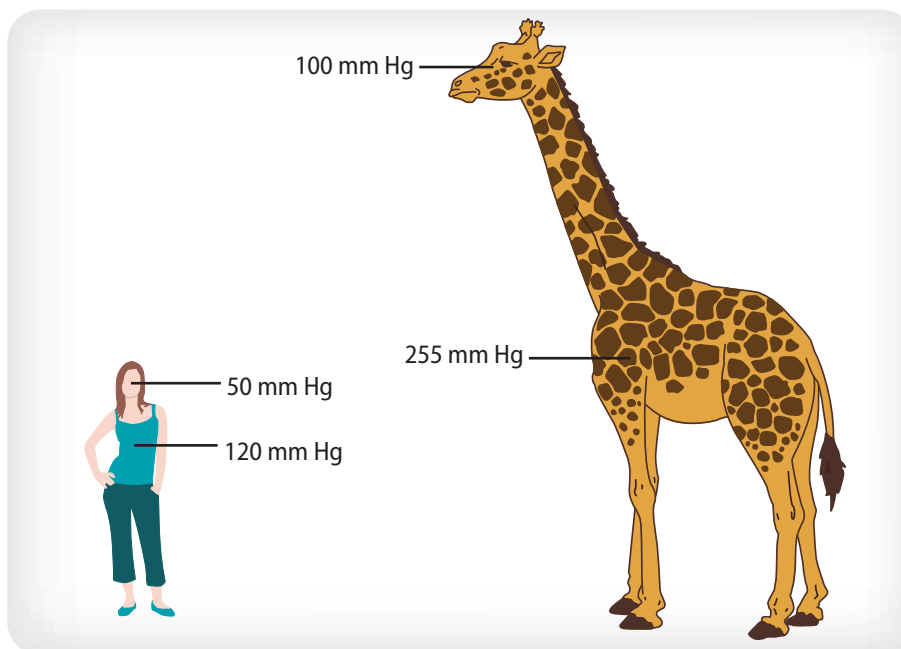


Figura 3.4 – A cabeça das girafas fica a aproximadamente 2 metros acima do nível do coração de forma que para o sangue chegar à cabeça é necessário uma alta pressão sanguínea. Se uma pessoa fosse submetida a tamanha pressão, isso poderia ser fatal. (Adaptado de: SCHMIDT-NIELSEN, 2002).

3.8 Fluxo sanguíneo

O sangue pode possuir três formas de energia que afetam o seu fluxo: 1) a pressão causada pelo batimento cardíaco – é uma forma de energia potencial, que pode produzir movimento; 2) a energia cinética do sangue – energia de movimento; 3) a energia potencial devido ao campo gravitacional da Terra. A soma dessas três formas de energia é chamada **energia total do fluido**. O fluxo sanguíneo sempre vai de onde a energia total do fluido é mais alta para onde esta energia é mais baixa.

Taxa de fluxo

Os fatores que determinam a taxa ou “velocidade” do fluido (mL/minuto), de um extremo a outro de um tubo, são: a pressão na entrada do tubo (P_i), a pressão na saída do tubo (P_f), o raio do lúmen do tubo (r), o comprimento do tubo (l) e a viscosidade do líquido (η). A fórmula que relaciona esses fatores é chamada de **Equação de Poiseuille**:

Taxa de fluxo = $(P_i - P_f) \cdot (\pi/8) \cdot (1/\eta) \cdot (r^4/l)$ e pode ser simplificada como:

$$Q = \Delta P \cdot \pi \cdot r^4 / 8 \cdot l \cdot \eta$$

Em que: ΔP é a diferença de pressão de entrada e saída no vaso.

De acordo com a Equação de Poiseuille, aumentando a diferença de pressão nas extremidades do tubo, aumenta-se a taxa de fluxo neste tubo. Aumentando-se a viscosidade, diminui-se a taxa de fluxo. Como a taxa de fluxo está diretamente relacionada com a *quarta* potência do raio do lúmen, esta taxa é extremamente sensível a mudanças no tamanho do vaso. Com a redução do raio do tubo pela metade, mantendo-se constantes a pressão e o comprimento do tubo, o fluxo será reduzido para $(1/2)^4$ ou 1/16.

A Equação de Poiseuille foi derivada para aplicação em líquidos simples como a água fluindo por tubos de parede rígida. O sangue não é um líquido simples, pois contém células em suspensão, e os vasos sanguíneos não possuem parede rígida. Ainda assim, a Equação

ção de Poiseuille é um ótimo modelo aproximado para entender como o sangue flui nos vasos sanguíneos. A partir dessa equação é possível entender como os músculos da parede dos vasos alteram a taxa de fluxo mudando o diâmetro (2 x raio) do vaso por contração ou dilatação.

Outra equação importante é

$$\text{Taxa de fluxo} = \Delta P/R$$

Em que: ΔP é a diferença na pressão entre os vasos de entrada do sistema vascular e os vasos de saída; R é a resistência ao fluxo, chamada de **resistência vascular**. Essa equação diz que o fluxo aumenta quando a diferença de pressão aumenta, mas o fluxo diminui quando a resistência vascular aumenta.

3.9 Circulação em aves e mamíferos

Aves e mamíferos possuem coração com quatro cavidades e sistemas circulatórios muito parecidos. Conforme a Figura 3.5d, o sangue com pouco O_2 que está retornando dos tecidos entra no lado direito do coração pelas grandes veias e é bombeado pelo ventrículo direito para os pulmões, onde o O_2 é capturado e o CO_2 é liberado. O sangue oxigenado nos pulmões, então, vai até o lado esquerdo do coração e é bombeado pelo ventrículo esquerdo para a aorta, que divide o fornecimento para todos os tecidos. Uma característica importante desse plano circulatório é que os pulmões estão “em série” (Figura 3.5b) com os tecidos sistêmicos, maximizando, assim, a eficiência de suprimento de O_2 em um circuito de alta pressão (circulação sistêmica separada da circulação pulmonar, de baixa pressão): todo o sangue bombeado do coração para os tecidos foi recentemente oxigenado, contendo níveis máximos de O_2 .

3.9.1 Vasos sanguíneos

Existem muitos tipos de vasos nos diversos sistemas circulatórios dos animais, mas os dos vertebrados são os mais conhecidos e são geralmente utilizados como modelo geral. Com exceção dos

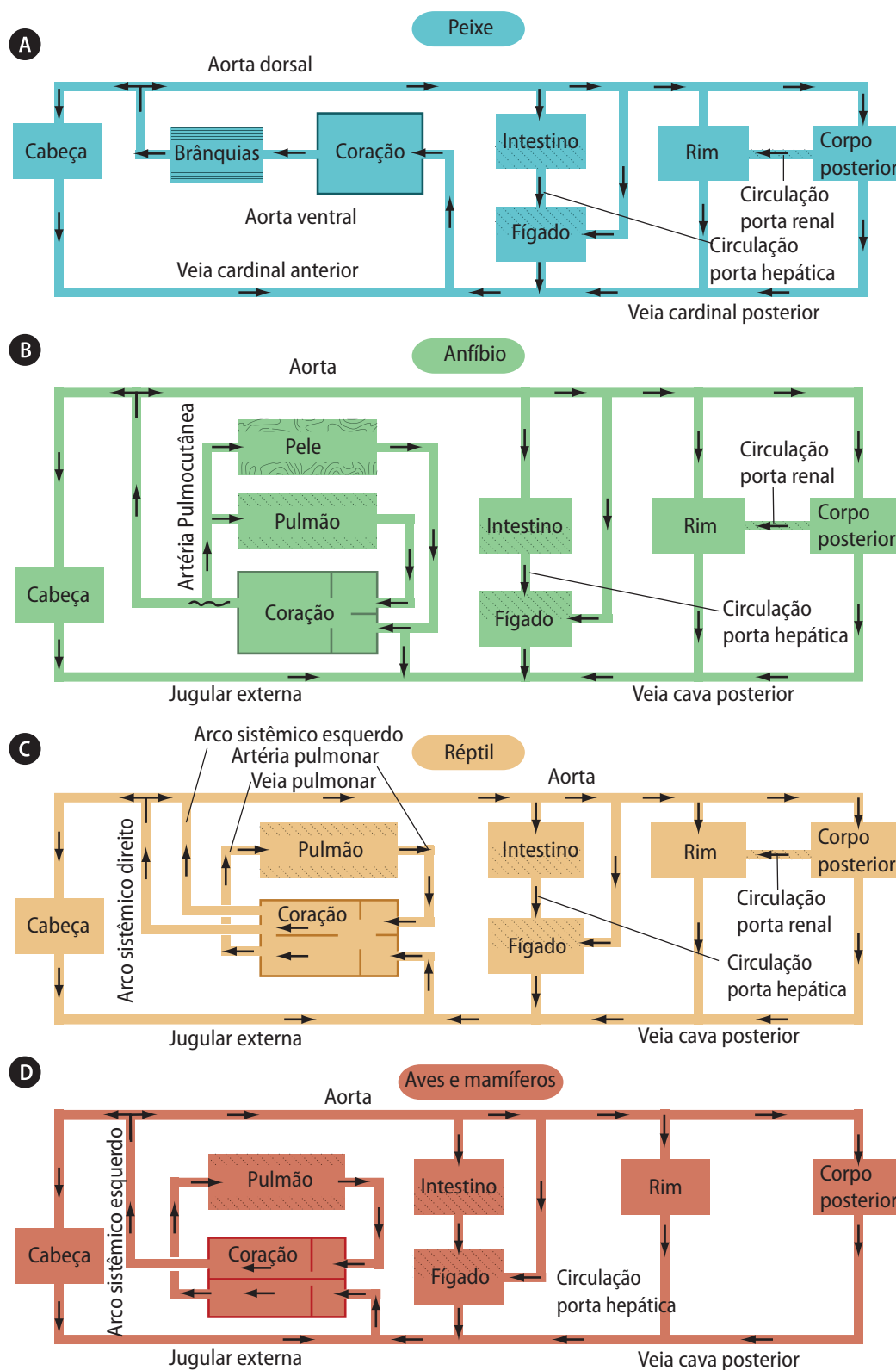


Figura 3.5 – Circulação em vertebrados. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).

capilares, todos os vasos são formados por três camadas (Figura 3.6): mais externamente, há a camada adventícia, contendo nervos e podendo apresentar também pequenos vasos responsáveis pela circulação na parede do vaso; no meio, há uma camada com musculatura lisa circular, inserida em uma matriz de elastina e fibras colágenas. Internamente, há uma camada de epitélio chamada de **endotélio vascular**. As células do endotélio são muitíssimo importantes: secretam substâncias no sangue – como óxido nítrico, prostaciclina e prostaglandina I_2 – que afetam na contração e no relaxamento da musculatura vascular, ajudando a controlar a coagulação. As células endoteliais por vezes sintetizam hormônios a partir de precursores existentes no sangue. Além disso, essas células podem degradar hormônios (finalizando sua ação) e têm participação na resposta imune.

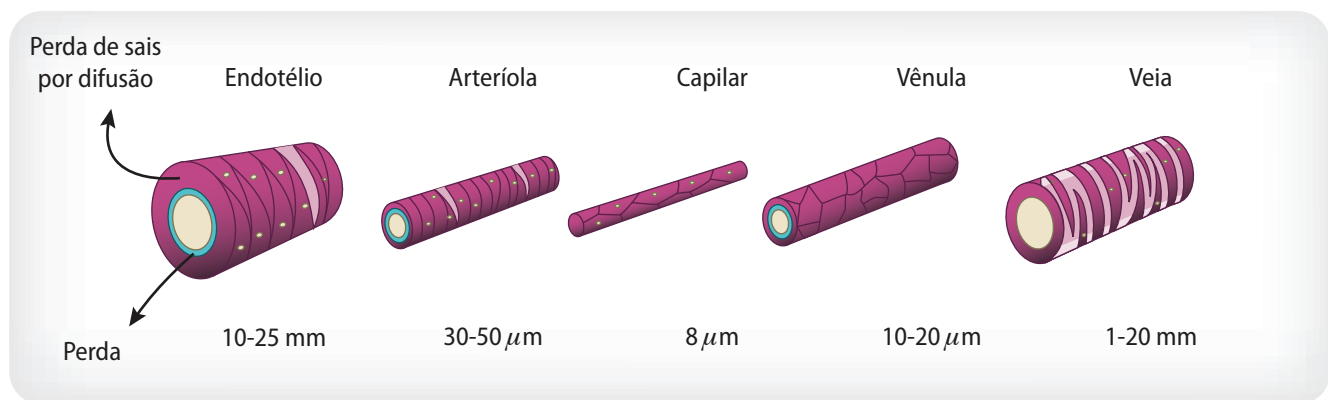


Figura 3.6 – Seção transversal dos vasos sanguíneos de vertebrados. Artéria (musculatura lisa + elastina + colágeno) / endotélio; arteriola; capilar; vênula; veia. (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).

Nessa estrutura geral, alguns tipos de vasos podem ser destacados. As **artérias elásticas** (por exemplo, artéria pulmonar, aorta e artérias dos membros) possuem paredes com grandes quantidades de elastina (seis vezes mais elástica que a borracha) na camada medial. Essas grandes artérias se expandem durante o esvaziamento ventricular e depois retornam ao seu tamanho inicial, convertendo o bombeamento intermitente do coração em um fluxo contínuo para os vasos mais distais. Essas artérias também possuem uma grande quantidade de colágeno, fibras mais resistentes que a elastina, que asseguram que os vasos não se distendam em excesso ao ponto de causar aneurisma ou rompimento.

As **artérias musculares** são menos importantes na suavização do fluxo, mas são inervadas pelo sistema autônomo e, por isso, podem contrair. Como exemplo, temos as artérias cerebrais e coronárias, menores do que as elásticas; elas possuem paredes espessas para prevenir que não cedam ou se dobrem. Em mamíferos aquáticos mergulhadores (cetáceos e pinípedes), essas artérias se contraem durante o mergulho para limitar o fornecimento de sangue para os membros e assegurar que o cérebro e o coração sejam bem oxigenados.

De todos os vasos, as **arteríolas** possuem as paredes mais espessas em relação ao raio do lúmen. As grandes arteríolas são ricamente inervadas por neurônios vasoconstritores, e as pequenas são pouco inervadas e possuem lúmen estreito. A queda na pressão aqui é maior do que em qualquer outro ponto do sistema circulatório, apresentando uma grande resistência ao fluxo. Mudando o diâmetro do lúmen, as arteríolas controlam o fluxo sanguíneo para órgãos e tecidos, mediado por vários sinais químicos e neurais. A contração total de uma arteríola terminal pode interromper o fluxo sanguíneo para toda uma região de capilares.

O mesentério de um cão de porte médio possui mais de 1 bilhão de capilares.

Os **capilares** são muito numerosos, possuem o menor diâmetro de todos os tipos de vasos (3-100 μm) e são geralmente muito curtos (250- 1.000 μm). Suas finas camadas que permitem a difusão de elementos para o interstício são formadas de uma única camada de endotélio achatado, que pode ser permeada por gases e metabólitos. O sangue passa pelos capilares em pulsos curtos e suaves e, devido a isso, somado à sua grande densidade e à grande área transversal, os capilares oferecem pouca resistência ao fluxo de massa. O tempo de passagem de uma célula vermelha por um capilar do músculo de mamífero é de aproximadamente 1-2 s, tempo suficiente para descarregar o oxigênio e apreender o dióxido de carbono. Lembramos que pela Equação de Fick, 1 segundo é o tempo necessário para o oxigênio percorrer cerca de 100 μ na ordem de distâncias intra e intercelulares.

Alguns tecidos como a pele e a mucosa de órgãos quimiossensoriais possuem vasos colaterais, com 20-130 μm de diâmetro, chamados **anastomoses arteriovenosas**. Eles permitem que o sangue passe diretamente das arteríolas para as vênulas, sem passar pela

rede de capilares. As anastomoses possuem uma rica inervação simpática e em muitos animais têm uma importante função na regulação do fluxo sanguíneo pela superfície do corpo como parte do processo de regulação de temperatura.

Vênulas e pequenas **veias** são mais numerosas do que arteríolas e artérias. Elas oferecem menor resistência ao fluxo e têm como função retornar o sangue ao coração (Lei de Frank-Starling). O sistema venoso também serve como um grande reservatório de sangue (4/5 do volume de sangue nos homens). Os vasos possuem paredes finas com pouca elastina que facilmente se distendem ou cedem, permitindo que o volume de sangue que contêm varie enormemente de acordo com o seu grau de vasoconstrição. Nos membros de vertebrados, as veias possuem pares de válvulas semilunares que previnem o fluxo em sentido contrário, e a contração dos músculos esqueléticos é bastante importante para a circulação nas veias: quando os músculos contraem, eles comprimem as veias daquela região e, por causa das válvulas que impedem o fluxo em sentido contrário, essa compressão faz o sangue mover-se em direção ao coração. Quando isso não acontece, ocorrem as varizes.

3.9.2 Trocas através das paredes dos capilares

No fim do século XIX e início do século XX, E. H. Starling e E. M. Landis produziram um modelo de troca de fluidos através das paredes de capilares. A pressão osmótica do plasma sanguíneo em grande parte dos mamíferos excede a pressão osmótica do fluido extracelular do tecido em aproximadamente 25 mmHg ao longo de todo o comprimento dos capilares. Essa diferença, chamada de pressão osmótica coloidal do plasma, acontece devido ao fato de o plasma ser mais rico em proteínas dissolvidas (que não conseguem passar livremente pelos capilares) do que fluido intersticial. Na extremidade arterial do capilar, a pressão sanguínea excede a do fluido intersticial em mais de 30 mmHg. Como a diferença de pressão hidrostática favorecendo a saída do capilar é maior do que a diferença de pressão que favorece a entrada, o fluido é forçado para fora dos capilares. À medida que o sangue passa pelos capilares, a pressão hidrostática (ou pressão sanguínea) diminui. Na extremidade venosa do capilar, a pressão hidrostática excede

a pressão do fluido intersticial em apenas 15 mmHg. Por isso, na extremidade venosa, a diferença de pressão que favorece a entrada de substâncias no capilar é maior do que a diferença de pressão que favorece a saída.

A **Hipótese de Starling-Landis** apregoa que o plasma sanguíneo perde volume nas porções iniciais dos capilares, mas ganha volume nas porções terminais. O efeito final é geralmente de perda de volume: fluidos do plasma sanguíneo tendem a ser transferidos para o fluido intersticial. O fluido adicionado ou excedente ao líquido intersticial (cerca de 10% do total) é captado pelo sistema linfático e acaba voltando para o sangue. O tecido incha (edema) caso esse fluido não seja captado. À função de recuperação do fluido excedente pelo sistema linfático foi adicionada a função imunológica corpuscular (leucocitária).

3.9.3 Circulação durante o exercício

Durante o exercício, o corpo de aves e mamíferos demanda que o sistema circulatório funcione com alta eficiência. Uma equação que permite o entendimento da distribuição de O_2 é

$$\text{Taxa de } O_2 \text{ distribuído} = \text{débito cardíaco} \times (\text{concentração de } O_2 \text{ arterial} - \text{concentração de } O_2 \text{ venoso})$$

Durante o exercício, é possível aumentar a quantidade de O_2 disponível aumentando a taxa de circulação sanguínea (aumentando o débito cardíaco) ou extraindo mais O_2 do sangue (diminuindo a concentração venosa de O_2). Aves e mamíferos utilizam ambas as estratégias simultaneamente. Em um homem normal, durante exercício intenso, o fluxo sanguíneo para os músculos pode aumentar de 1 para 20 litros por minuto, e o consumo de O_2 , de 0,05 para 3 litros (aumento de 60 vezes), elevando a extração de oxigênio nas hemácias nos músculos, de 25% para 80% ou 90%. Atletas de elite podem obter débito cardíaco máximo; alguns conseguem alcançar um débito cardíaco 6 ou 7 vezes maior do que aquele durante o repouso, enquanto em sedentários o débito alcança apenas 5 vezes.

Durante o voo, um pombo pode aumentar em até 10 vezes o consumo de oxigênio. Essa demanda é suprida principalmente

pelo aumento de até 5,8 vezes na frequência cardíaca, resultando em um fluxo sanguíneo 5,4 vezes maior. O aumento da demanda de oxigênio durante o exercício varia de espécie para espécie, como poderá ser observado quando a circulação de peixes for abordada.

Uma diminuição substancial na resistência total do sistema circulatório também ocorre durante o exercício. A vasodilatação nos músculos em exercício é a principal causa dessa diminuição na resistência. Uma das consequências da vasodilatação das artérias e arteríolas é o aumento da porcentagem de capilares abertos/carregando sangue. Treinos de resistência tendem a causar um aumento crônico do número de capilares por fibra muscular, um efeito que logicamente colabora com a alta demanda muscular de O_2 . Esse processo é auxiliado pelo aumento da densidade capilar, que ocorre em um prazo mais longo.

A resposta do sistema circulatório durante o exercício é altamente coordenada e adaptativa, pois distribui o débito cardíaco (aumentado) para os tecidos com maior demanda. Apesar dos músculos esqueléticos (em humanos) receberem aproximadamente 20% do débito cardíaco durante o repouso, 70 a 80% do débito cardíaco é destinado aos músculos esqueléticos durante o exercício vigoroso. Simultaneamente, o fluxo sanguíneo para intestinos, rins, fígado e músculos inativos é reduzido por vasoconstrição. O cérebro recebe praticamente sempre a mesma quantidade de sangue (aproximadamente 300 ml/min), independentemente do exercício, e isso se aplica para mamíferos mergulhadores e vertebrados em geral.

3.10 Circulação em peixes

A circulação nos peixes é bastante parecida com a dos outros vertebrados de circulação fechada (Figura 3.5a). O coração bombeia o sangue para a aorta ventral, que o distribui para os vasos aferentes das brânquias. O sangue passa pelas brânquias, onde ocorre grande queda da pressão devido à resistência dos capilares branquiais, e termina na aorta dorsal, que distribui o sangue para os diferentes tecidos sistêmicos. Após passar pelos capilares sistêmicos, o sangue retorna ao coração pelas veias. Assim como nas

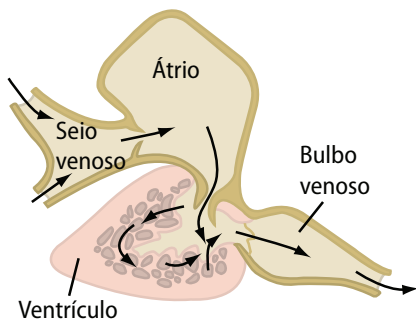


Figura 3.7 - O coração de um peixe teleosteo com o seio venoso, átrio, ventrículo e bulbo arterial dispostos em série. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).

Amniotas

Animais em que os embriões se desenvolvem dentro de uma membrana chamada amniótica.

aves e nos mamíferos, os órgãos respiratórios estão dispostos em série com os tecidos sistêmicos, assegurando um transporte de O_2 eficiente.

Existem dois aspectos no sistema circulatório de peixes que diferem das aves e dos mamíferos e podem caracterizar potenciais problemas: 1) o coração não está localizado entre a circulação do órgão de respiração e a circulação sistêmica. Então, quando o coração bombeia o sangue para a aorta ventral, deve haver pressão suficiente para passar pelos vasos das brânquias e pela vascularização sistêmica; 2) o miocárdio é oxigenado pelo sangue que passa pelo lúmen do coração do peixe (Figura 3.5b e Figura 3.5c), e esse sangue é relativamente desoxigenado, pois acabou de passar pelo circuito sistêmico.

O coração de peixes teleósteos (Figura 3.7) é formado por quatro câmaras dispostas em série: o **seio venoso**, onde as grandes veias são esvaziadas; o **átrio**; o **ventrículo**; o **bulbo arterial**, um espessamento da aorta ventral, precursora da aorta nos **amniotas**, que o segue e que possui musculatura cardíaca, contraindo em sequência com o ventrículo e ajudando a bombear o sangue. Ambos os corações possuem válvulas que evitam o fluxo reverso. Em elasmobrânquios (tubarões, quimeras e arraias) e peixes pulmonados, esta última câmara (bulbo) é chamada de cone arterial e é essencialmente rígida, pois possui uma cobertura de cartilagem.

Os peixes geralmente possuem débito cardíaco menor do que os mamíferos de massa corporal similar; por exemplo, as trutas, que possuem taxa metabólica específica igual à de humanos, e alguns peixes com taxa metabólica específica superiores, como os tunídeos, escombrídeos e xifídeos. Isso ocorre porque os peixes geralmente possuem baixa demanda de O_2 (cerca de 10 vezes menores do que os mamíferos) e conseguem satisfazer suas necessidades com baixas taxas de fluxo sanguíneo. Os peixes também mantêm uma baixa pressão arterial: os valores de pressão na aorta ventral ficam entre 20 e 90 mmHg. A pressão diminui ao passar pelas brânquias, e a pressão encontrada na aorta dorsal (que será responsável pela passagem do sangue no circuito sistêmico) é correspondente a 60% até 80% da pressão produzida pelo coração.

O tamanho e o desempenho do coração estão relacionados com o quão fisicamente ativo os peixes são. Espécies relativamente inativas e lentas tendem a ter corações pequenos e débito cardíaco baixo, enquanto espécies ativas tendem a ter corações grandes e alto débito cardíaco.

Durante o exercício, o consumo de oxigênio em uma truta aumenta 8 vezes em relação ao consumo durante o descanso. A alta demanda de oxigênio é suprida principalmente pelo aumento do volume sistólico (volume de sangue bombeado pelo coração) em pouco mais de três vezes e pelo aumento do fluxo sanguíneo (volume por unidade de tempo) em 2,24 vezes. Diferente do exemplo do pombo anteriormente citado, a frequência cardíaca aumenta em apenas 35%. É importante observar que nas trutas, durante o descanso, a extração de oxigênio do sangue representa 32%, mas durante o exercício pode chegar a 85%.

Em **peixes de respiração aérea facultativa**, como o poraquê, a circulação do órgão respiratório ocorre em paralelo com o circuito sistêmico e, por isso, o sangue oxigenado que deixa o órgão respirador se mistura com sangue venoso sistêmico. Esse arranjo diminui a eficiência do transporte de O_2 , mas provavelmente assegura a oxigenação do miocárdio.

Os **peixes pulmonados** possuem, além das brânquias, pulmões como órgãos respiratórios. As brânquias recebem parte do sangue que já passou pelos pulmões. Alguns arcos branquiais, porém, sofreram modificações e funcionam como vasos, permitindo o fluxo sanguíneo direto. O átrio do coração é dividido em duas câmaras, e o ventrículo é parcialmente dividido. O sangue proveniente dos pulmões retorna para o átrio esquerdo, e o sangue proveniente da circulação sistêmica vai para o átrio direito. A divisão parcial do ventrículo tende a manter as duas correntes sanguíneas separadas, e o sangue oxigenado flui para os arcos braquiais modificados, dirigindo sangue rico em O_2 parte para a cabeça, parte para a circulação sistêmica. O sangue menos oxigenado (que vem do lado direito do coração) flui através dos arcos branquiais, passando para a aorta e em parte para os pulmões.

As espécies de peixes pulmonados, muito abundantes no passado evolutivo (Período Devoniano, Era Paleozoica, há 400.10⁶

anos), hoje restringem-se basicamente em uma espécie sul-americana, a “nossa” piramboia (*Lepidosiren paradoxica*), uma espécie sul-africana (*Protopterus spp*) e uma australiana (*Neoceratodus spp*), remanescentes da época em que a “Gondwana” ainda existia 230.10⁶ anos atrás).

3.11 Circulação em anfíbios

O coração dos anfíbios modernos possui dois átrios completamente separados e há septo incipiente no ventrículo. O sangue oxigenado que vem dos pulmões entra no átrio esquerdo, e o sangue venoso sistêmico entra no átrio direito pelo seio venoso (Figura. 3.5b). O lúmen ventricular, porém, não é uma cavidade totalmente aberta, pois apresenta fios de miocárdio esponjoso cruzando o ventrículo, que escoam no cone arterial que contém uma válvula espiral. O cone também é dividido incompletamente por tecido, formando um desvio (válvula espiral), e os dois tipos de sangue tendem a não se misturar (somente 5% se misturam), de forma que o sangue oxigenado vai para a circulação geral e o sangue pobre em O₂ entra na circulação pulmonar. A artéria pulmonar envia ramificações para a pele (principal local de captura de oxigênio). Quando uma rã, por exemplo, está fora da água, trocas gasosas ocorrem nos pulmões e na pele. Quando está submersa, não ocorre troca de gases pelos pulmões, apenas pela pele.

3.12 Circulação em répteis

Em répteis não crocodilianos o ventrículo é dividido em três câmaras por intersecções musculares e um septo parcial. Apesar de os sangues arterial e venoso poderem se misturar no ventrículo, diversos estudos demonstram que existe certa separação e distribuição sanguínea, assim como nos anfíbios (ver a válvula em espiral). As artérias pulmonares recebem principalmente sangue desoxigenado. Os mecanismos de distribuição podem variar. Dois dos casos mais estudados são os lagartos da família *Varanidae* e as serpentes do gênero *Python*. Neles, uma intersecção muscular que

divide incompletamente o ventrículo em duas câmaras é pressionada tão fortemente contra a parede do coração durante a contração que cria um bloqueio anatômico para o fluxo sanguíneo, impedindo que passe de uma câmara para a outra. Portanto, apesar de as câmaras não serem separadas por um septo completo, elas são separadas temporariamente durante a sístole.

Nos répteis crocodilianos, o ventrículo é completamente dividido por um septo, assim como nas aves e nos mamíferos. Os crocodilianos possuem duas aortas, uma ligada ao ventrículo direito e outra ao esquerdo. As duas aortas estão ligadas entre si por uma abertura chamada **Forâmen de Panizza**. Estudos demonstram que o coração dos crocodilianos consegue desempenhar perfeitamente a distribuição de sangue desoxigenado para os pulmões e de sangue oxigenado para o circuito sistêmico (Figura 3.4c). Isso acontece porque o sangue venoso que está no ventrículo direito pode ser bombeado direto na artéria pulmonar, uma vez que a pressão interna ocasiona o fechamento das válvulas que interrompem a passagem para a aorta que sai do ventrículo direito (Figura 3.8).

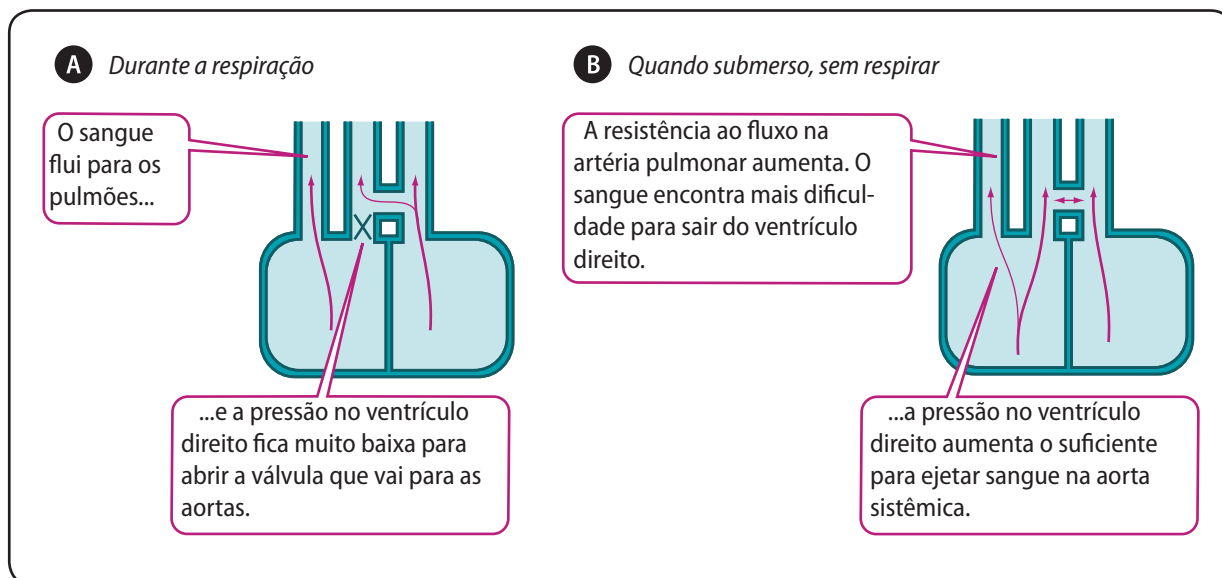


Figura 3.8 – Fluxo sanguíneo no coração de crocodilianos. Durante a respiração “normal”, o sangue flui para os pulmões e a pressão no ventrículo direito fica muito baixa para abrir a válvula que vai para as aortas. Quando submerso, a resistência ao fluxo na artéria pulmonar aumenta o reflexo de mergulho. O sangue não consegue sair do ventrículo direito com tanta facilidade, e a pressão no ventrículo direito também aumenta, fazendo com que a válvula que faz a separação do ventrículo esquerdo se abra; dessa forma, o fluxo no pulmão diminui, facilitando a administração do déficit de O_2 no sistema. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).

3.13 Invertebrados com sistema circulatório fechado

A circulação fechada ocorre em poucos invertebrados, destacando-se por isso os anelídeos e os moluscos cefalópodes. Os cefalópodes são, na sua origem embriológica, de circulação aberta, como os demais moluscos, mas os espaços celomáticos são tão reduzidos que são, em termos funcionais, considerados de circulação fechada.

3.13.1 Cefalópodes

As lulas e os polvos possuem um coração principal chamado **coração sistêmico** e dois corações ampulares acessórios mais fracos chamados de **corações branquiais**. O sangue vem das brânquias, entra no coração sistêmico e é bombeado em grandes artérias que fazem o transporte pela circulação sistêmica. Quando volta para a área próxima ao coração principal, o sangue é dividido em duas partes iguais e segue para as brânquias. Na base de cada brânquia fica um coração braquial, que bombeia sangue para os vasos branquiais, passando pelos capilares e depois para o coração sistêmico. Esse plano circulatório se assemelha ao de mamíferos, aves e alguns peixes que possuem os órgãos respiratórios e os tecidos sistêmicos em série. Além disso, as relações de pressão sanguínea e débito cardíaco, o rápido fluxo sanguíneo e a alta resistência do sistema também se assemelham mais às aves e aos mamíferos do que aos outros moluscos, se adaptando à alta atividade e à taxa metabólica específica deste grupo de moluscos, constituindo uma exceção à grande maioria dos moluscos (e invertebrados em geral), que possuem um sistema circulatório aberto.

3.13.2 Anelídeos

Nos anelídeos, o pigmento respiratório está dissolvido no plasma. A hemoglobina é o pigmento mais comum, mas alguns animais apresentam clorocruorina ou hemeritrina.

O sistema circulatório tem dois vasos longitudinais: um dorsal (onde o sangue corre em direção anterior) e um ventral (onde o

sangue corre em direção oposta). O cordão nervoso de algumas espécies possui vasos longitudinais adicionais, recebendo sangue oxigenado e garantindo o funcionamento ideal do órgão.

Os anelídeos não possuem um único coração, e sim diversos vasos com dilatações contráteis chamados vasos pulsáteis. Na minhoca gigante (*Glossoscolex giganteus*), o vaso sanguíneo dorsal contrai-se aproximadamente de 6 a 8 vezes por minuto, elevando a pressão sistólica a quase 20 mmHg. Essa contração é responsável pelo enchimento de cinco pares de corações laterais, que, por sua vez, contraem-se e fazem a pressão subir até 75 mmHg.

3.13.3 Equinodermos

Os equinodermos possuem três sistemas preenchidos por fluido: o sistema celômico, importante no transporte de nutrientes entre o trato digestivo e outras partes do corpo, o sangue ou sistema hemal e o sistema vascular aquífero (pés ambulacrários), responsável pela locomoção, trocas de gases e quimiorrecepção. O sistema hemal de alguns pepinos-do-mar apresenta hemoglobina, característica importante na otimização da respiração, pois esses animais vivem em ambientes lamacentos e deficientes em oxigênio. O papel do sistema hemal, porém, ainda não é bem entendido, pois a sua função de troca gasosa é pouco expressiva.

3.14 Invertebrados com sistema circulatório aberto

Os animais com sistema circulatório aberto geralmente possuem um coração central bem desenvolvido. O coração bombeia o sangue para uma rede de artérias, e as artérias podem levar a capilares. Porém, na circulação aberta o sangue deixa os pequenos vasos e flui por lacunas e seios também chamados espaços celomáticos. **Lacunas** são pequenos espaços entre as células do tecido, permitindo que o sangue fique bem próximo das células; funcionam como capilares, mas possuem forma irregular. Os **seios** são espaços maiores e caracterizam canais de passagem para o sangue. Nos animais de

circulação aberta, as lacunas e os seios podem ser delimitados por algum tipo de membrana. Todavia, a maior parte dos fisiologistas acredita que sejam cercados por células de tecido. Essa é uma observação importante, pois indica que o sangue banha essas células diretamente e não há distinção entre sangue, sempre contido em vasos, e fluido intersticial, como acontece nos vertebrados. Por esse motivo, alguns autores chamam o sangue de hemolinfa.

3.14.1 Crustáceos

Alguns crustáceos muito pequenos (o que representa a maioria da diversidade específica desse grupo de invertebrados) e sésseis não possuem coração e vasos sanguíneos. A circulação é feita exclusivamente por seios e lacunas, e a força propulsora é produzida por movimentos do corpo. Em outros crustáceos, o coração está presente, mas bombeia sangue para espaços vazios ao invés de artérias. Em outros existem artérias, mas elas terminam abruptamente após uma pequena distância a partir do coração.

Em crustáceos adultos, o coração possui uma única câmara e bate de forma neurogênica. Todos os vasos conectados ao coração são artérias, o que é típico dos crustáceos. O sangue entra no coração através de fendas chamadas óstios. Quando o coração contrai, os óstios estão fechados por tensão muscular, por ação das válvulas ou ambos. O coração fica suspenso por **ligamentos suspensórios** elásticos, e durante a contração esses ligamentos se esticam. Na diástole, a força ocasionada pela deformação elástica dos ligamentos expande o coração para o volume pré-sistólico. Essa é a força primária para o enchimento, pois como o coração estava esticado, a pressão do **seio pericardial** (cavidade onde está localizado o coração) é reduzida, e o sangue é sugado através dos óstios.

Em um crustáceo, o sangue sai das artérias e cai nas redes lacunares banhando as células dos tecidos. Por fim, o sangue é drenado em seios localizados ventralmente e ao longo do animal (Figura 3.9). O sangue segue para as brânquias e ao sair delas é conduzido diretamente para o seio pericardial. Assim, as brânquias estão localizadas em série em relação ao resto da circulação, e o coração dos crustáceos é suprido diretamente com sangue oxigenado,

que depois é bombeado para os tecidos; diferentemente dos peixes, onde o coração recebe sangue desoxigenado que é bombeado para as brânquias e depois para os tecidos, com uma pressão relativamente elevada para invertebrados.

A o coração e as principais artérias

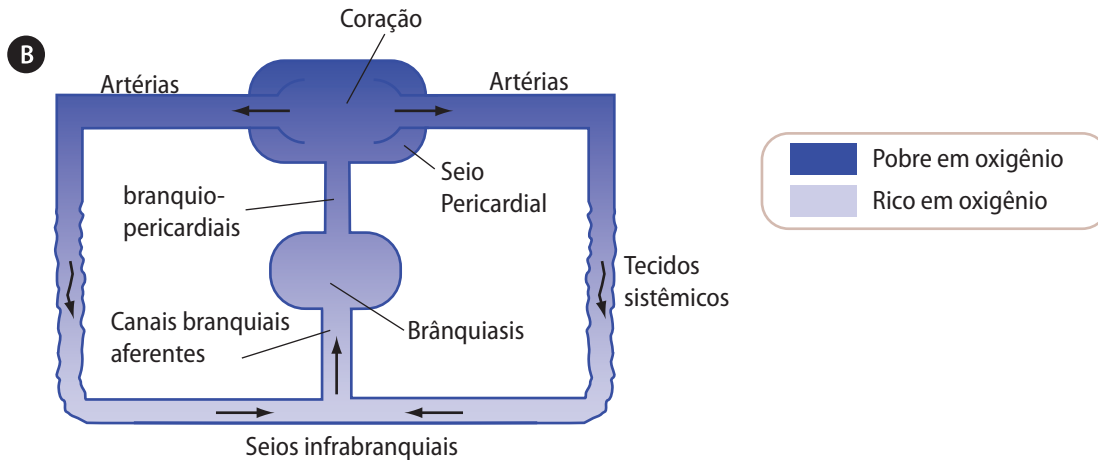
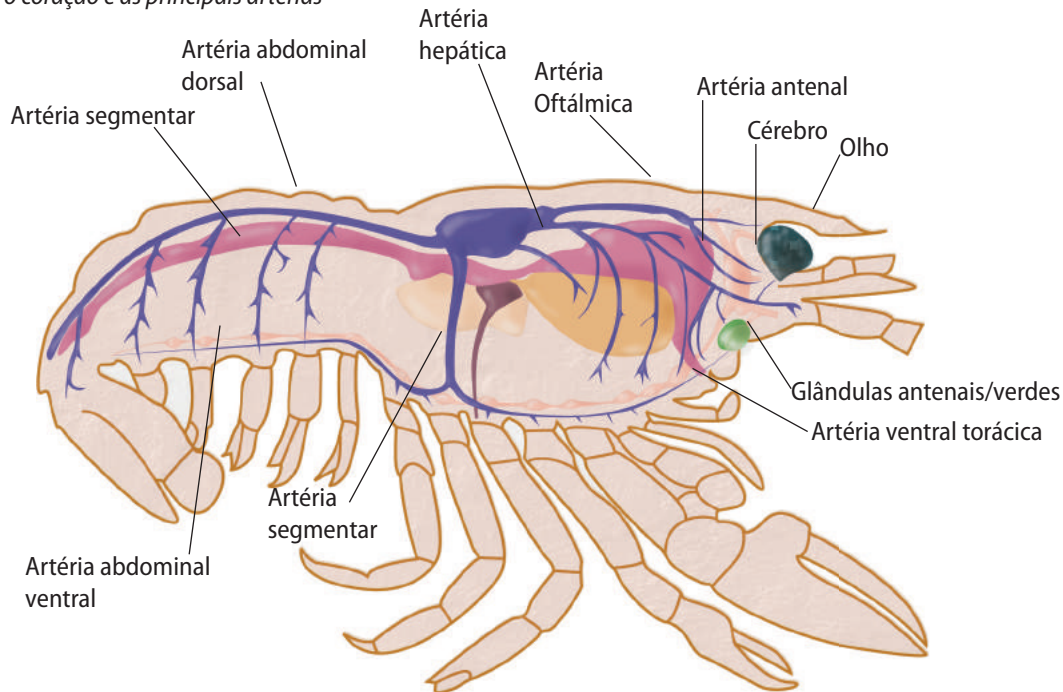


Figura 3.9 – Circulação na lagosta: (A) o coração e as principais artérias; (B) plano circulatório com o coração, artérias, tecidos sistêmicos, seios infrabranquiais, brânquias, seio pericardial, veias branquiopericardiais e canais branquiais aferentes. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).

É importante lembrar que a presença de um pigmento respiratório aumenta a capacidade de captura de oxigênio no sangue,

reduzindo o volume sanguíneo que deve ser bombeado para fornecer oxigênio para os tecidos. Os caranguejos apresentam amplas variações de hemocianina no sangue entre as espécies existentes. Devido à hemocianina o sangue fica azul quando oxigenado e transparente quando desoxigenado. Apesar de possuírem pigmento respiratório, os crustáceos possuem, em geral, uma baixa capacidade de transportar oxigênio se comparados a animais de circulação fechada, como os vertebrados. As lagostas e os caranguejos transportam menos O_2 por unidade de volume de sangue do que um peixe. Por isso, necessitam de um fluxo sanguíneo mais rápido. Como já afirmado anteriormente, os sistemas abertos caracterizam-se por serem sistemas de “baixa pressão”, com diferenças de pressão relativamente pequenas ao longo do circuito circulatório, o que nos leva a concluir que o fluxo sanguíneo seja lento.

3.14.2 Moluscos não cefalópodes

O sangue de muitos moluscos contém hemocianina, e algumas espécies contêm hemoglobina. Seu coração está sob a influência de neurosecreções (acetilcolina e serotonina), que modificam seu batimento (inibição e excitação, respectivamente).

Nos moluscos gastrópodes, o movimento ativo do pé está baseado no uso do sangue como fluido hidráulico (aproximadamente 27% do débito cardíaco).

Apesar de apresentarem sistema circulatório aberto, estudos sugerem que o sangue seja distribuído pelo tecido de acordo com o seu consumo de oxigênio, e não proporcionalmente à massa.

3.14.3 Insetos

Em geral, os insetos possuem um vaso sanguíneo pulsátil principal ou coração tubular, localizado dorsalmente. A parte posterior desse vaso possui aberturas para entrada de sangue (por sucção) e funciona como um coração. A parte anterior do vaso é contrátil e bombeia o sangue na direção anterior. O vaso sanguíneo dorsal ramifica-se e termina na cabeça, onde o sangue se espalha para os tecidos (Figura 3.10). À semelhança dos crustáceos decápodes, esse coração tubular também está associado a ligamentos junto

ao exoesqueleto, que transmitem oscilações decorrentes do movimento das asas para auxiliar sua contração.

Muitos insetos apresentam membranas longitudinais que dão direção ao sangue que flui entre os tecidos. O sangue tem a função de levar nutrientes, metabólitos e hormônios para as diferentes partes do corpo e não possui função respiratória, dependendo do sistema traqueal. Além disso, é importante na dissipação do calor.

Alguns insetos apresentam corações acessórios, principalmente para auxiliar a circulação nos apêndices, como na base das antenas e dos membros alares. Esses corações são independentes do coração dorsal e podem inclusive bater em ritmos diferentes ou parar enquanto os outros trabalham.

3.14.4 Aracnídeos

O sistema circulatório dos aracnídeos é semelhante ao dos insetos, mas tem uma participação maior na respiração, com órgãos respiratórios perfundidos por sangue, que pode conter hemocianina.

Apesar de apresentarem um vaso principal (coração) dorsal, as aranhas possuem artérias que levam sangue às pernas, fazendo o sangue funcionar como fluido hidrostático, uma vez que não há músculos extensores nos membros. Nas aranhas saltadoras, a pressão pode chegar a 400 mmHg.

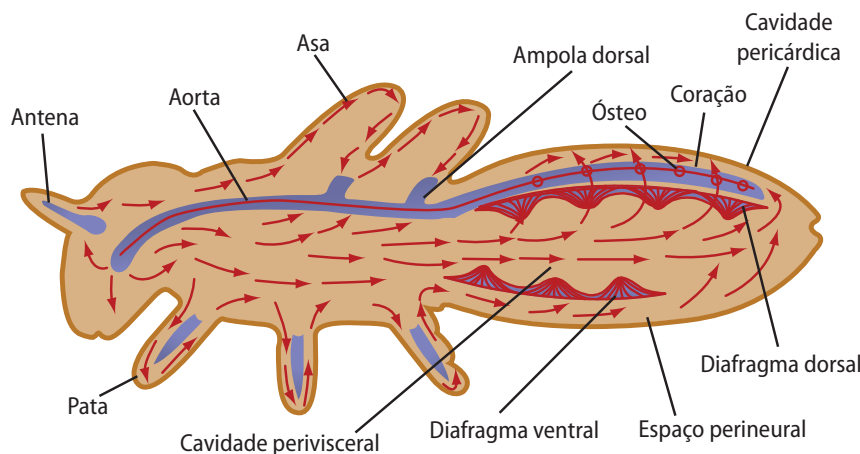


Figura 3.10 – Sistema circulatório de um inseto. As setas indicam a direção do fluxo sanguíneo. (Adaptado de: <<http://www.britannica.com>>).

3.14 Coagulação sanguínea

Em humanos “fatores de coagulação” numerados de I a XIII, onde ocorre uma amplificação enzimática progressiva, evitam que ocorra uma “coagulação espontânea” em todo o sistema vascular.

Os mecanismos para evitar a perda de sangue são essenciais para a vida de um animal. Nos vertebrados, os vasos de menor calibre se contraem para diminuir o fluxo, enquanto um coágulo é formado para evitar a perda de sangue intensa. O **coágulo** é formado pela proteína fibrina, a partir do fibrinogênio (fator I) presente no plasma através de um processo em cascata acionado por uma injúria externa ou interna (ferimentos ou trombos, respectivamente), a partir da liberação de tromboplastina de plaquetas sanguíneas (fator III), com a catálise do cálcio (fator IV), que promove a transformação da protrombina (fator II) em trombina. Nos invertebrados, a contração dos (poucos) vasos é ineficiente, uma vez que a maior parte do sangue corre “livremente”. Porém, os invertebrados têm a capacidade de aglutinar os corpúsculos sanguíneos, formando uma rede celular que ajuda a conter o ferimento. Além disso, através da contração muscular da parede do corpo o fechamento do ferimento é facilitado.

Alguns invertebrados possuem reações de coagulação, como os crustáceos, porém estas são completamente diferentes da coagulação dos vertebrados. As informações sobre o assunto ainda são um tanto incompletas.

Resumo

A circulação é o fluxo de sangue (cujas viscosidade é variada) através de um sistema de vasos por uma bomba propulsora. Os vasos possuem válvulas para impedir o refluxo, quase sempre contendo pigmentos que auxiliam no transporte dos gases, e em um sistema regulador de seu próprio funcionamento e da hemostasia (coagulação). O débito cardíaco depende da frequência cardíaca e do volume de sangue bombeado. Em alguns organismos, o miocárdio é esponjoso e o sangue flui através dos espaços esponjosos, suprindo o coração de O_2 . Em outros organismos (mamíferos, por exemplo), o miocárdio é compacto e recebe O_2 através dos vasos coronários. Um coração é miogênico se o impulso cardíaco

inicial necessário para originar um batimento cardíaco é gerado em células musculares. Se este impulso for originado em neurônios, o coração é neurogênico. Os vertebrados possuem corações miogênicos. A frequência e a força de contração são reguladas por vias nervosas, endócrinas e controles intrínsecos. A maior parte da regulação do fluxo (cerca de 75%) é determinado pelo retorno venoso (Lei de Starling).

Todos os vertebrados possuem sistema circulatório fechado, isto é, o sangue sempre flui dentro dos vasos sanguíneos. Os circuitos pulmonares e sistêmicos estão conectados em série. O ventrículo esquerdo promove altas pressões para forçar a passagem do sangue pelo circuito sistêmico de alta resistência. O ventrículo direito não precisa promover uma pressão tão alta para impulsionar o sangue através do circuito pulmonar de baixa resistência. Os capilares caracterizam o local principal de trocas entre o sangue e os tecidos sistêmicos, pois são densamente distribuídos e suas paredes consistem de apenas uma camada de células endoteliais. À medida que o sangue flui pelo sistema de capilares, a pressão sanguínea tende a forçar o fluido através das paredes dos capilares por filtração. Durante o exercício, o débito cardíaco é otimizado pelo aumento da frequência cardíaca e do volume de sangue bombeado.

Na maioria dos peixes, o coração bombeia sangue para as brânquias e, em seguida, o sangue passa pelo circuito sistêmico. As brânquias e o circuito sistêmico estão localizados em série. Os peixes pulmonados possuem uma circulação central modificada em que o sangue que vem dos pulmões entra no lado esquerdo do átrio. O átrio do coração é dividido em duas câmaras e o ventrículo é parcialmente dividido. Assim como nos anfíbios, sangues oxigenados e desoxigenados são mantidos relativamente separados e são bombeados seletivamente para os pulmões ou para o circuito sistêmico.

O coração dos anfíbios modernos possui dois átrios completamente separados e não há septo no ventrículo. Já nos répteis não crocodilianos o ventrículo é dividido em três câmaras por intersecções musculares e um septo parcial. Nos répteis crocodilianos o ventrículo é completamente dividido por um septo, separando o sangue desoxigenado para os pulmões e o sangue oxigenado para o circuito sistêmico.

A maior parte dos invertebrados possui sistema circulatório aberto no qual os vasos terminam em um ponto e o sangue flui por sistemas de lacunas e seios, onde entra em contato direto com as células dos tecidos. Animais com sistema circulatório aberto tipicamente possuem um coração e podem apresentar sistemas de vasos sanguíneos, incluindo capilares; em um ponto final, porém, o sangue deixa esses vasos. Sistemas circulatórios abertos são caracterizados por pequenas mudanças na pressão sanguínea e baixa resistência, em que a taxa de fluxo pode oscilar devido às pequenas variações na pressão.

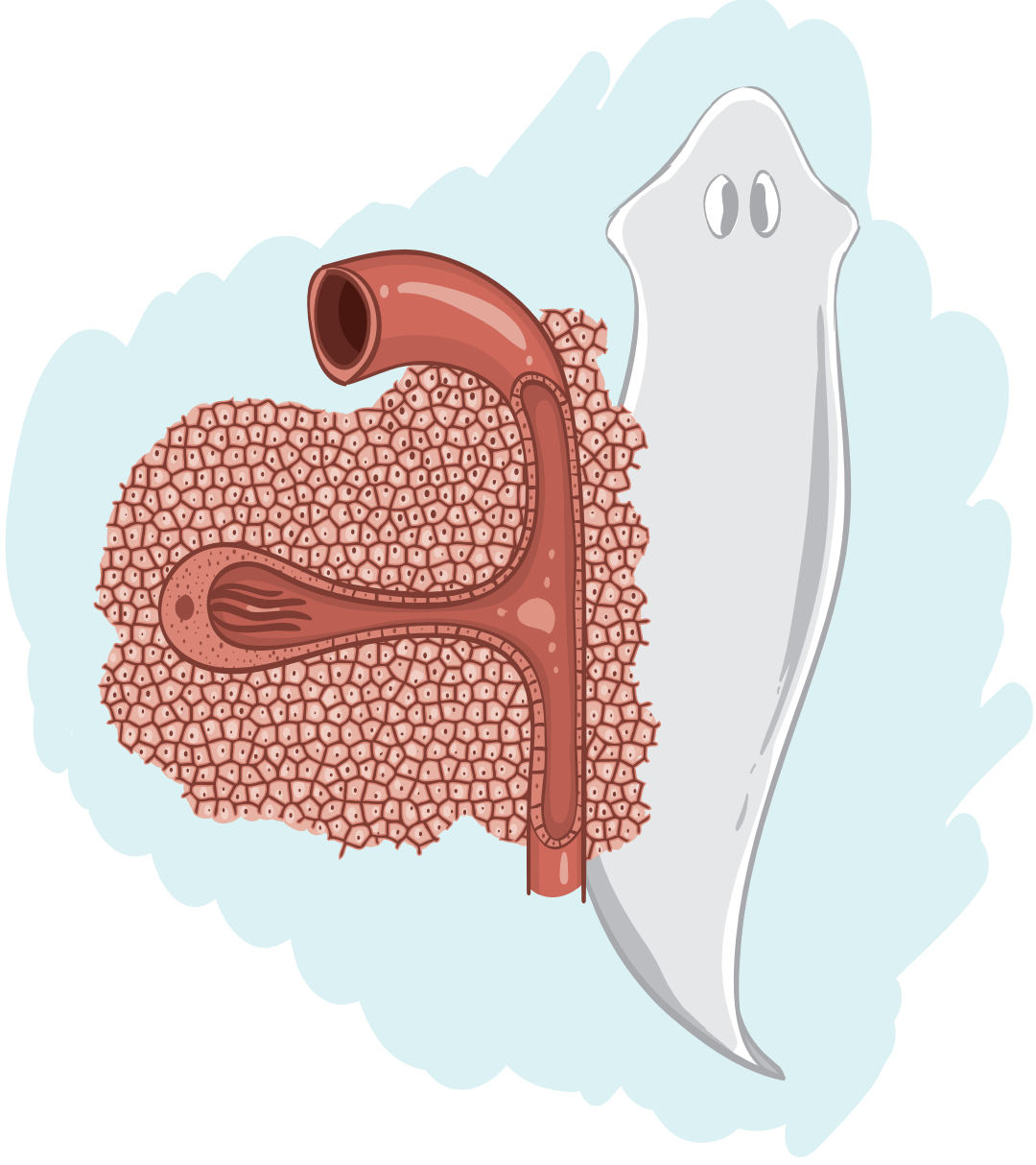
Referências

HILL, R. W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M. A. **Animal physiology**. 2. ed. Sinauer Associates, 2008.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal**: adaptação e meio ambiente. 5. ed. São Paulo: Santos Ed., 2002.

WILLMER, P.; STONE, G.; JOHNSTON, I. **Environmental physiology of animals**. 2. ed. Wiley-Blackwell, 2004.

CAPÍTULO 4



Excreção e osmorregulação

O objetivo deste Capítulo é mostrar a importância da adequação dos mecanismos excretores, osmorreguladores e de preservação hídrica para a manutenção dos fluidos corporais, assim como as estruturas e os mecanismos fisiológicos envolvidos nos processos de adaptação aos ambientes terrestres e aquáticos salinos e dulcícolas.

4.1 Introdução

Parece não haver dúvidas de que as primeiras formas de vida surgiram em ambiente marinho, a partir de registros fósseis dos estromatólitos, concreções fossilizadas de produtos de excreção de algas cianofíceas, com cerca de 3,8 bilhões de anos, junto ao continente australiano.

Manter um balanço de água e solutos, ou seja, equilíbrio hídrico e ionorregulatório (ver item 4.2.2) razoavelmente constante é um desafio homeostático para a maioria dos animais. Tanto em **água doce** quanto na **água do mar**, e nos variados **ambientes terrestres**, diferentes desafios são impostos, e os animais evoluíram diferentes estratégias para lidar com problemas de perda ou ganho de água e solutos com o ambiente. Na água encontramos diversas substâncias dissolvidas, de sais e gases a compostos orgânicos e, cada vez mais na atualidade, os contaminantes. **A água marinha** contém 3,5% de sal, com pouca variação da salinidade entre as diferentes regiões do planeta. A água doce, por outro lado, além de possuir uma concentração muito pequena de sal, apresenta uma variabilidade muito grande de solutos nos diferentes *habitats*. A incorporação de grandes quantidades de sais de cálcio à água a torna dura, em oposição à água denominada mole, por possuir pouco material calcáreo incorporado. Quando a água incorpora dióxido de carbono atmosférico, ou dióxido de enxofre ou óxidos nitrosos resultantes da combustão de combustíveis fósseis, a consequência pode ser a elevação da acidez (e redução do pH), fato observado nas chuvas ácidas. Essa redução impacta de forma expressiva a vida no pla-

Além dos íons cloreto e sódio, as águas marinhas contêm enxofre, cálcio e magnésio em quantidades apreciáveis.

neta. A água salobra surge nas desembocaduras de rios em águas litorâneas, onde ocorre mistura das águas e a salinidade é muito variável. Assume-se a água como salobra quando ela apresenta a salinidade entre 3,0 e 0,05%! Apesar de representar menos de 1% da superfície terrestre, as águas salobras se caracterizam como um habitat importante, representando, também, uma barreira osmótica entre o ambiente marinho e de água doce, como veremos ao longo deste Capítulo. Se a regulação da osmolaridade é um grande desafio no ambiente aquático, no ambiente terrestre a dessecação é um importante fator a ser controlado, pois podem ocorrer perdas consideráveis de água por evaporação e eliminação de excretas. Na verdade, muitos animais chamados de terrestres são surpreendentemente dependentes de um ambiente úmido para sobreviverem.

4.2 Fluidos corporais e osmorregulação

4.2.1 A importância dos fluidos corporais nos animais

Por que relevamos os fluidos corporais? Como são constituídos e onde são encontrados?

Dois tipos principais de fluidos corporais são encontrados nos animais: os fluidos intracelulares (dentro das células) e os fluidos extracelulares (fora das células). Os fluidos extracelulares podem ser divididos em fluidos intersticiais (entre células nos tecidos em geral) e o plasma sanguíneo ou hemolínfico (porção do sangue sem as células sanguíneas). Cada fluido corporal é uma solução aquosa na qual diversas substâncias estão dissolvidas: íons inorgânicos como Na^+ , Cl^- , K^+ e compostos orgânicos, como as proteínas.

Há uma grande abundância dos fluidos corporais, que ultrapassam metade do peso corporal dos animais (60% em humanos adultos), onde a maior parte das células, estruturas subcelulares, proteínas e outras moléculas no corpo são banhadas ou imersas. Os fluidos corporais constituem o ambiente intermediário entre as células e as moléculas, e as suas composições afetam direta ou indiretamente as funções dos organismos. Tanto isso é verdadeiro que, implícito na afirmação de estabilidade do meio interno, no conceito de **homeostasia**, está a conservação das propriedades dos fluidos corporais.

- **Homeostase**
- Homeostase ou homeostasia
- é a propriedade de um
- sistema aberto dos seres
- vivos de regular o seu
- ambiente interno para
- manter uma condição
- estável, mediante múltiplos
- ajustes de equilíbrio
- dinâmico controlados por
- mecanismos de regulação
- inter-relacionados.

A concentração de íons inorgânicos, também chamados de sais ou eletrólitos, é de vital importância nos fluidos corporais por diversas razões; entre elas, a de afetarem a conformação de enzimas e outras proteínas fundamentais para a manutenção de estruturas e funções celulares, a de manterem gradientes elétricos através das membranas e a de atuarem na transmissão do impulso nervoso e na excitação muscular, entre outras funções.

O conteúdo de água nos fluidos corporais também é de grande importância, pois a água é a matriz onde os íons estão dissolvidos. A água também influencia a concentração dos íons, os volumes de células e tecidos, e determina a pressão hidrostática do corpo.

Os animais desenvolveram mecanismos de controle específicos para regular a composição de seus fluidos corporais em relação a cada ambiente externo em que vivem. Animais de água doce precisam manter a concentração de seus fluidos corporais maior do que a do ambiente ao seu redor, enquanto animais de água salgada mantêm fluidos com concentrações semelhantes ou inferiores ($1/3$ a $1/4$) à água do mar. Independente da diferença entre os fluidos corporais e o ambiente externo ser dramática ou pequena, sempre existe um mecanismo de manutenção ativa dessas diferenças, o que sugere que os efeitos dos sais e da água no funcionamento de proteínas e outras propriedades são suficientemente importantes para garantir uma regulação minuciosa da composição dos fluidos corporais ao longo da evolução animal.

4.2.2 A relação entre os fluidos corporais

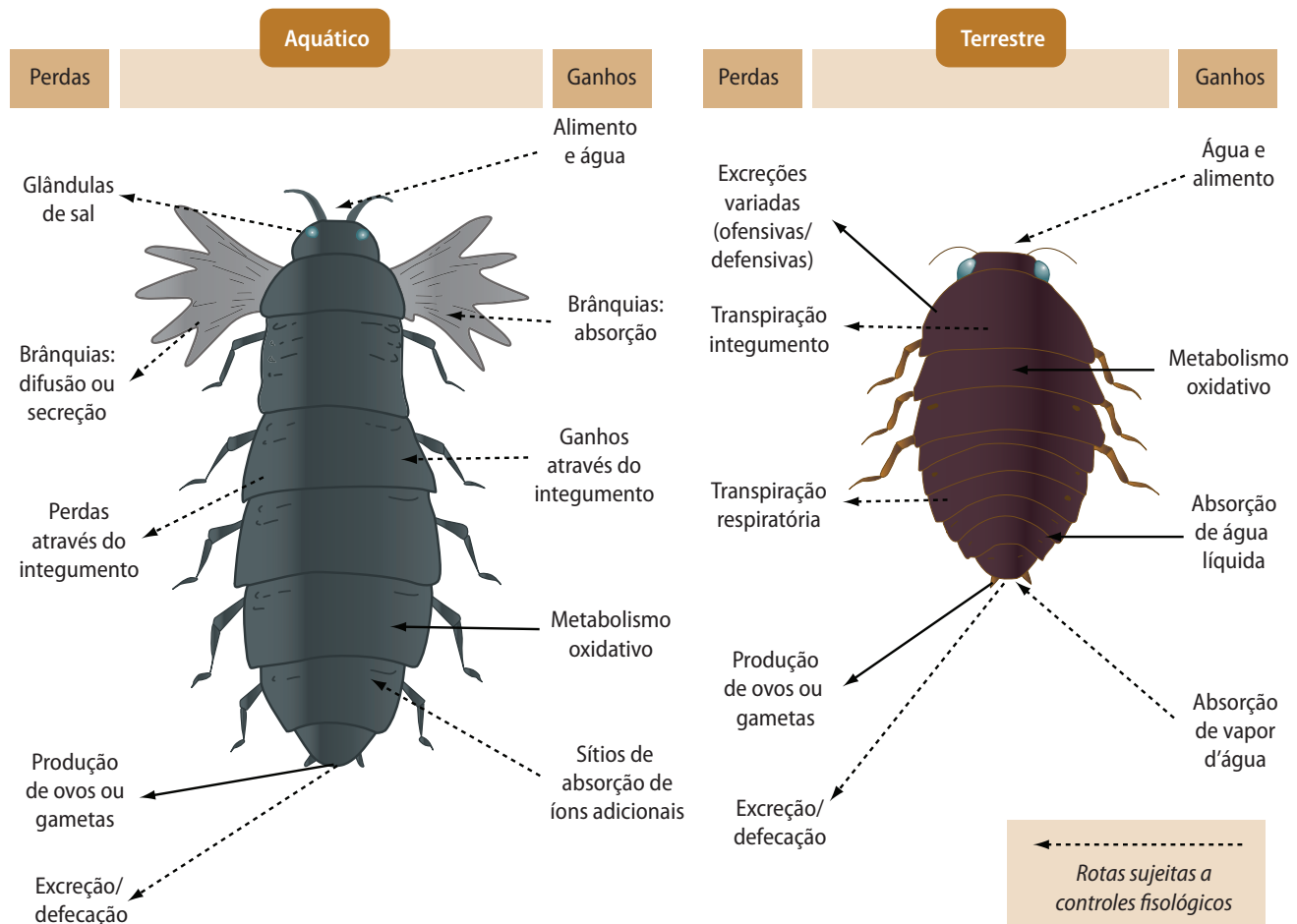
Três tipos de fluidos corporais dos animais – intracelular, intersticial e plasma – interagem e afetam sobremaneira uns aos outros. Os fluidos intersticiais estão separados dos intracelulares apenas pelas membranas celulares, e do plasma sanguíneo por uma fina camada de células endoteliais que forma o capilar sanguíneo. As trocas entre esses compartimentos ocorrem por processos de osmose, difusão, difusão facilitada, transporte ativo e poros, entre outros. Essas trocas fazem com que esses compartimentos sejam isosmóticos ou quase isosmóticos uns em relação aos outros; a composição iônica, porém, é sempre bastante diferente. Por isso afirma-se que todos os organismos (incluindo os procariontes, fungos e plantas) são **ionorreguladores**.

O conteúdo intracelular tem composição distinta do meio externo, aspecto evolutivo que provavelmente foi determinante para as primeiras formas de vida, conferindo seletividade de membrana.

4.2.3 Osmolaridade e balanço osmótico

A água está distribuída no corpo de um animal entre os compartimentos intra e extracelulares. Para manter o balanço osmótico, o compartimento extracelular do corpo de um animal (incluindo o plasma sanguíneo) precisa ser capaz de retirar água do ambiente ou excretar a água em excesso para o ambiente. Íons inorgânicos também precisam ser trocados entre os fluidos extracelulares e o ambiente externo para manter a homeostase. Tais trocas de água e eletrólitos entre o corpo e o ambiente externo ocorrem através de células epiteliais especializadas e, na maioria dos vertebrados, através de um processo de filtração nos rins. As principais vias de perda e ganho de água e íons em animais aquáticos e terrestres podem ser visualizadas na Figura 4.1. Algumas dessas vias são de significância bastante reduzida para o balanço osmótico e iônico dos animais, de forma que serão enfocados e discutidos somente os processos mais relevantes.

Figura 4.1 – Resumo das principais vias de perda e ganho de água e íons em um animal aquático (esquerda) e em um animal terrestre (direita). (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).



A maioria dos vertebrados mantém a homeostase da concentração total de solutos em seus fluidos extracelulares e a homeostase da concentração de íons inorgânicos específicos. O íon sódio é o principal cátion presente nos fluidos extracelulares, e o cloreto, o principal ânion. Os cátions bivalentes, Ca^{+2} e Mg^{2+} , assim como outros íons, também apresentam importantes funções e precisam ser mantidos em concentrações adequadas. No ambiente marinho, os dois principais íons presentes no ambiente que devem ser constantemente eliminados para evitar sua toxicidade pelo excesso são o Mg^{2+} e o SO_4^{-2} (sulfato).

4.2.4 Osmolaridade e pressão osmótica

Vocês devem conhecer os conceitos colocados a seguir, mas dada a importância que possuem para a compreensão dos conteúdos deste Capítulo, vamos revê-los brevemente:

Osmose é a difusão de água através de uma membrana semipermeável, e sempre ocorre de uma solução mais diluída (com uma menor concentração de solutos) para uma menos diluída (com uma maior concentração de solutos). A concentração total de solutos em uma solução determina seu comportamento osmótico, de forma que o total de moles de soluto por quilograma de água é conhecido como **osmolaridade** dessa solução. Soluções que possuem a mesma osmolaridade são isosmóticas. Uma solução com uma menor ou maior osmolaridade do que outra é dita hiposmótica ou hiperosmótica, respectivamente.

Se uma solução é **hiperosmótica** quando comparada com outra, e se as duas soluções são separadas por uma membrana semipermeável, a água pode se mover por osmose da solução mais diluída para a hiperosmótica. Nesse caso, a solução hiperosmótica é, também, **hipertônica** (“maior força”), quando comparada com a outra solução, e tem uma maior pressão osmótica. A **pressão osmótica** de uma solução é uma medida de sua tendência de absorver água por osmose. Uma célula colocada em uma solução hiperosmótica irá perder água para a solução ao seu redor e murchar. Uma célula colocada em uma **solução hipotônica**, em contraste, irá absorver água e expandir.

Se uma célula é colocada em uma solução isosmótica, pode não haver movimento líquido de água predominante através da membrana. Nesse caso, a solução isosmótica pode, também, ser considerada *isotônica*.

Soluções isotônicas como soro e dextrose a 5% são usadas em procedimentos médicos para limpar tecidos expostos e para serem injetadas como fluidos intravenosos.

4.2.5 Osmoconformistas e osmorreguladores

A maioria dos invertebrados marinhos é **osmoconformista**, ou seja, a osmolaridade dos seus fluidos corpóreos é a mesma da água do mar (embora a concentração de vários solutos, como o íon magnésio, não seja a mesma). Pelo fato de os fluidos extracelulares serem isotônicos em relação à água do mar, não há gradiente osmótico, nem tendência para a água entrar ou sair do corpo. Dessa forma, osmoconformistas estão em equilíbrio osmótico com seus ambientes. Dentre os vertebrados, somente as primitivas feiticeiras (classe Myxini, ver Figura 4.2) são estritamente osmoconformistas. Tubarões e os demais integrantes da classe Chondrichthyes (peixes cartilagosos) são levemente hipertônicos em relação à água do mar, ou seja, são osmorreguladores, apesar de suas concentrações sanguíneas de NaCl serem menores do que as do ambiente; a diferença na osmolaridade total é compensada pela retenção de ureia e óxido de trietilamina (TMAO) em altas concentrações em seus plasmas sanguíneos.

Todos os demais vertebrados são **osmorreguladores**, ou seja, animais que conseguem manter uma osmolaridade sanguínea relativamente constante, apesar das diferentes concentrações de sais no ambiente ao seu redor. A manutenção de uma osmolaridade dos fluidos corporais relativamente constante permitiu aos vertebrados explorarem uma ampla variedade de nichos ecológicos. Alcançar essa constância, no entanto, requer uma regulação contínua. A Figura 4.3 a seguir mostra as possíveis respostas dos fluidos corporais dos animais às variações nas concentrações externas. Nessa figura, também, é possível notar que há diferentes intensidades de osmorregulação e osmoconformidade no reino animal e observar o comportamento geral dos diferentes grupos animais em relação à variação da osmolaridade ambiental.



Figura 4.2 – Feiticeira, classe Myxini, é o único vertebrado estritamente osmoconformista.

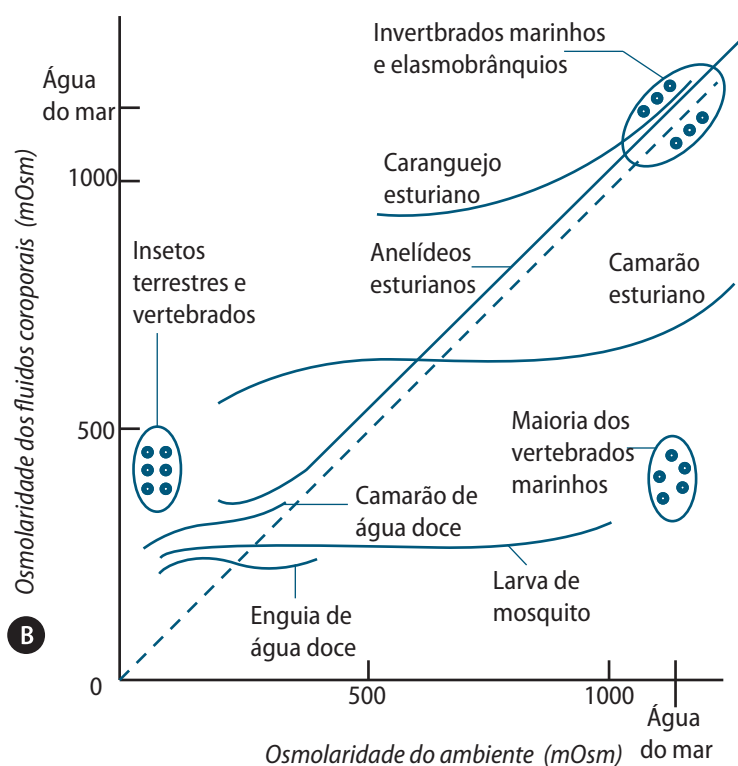
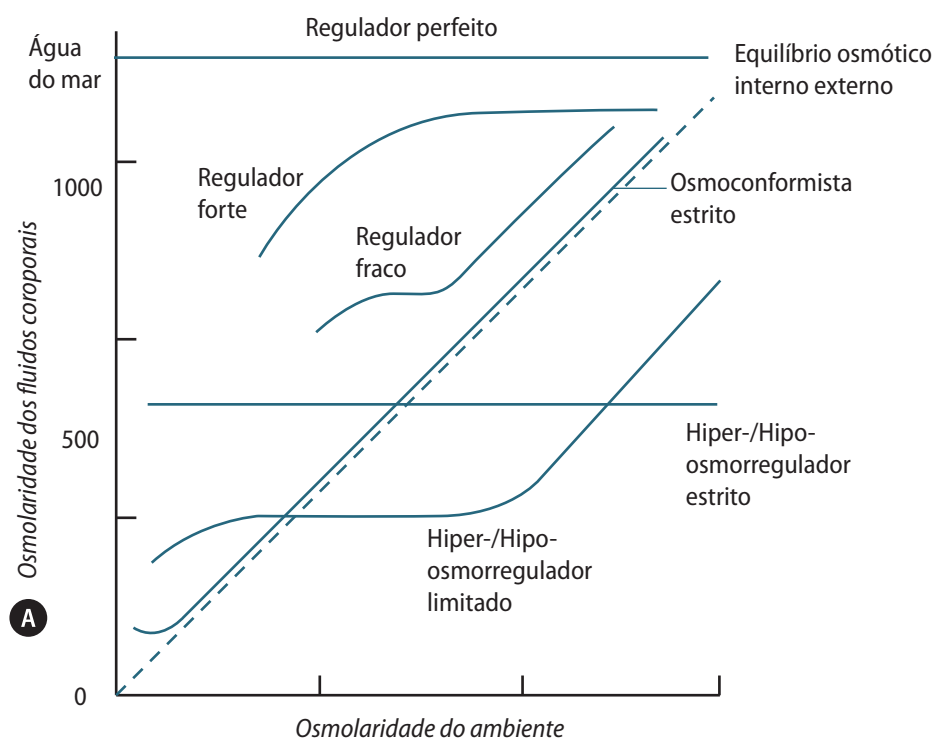


Figura 4.3 – Categorias gerais de respostas dos fluidos corporais de animais frente a variações nas concentrações externas (A) e exemplos (B). (Adaptado de: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).

Vertebrados de água doce apresentam concentrações de solutos em seus fluidos corporais muito maiores (na ordem de 1.000 vezes mais) do que a água ao seu redor. Em outras palavras, eles são hiperosmóticos em relação aos seus ambientes. Por causa de suas altas pressões osmóticas, a água tende a entrar no corpo desses animais. Consequentemente, eles precisam acionar meios para eliminar o excesso de água que entra. Além disso, eles tendem a perder íons inorgânicos para o ambiente, de forma que precisam transportar ativamente esses íons de volta para seus corpos. Como já mencionado, a maioria dos invertebrados marinhos é osmoconformista (isosmótica) em relação ao seu ambiente. Por outro lado, na maioria dos vertebrados marinhos, como os teleósteos, seus fluidos corporais apresentam apenas um terço da osmolaridade da água do mar ao redor. Esses animais correm o risco constante de perderem água por osmose e precisam compensar essa perda de água para prevenir a desidratação. Eles conseguem fazer isso bebendo a água salgada e eliminando o excesso de íons através de suas brânquias (aproximadamente 90%) e, secundariamente, pelos rins (10% restantes).

Os fluidos corporais de vertebrados terrestres têm uma maior concentração de água do que o ar ao seu redor. Dessa forma, eles tendem a perder água para o ar por evaporação através da pele e dos pulmões. Todos os amniotas (répteis, aves e mamíferos), assim como os anfíbios quando estão fora d'água, enfrentam esse problema. Os vertebrados amniotas desenvolveram integumentos (barreiras entre o organismo e o ambiente), sistemas que os ajudam a reter a água em seus corpos e eliminar excretas de acordo com a disponibilidade de água.

No Quadro 4.1 a seguir é possível observar um resumo dos efeitos da eliminação de urina iso, hipo e hiperosmótica em relação ao plasma sanguíneo na excreção de água, de solutos e na composição do plasma.

Quadro 4.1 – Significado da razão da concentração osmótica urina/plasma sanguíneo (U/P)

Razão U/P	Efeitos na excreção de água	Efeitos na excreção de solutos	Efeitos no plasma sanguíneo
$U/P = 1$ (urina isosmótica)	A água é excretada na mesma proporção que os solutos em relação ao plasma sanguíneo.	Os solutos são excretados na mesma proporção que a água em relação ao plasma sanguíneo.	A formação de urina mantém a razão solutos/água no plasma sanguíneo inalterada, não modificando a pressão osmótica do plasma.
$U/P < 1$ (urina hiposmótica)	A água é preferencialmente excretada. A urina contém mais água em relação aos solutos do que o plasma sanguíneo.	Os solutos são preferencialmente mantidos pelo organismo. A urina contém menos solutos em relação à água do que o plasma sanguíneo.	A razão solutos/água é elevada pela formação de urina diluída e manutenção dos solutos, e a pressão osmótica do sangue é elevada.
$U/P > 1$ (urina hiperosmótica)	A água é preferencialmente mantida pelo organismo. A urina contém menos água em relação aos solutos do que o plasma sanguíneo.	Os solutos são preferencialmente excretados. A urina contém mais solutos em relação à água do que o plasma sanguíneo.	A razão solutos/água é diminuída pela formação de urina concentrada e a pressão osmótica do plasma é reduzida.

(Fonte: Hill; Wyse; Anderson, 2008).

Tipos de regulação e conformidade

Regulação osmótica: é a manutenção da pressão osmótica constante ou quase constante de um fluido. O oposto, a conformidade osmótica, é quando a pressão osmótica do fluido corporal iguala-se à pressão osmótica do ambiente ao redor.

Regulação iônica: é a manutenção da concentração de um determinado íon em um fluido. O oposto, a conformidade iônica, é quando a concentração de um determinado íon mantém-se no fluido corporal igual à sua concentração no ambiente. Considerando todo o conjunto de íons constituintes dos diferentes fluidos corpóreos, todos os organismos são ionorreguladores, apesar de que nem todos são osmorreguladores.

Regulação de volume: é a regulação da quantidade de água em um fluido (como um todo ou em um compartimento). A regulação de volume celular é a regulação da quantidade de água dentro de uma célula.

4.3 Órgãos osmorregulatórios e excretórios

Os animais desenvolveram uma variedade de mecanismos para lidar com problemas de balanço hídrico. Em muitos animais, a remoção de água ou sais do corpo está acoplada com a remoção de excretas metabólicas através do sistema excretor. Todo mecanismo de formação e eliminação de urina/excretas compreende 3 etapas: a filtração, a reabsorção e a secreção. Na filtração uma barreira separa total ou parcialmente os elementos que devem ser excretados; o volume filtrado tem parte dos seus elementos recuperados enquanto uma parte é rejeitada na forma de excreta. Os protistas utilizam **vacúolos contráteis** para esse fim, assim como as esponjas. Outros animais multicelulares apresentam um sistema de túbulos excretores que expõem fluidos e excretas para fora do corpo. Em vermes achatados como os platelmintos e nemertíneos, esses túbulos são chamados *protonefrídios*, e eles se espalham pelo corpo como células em forma de bulbo, chamadas **células flama** (Figura 4.4). Essas estruturas excretoras abrem-se para fora do corpo, mas não para dentro, e cílios presentes no interior das células flama empurram os fluidos para fora do corpo. Água e metabólitos são, então, reabsorvidos, e as substâncias a serem excretadas são expelidas através de poros excretores.

Um sistema de túbulos que se abrem tanto para fora quanto para dentro do corpo é a forma de excreção em vários grupos de invertebrados celomados, como o anelídeos e os moluscos, entre outros. Nas minhocas, esses túbulos são conhecidos como **metanefrídios**. Um metanefrídio é mais elaborado do que um protonefrídio, pois os túbulos daqueles são abertos nas duas extremidades, permitindo que os fluidos sejam conduzidos para o interior do túbulo por meio de uma abertura **funiforme** ciliada, o **nefróstoma**; além disso, o metanefrídio é envolto por uma rede de vasos sanguíneos que atua auxiliando a reabsorção da água e de substâncias valiosas como açúcares, sais e aminoácidos, removidos do fluido contido nos túbulos. Apesar dessas características particulares, o processo de formação da urina é similar em protonefrídios e metanefrídios. Os metanefrídios absorvem fluido da cavidade corporal através de um processo de filtração para dentro dos **nefróstomas** (Figura 4.5).

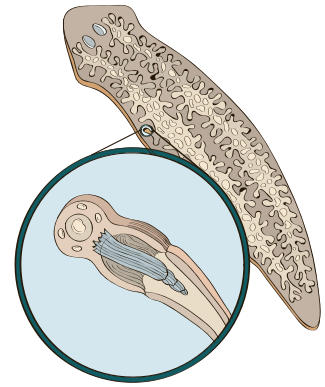


Figura 4.4 – Desenho esquemático de célula flama de um platelminto. Nas planárias o sistema de protonefrídios é fechado (túbulos são fechados na extremidade interna) e estruturado em dois sistemas de dutos altamente ramificados e distribuídos por todo o corpo. Os fluidos penetram nesse sistema através de *células flama* especializadas, movendo-se pela ação de movimentos ciliares para o interior dos túbulos de maneira lenta, e são excretados através de poros que se abrem a espaços regulares na superfície do corpo do animal. (Adaptado de: <<http://ava.ead.ftc.br>>. Acesso em: 10/01/2011).

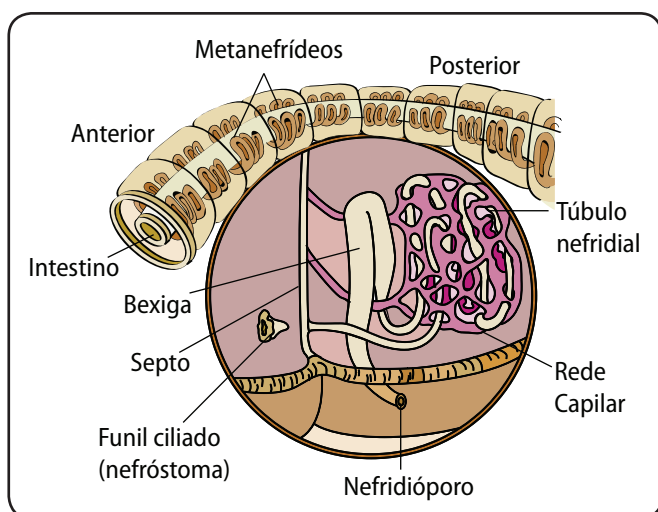


Figura 4.5 – Desenho esquemático de metanefrídeos e nefróstoma em uma minhoca. O fluido entra e flui continuamente ao longo do túbulo nefridial, onde é modificado seletivamente pela remoção de solutos valiosos neles contidos – e que são reabsorvidos e devolvidos ao corpo do animal – ou pela adição de solutos a serem excretados (secreção). Essa sequência garante a remoção das excretas do corpo do animal, evitando assim a perda de substâncias valiosas. (Adaptado de: <<http://ava.ead.ftc.br>>. Acesso em: 10/01/2011).

O termo *filtração* é utilizado porque o fluido é formado por pressão e passa através de pequenas aberturas, de forma que moléculas maiores do que determinado tamanho são excluídas. Esse fluido filtrado é isotônico em relação ao fluido presente no celoma, mas, à medida que passa através dos túbulos dos metanefrídeos, o NaCl é removido por transporte ativo. O termo ‘reabsorção’ é geralmente utilizado para o transporte para fora dos túbulos e em direção aos fluidos corpóreos circundantes. Sais são reabsorvidos do filtrado, de forma que a urina excretada é mais diluída do que os fluidos corporais (é hipotônica). Os rins dos moluscos (órgãos de Bojanus) e os órgãos excretores dos crustáceos (chamados de glândulas verdes ou antenais) também produzem urina por filtração e recuperam certos íons por reabsorção.

Os órgãos excretores em insetos são os **túbulos de Malpighi** (Figura 4.6 a seguir), que são extensões do trato digestivo e se ramificam na porção anterior do intestino em pares que podem ser únicos ou múltiplos. A urina não é formada por filtração nesses túbulos, pois não há diferença de pressão entre o sangue na cavidade do corpo e nos túbulos. Ao invés disso, moléculas de excretas e K^+ são secretados para dentro dos túbulos por transporte ativo. Secreção é o oposto da reabsorção – íons ou moléculas são transportados do fluido corporal para os túbulos. A secreção de K^+ cria um gradiente osmótico que faz com que a água entre nos túbulos por osmose a partir do sistema circulatório aberto. A maior parte da água e do K^+ é, então, reabsorvida para dentro do sistema circulatório através do epitélio do intestino, deixando somente pequenas moléculas e excretas para serem excretadas nas fezes. O túbulo de Malpighi, dessa forma, é um eficiente meio para conservação de água.

Os **rins dos vertebrados**, diferentemente dos túbulos de Malpighi dos insetos, criam um fluido tubular por filtração do sangue sob pressão determinada pelo coração. Além de conter produtos de excreção e água o filtrado contém diversas moléculas pequenas de valor para o animal, como o sal, a glicose, os aminoácidos e as vitaminas. Essas moléculas e a maior parte da água são reabsorvidas dos túbulos para o sangue enquanto as excretas permanecem no filtrado. Excretas adicionais como HCO_3^- , H^+ e K^+ , entre outros, podem ser secretadas pelos túbulos distais e adicionadas ao filtrado; o produto final, a urina, é então eliminada do corpo. As quatro funções desempenhadas pelos rins dos vertebrados podem ser visualizadas na Figura 4.7.

Pode parecer contraditório que o rim dos vertebrados deva filtrar quase todo o conteúdo do plasma sanguíneo (exceto proteínas, pois estas são muito grandes para serem filtradas) e depois gastar energia para reabsorver o que o corpo necessita. A reabsorção seletiva, por outro lado, oferece grande flexibilidade, pois vários grupos de vertebrados desenvolveram a habilidade de reabsorver diferentes moléculas que são especialmente valiosas em determinados *habitats*. Essa flexibilidade é um fator-chave para o sucesso da colonização de ambientes diversos pelos vertebrados.

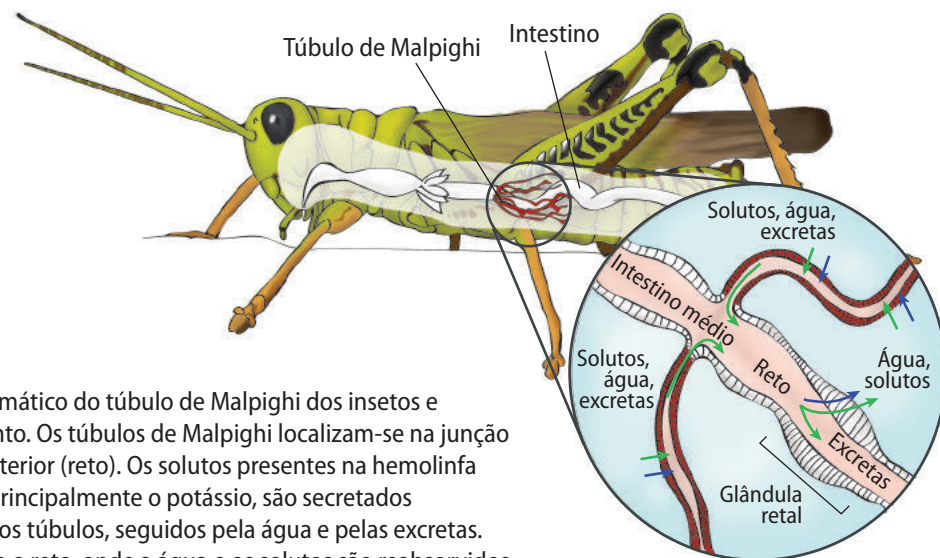


Figura 4.6 – Desenho esquemático do túbulo de Malpighi dos insetos e mecanismo de funcionamento. Os túbulos de Malpighi localizam-se na junção do intestino médio e do posterior (reto). Os solutos presentes na hemolinfa circundante do artrópode, principalmente o potássio, são secretados ativamente para o interior dos túbulos, seguidos pela água e pelas excretas. Os fluidos são drenados para o reto, onde a água e os solutos são reabsorvidos ativamente, deixando as excretas para serem eliminadas praticamente sem perda de água (cristais de urato ou em forma de uma massa pastosa branca. (Adaptado de: <<http://ava.ead.ftc.br>>. Acesso em: 10/01/2011).

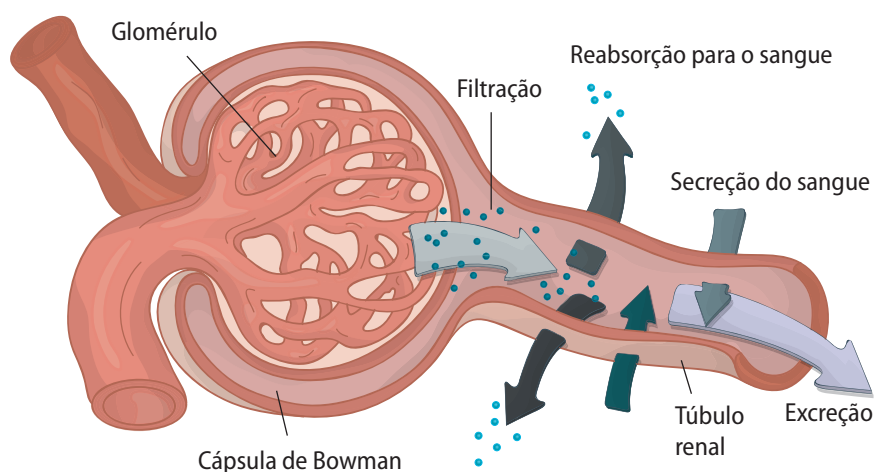


Figura 4.7 – Quatro funções do rim. As moléculas entram na urina primária por filtração, para fora do glomérulo, e por secreção nos túbulos renais, a partir dos capilares peritubulares no entorno. As moléculas que entram no filtrado podem retornar ao sangue por reabsorção dos túbulos renais, para os capilares peritubulares (*vasa recta*), ou podem ser eliminadas do corpo por excreção através do túbulo renal até o ureter e a bexiga.

Os mecanismos fisiológicos que regem o funcionamento dos rins de mamíferos encontram-se bem explicados no livro de fisiologia humana deste Curso, pelo que recomendamos uma releitura do seu capítulo seis antes de prosseguirem a leitura deste texto.

4.4 Evolução do rim nos vertebrados

O rim é um órgão complexo formado, nos humanos, por uma repetição de milhões de unidades chamadas **néfrons**, cada qual com estrutura de um tubo curvado. A pressão sanguínea, equivalente a 20% da carga cardíaca, força o fluido no sangue a passar pela grande porosidade dos capilares renais, ou seja, por um **filtro** chamado **glomérulo**, na porção superior de cada néfron. O glomérulo retém no sangue células sanguíneas, proteínas e outras moléculas grandes e úteis com peso molecular superior a 70 KDa, mas permite que a água e pequenas moléculas e excretas dissolvidas passem para a porção curvada do tubo do néfron. À medida que o fluido filtrado passa através do tubo do néfron, aminoácidos (cerca de 300 g), açúcares (cerca de 500 g), cloreto de sódio (cerca de 1000 g) e outros íons úteis são recuperados por transporte ativo,

deixando o restante da água filtrada (cerca de 180 litros) e excretas metabólicas para compor a urina que será eliminada (aproximadamente 1,5 litros/dia).

Embora o mesmo modelo básico tenha sido mantido em todos os rins de vertebrados, algumas diferenças são encontradas em diferentes classes. O filtrado glomerular é isotônico em relação ao sangue, de forma que os vertebrados são capazes de produzir uma urina isotônica através da reabsorção de íons e água em proporções iguais, ou hipotônicas em relação ao sangue (mais diluída), reabsorvendo menos água do filtrado. Apenas algumas aves e todos os mamíferos conseguem reabsorver água o suficiente do filtrado glomerular para produzir uma urina hipertônica em relação ao sangue, através da reabsorção de quantidades relativamente maiores de água.

4.5 Os animais em seus ambientes

4.5.1 Animais de água doce

Todos os animais de água doce regulam suas pressões osmóticas sanguíneas para concentrações que são hiperosmóticas em relação à água, sendo classificados como reguladores **hiperosmóticos**. Os solutos no plasma sanguíneo de animais de água doce são principalmente íons inorgânicos, sendo o Na^+ e o Cl^- os dominantes; os diferentes íons são encontrados em concentrações variadas no plasma sanguíneo, mas todos se apresentam em concentrações substancialmente maiores (cerca de 1000 vezes) do que a água doce ao redor, com raras exceções.

Sendo hiperosmóticos em relação ao ambiente ao redor, os animais de água doce tendem a ganhar água do ambiente por osmose, e perder íons por difusão para o ambiente. Esses dois processos tendem a diluir os fluidos corporais desses animais (Figura 4.8).

O gasto energético de um animal de água doce para regulação osmótica e iônica depende diretamente da taxa passiva de perda de íons por difusão e ganho de água por osmose. Assim, quanto mais rapidamente um animal perder íons e/ou ganhar água, mais energia precisará gastar para contrapor esses processos e manter

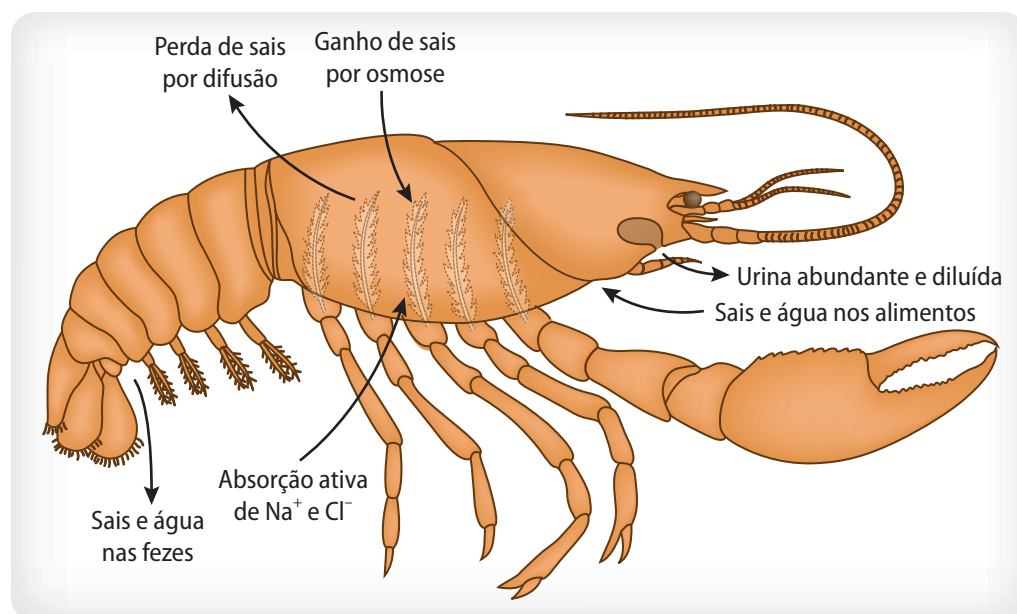


Figura 4.8 – Resumo das principais vias de perda e ganho de água e sais em um animal de água doce. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).

uma composição sanguínea normal. Três são os fatores que determinam as taxas de troca passiva de água e íons: (1) as magnitudes dos gradientes osmóticos e iônicos entre o sangue e a água do ambiente; (2) a permeabilidade do revestimento externo do corpo do animal à água e aos íons; e (3) a área de tegumento e epitélios através da qual as trocas acontecem.

A maioria dos animais de água doce apresenta fluidos corporais bem menos concentrados do que seus parentes marinhos. A evolução para um sangue mais diluído, quando esses animais invadiram a água doce, foi provavelmente uma adaptação para reduzir os gastos energéticos de se viver em um ambiente com uma concentração de solutos muito menores (a pressão osmótica da água doce, por volta de 0,01g/l (valor médio) é tipicamente menos de 1% daquela da água do mar, nos dias atuais, que é semelhante a 35g/l em média). Com fluidos corporais menos concentrados, os animais de água doce conseguiram reduzir os gradientes iônicos e osmóticos entre o sangue e o ambiente, diminuindo assim as taxas de ganho de água por osmose e perda de íons por difusão.

A permeabilidade do **integumento** ou **tegumento** (termo geral para o revestimento corporal externo) dos animais de água doce à água e aos íons é, em geral, relativamente baixa. A evolução dessa

característica foi importante para reduzir as taxas de trocas passivas de água e íons, o que permitiu um gasto energético menor para a manutenção da composição normal do sangue. Com um integumento de baixa permeabilidade, algumas substâncias necessárias ao metabolismo do animal ficam também com dificuldade de entrar, como O_2 , por exemplo. A evolução das brânquias como locais de alta permeabilidade permitiu a absorção de O_2 , mas também a movimentação de água e íons por osmose e difusão, que acabaria por impor um estresse osmorregulatório, caso não houvesse uma compensação. Esse problema foi resolvido através do desenvolvimento de um mecanismo regulatório que é semelhante na maioria dos animais de água doce.

O mecanismo de regulação osmótico-iônico básico envolve os seguintes processos:

- **Urina:** produção abundante de **urina diluída** para eliminar o excesso de água que entra no corpo por osmose. O volume de urina produzido por alguns animais de água doce, como o sapo ou o peixe-dourado, pode chegar a um terço do peso corporal por dia! O volume e composição da urina são regulados pelos rins de acordo com as circunstâncias. Se aumentar a entrada de água por osmose no corpo do animal, aumenta a produção de urina e eliminação de água, e vice-versa. Embora os animais de água doce limitem a concentração de íons eliminados com a urina, uma pequena perda é inevitável. Essa perda depende parcialmente da taxa de produção de urina, de forma que a regulação de volume e a regulação iônica estão essencialmente em conflito em animais de água doce.
- **Absorção ativa de íons:** além de perder íons na urina, os animais de água doce também perdem íons por difusão, através das brânquias e outras superfícies corporais permeáveis. Uma maneira importante de esses animais reporem os íons perdidos é através da **absorção por transporte ativo** (com gasto de ATP) desses íons da água ao redor, especialmente Na^+ e Cl^- , para os fluidos corporais. Essa absorção ativa de íons

Por que a maioria dos animais de água doce produz urina diluída?

Acredita-se que seja porque é a maneira menos custosa, em termos energéticos, de manter o balanço osmótico e iônico. A remoção de íons Na^+ e Cl^- de uma fonte mais concentrada (o plasma sanguíneo) durante o processo de produção da urina diluída gasta menos energia metabólica por íon do que a absorção ativa de íons de uma fonte mais diluída (a água do ambiente).

ocorre principalmente através do epitélio das brânquias por células especializadas, as células clorídricas, e/ou através da pele na maioria das espécies dulciaquícolas.

- **Alimento:** além de absorção ativa, animais de água doce também obtêm íons através dos **alimentos** que ingerem.

4.5.2 Padrões excepcionais de regulação em água doce

Alguns animais de água doce produzem uma urina quase isosmótica em relação ao plasma sanguíneo, como é o caso do caranguejo de água doce. Esses animais possuem corpos com permeabilidade extremamente baixa à água, de forma que não precisam produzir uma urina muito diluída e em grandes volumes para excretar o excesso de água. A produção de pouca urina também limita a perda de íons. Acredita-se que os animais que não são capazes de produzir uma urina diluída tenham invadido a água doce apenas recentemente.

4.5.3 Animais marinhos

A) Invertebrados são isosmóticos em relação à água do mar

A maioria dos invertebrados marinhos é **isosmótica** ou aproximadamente isosmótica em relação à água do mar. Isso se deve provavelmente ao fato de que muitos desses animais vieram de linhagens evolutivas que nunca deixaram o mar, tendo desenvolvido a mais simples relação osmótica possível com o ambiente marinho. Sendo essencialmente isosmóticos, os invertebrados marinhos não tendem a perder ou ganhar água por osmose, ou seja, eles não enfrentam problemas de regulação osmótica. O plasma sanguíneo desses animais é composto basicamente por íons inorgânicos e a composição iônica do plasma é similar à da água do mar. Apesar disso, a composição iônica do plasma varia em alguns detalhes, especialmente com relação a certos íons, como o Mg^{2+} e SO_4^{2-} por exemplo. Essas diferenças na composição iônica são mantidas por processos regulatórios, já que os invertebrados marinhos são relativamente permeáveis à água e aos íons. Um dos processos utilizados para a manutenção das concentrações iônicas é a absorção ati-

va de íons da água do mar através das superfícies corporais ou da água ingerida através do trato digestivo. Outro processo comum é a regulação renal da composição do sangue. Em crustáceos, moluscos e alguns outros grupos, embora os órgãos excretórios produzam uma urina que é aproximadamente isosmótica ao plasma sanguíneo, eles conseguem alterar a composição iônica dessa urina, contribuindo para a regulação iônica.

B) Peixes teleósteos marinhos são hiposmóticos em relação à água do mar

Os teleósteos marinhos, ao contrário de seus parentes de água doce, são **reguladores hiposmóticos**, ou seja, suas pressões osmóticas sanguíneas são menores (de 1/3 a 1/4) do que a pressão osmótica na água do mar. Acredita-se que os teleósteos marinhos atuais tenham evoluído a partir de ancestrais de água doce, o que justificaria a baixa pressão osmótica dos fluidos corporais desses animais.

Os problemas enfrentados pelos teleósteos marinhos são diferentes dos teleósteos de água doce (ver Figura 4.9 a seguir), pois eles tendem a perder água para o ambiente e a ganhar íons. O problema com a entrada de íons é mais facilmente resolvido: com uma superfície corporal relativamente impermeável, a taxa de difusão de íons nesses animais depende basicamente de gradientes elétricos e da permeabilidade das brânquias, que é, assim, o principal sítio osmorregulatório, e não os rins, como no caso dos amniotas. Dessa forma, a difusão de íons positivos como o Na^+ através das brânquias é evitada pelo epitélio branquial positivamente carregado. Outros íons, especialmente o Cl^- , difundem-se substancialmente para o plasma sanguíneo a partir da água do mar.

O problema da perda da água nos teleósteos marinhos é resolvido através dos seguintes mecanismos:

- **Ingestão de água:** os teleósteos marinhos podem **ingerir grandes volumes de água** do mar para compensar as perdas por osmose e, em menor escala, pela urina. A água que entra é inicialmente hiperosmótica ao plasma sanguíneo, de forma que a água dos tecidos do trato digestivo atravessa as paredes deste por osmose e acaba por diluir a água ingerida que está den-

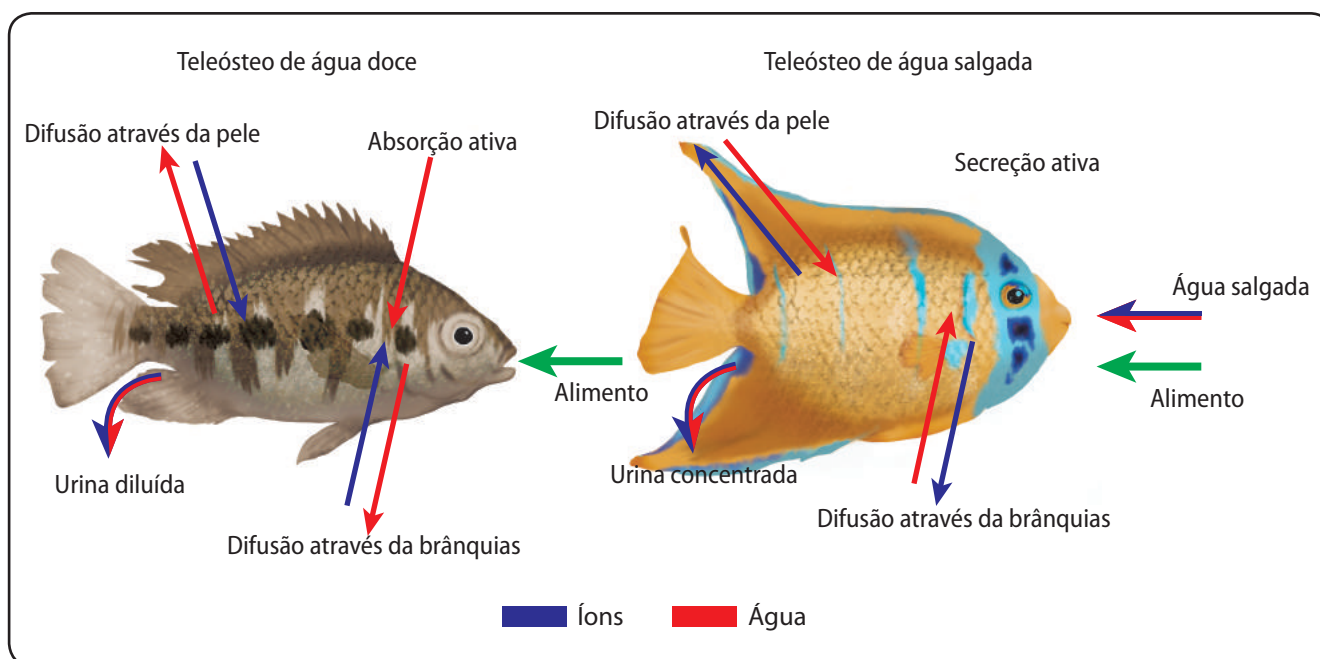


Figura 4.9 – Teleósteos (peixes ósseos) de água doce e salgada enfrentam diferentes problemas osmóticos. Enquanto um teleósteo de água doce é hipertônico em relação ao seu ambiente, o teleósteo marinho é hipotônico em relação à água do mar. Para compensar a tendência de absorver água e perder íons, peixes de água doce excretam uma urina diluída, evitam ingerir água e reabsorvem íons através dos néfrons. Para compensar a perda osmótica de água os teleósteos marinhos bebem água salgada e eliminam por transporte ativo os íons cloreto em excesso, primeiramente através do epitélio das brânquias e, secundariamente, pelos rins.

tro do trato. Nas porções finais do intestino, íons Na^+ e Cl^- são transportados ativamente para o plasma sanguíneo, criando, também para o plasma, condições osmóticas favoráveis à absorção de água do intestino. O problema da excreção dos íons Na^+ e Cl^- , absorvidos em excesso para permitir a absorção de água, será discutido mais adiante.

- **Urina:** a urina produzida pelos teleósteos marinhos é **isotônica** em relação aos fluidos corporais. Isso significa que a eliminação de íons pela urina não é muito eficaz. De fato, basicamente os íons bivalentes (Mg^{2+} , Ca^{2+} , SO_4^{2-}) em excesso no plasma sanguíneo são excretados através da urina.
- **Brânquias:** as brânquias são as responsáveis pela **secreção (com gasto de energia) dos principais íons**, o Na^+ e o Cl^- , assim como outros íons monovalentes. O Cl^- é eliminado ativamente (com gasto de energia) pelas células do epitélio branquial. O Na^+ pode ser excretado ativamente em algumas espécies, mas também passivamente por outras, através do gradiente elétri-

co formado pela excreção do Cl^- , estabelecendo um gradiente negativo no exterior do epitélio branquial que atrai os íons Na^+ para fora do corpo do animal. É importante destacar que esse é um processo de excreção de sal extrarrenal, fazendo das brânquias o principal local de osmorregulação nos teleósteos marinhos.

A energia gasta pelos teleósteos marinhos para regulação osmótica e excreção de íons varia de 8 a 17% das taxas metabólicas do peixe em descanso, ou seja, consideráveis quantidades de energia são gastas por esses animais para viverem no mar.

C) Répteis, aves e mamíferos marinhos também são hiposmóticos em relação à água do mar

Tartarugas marinhas, pinguins, gaivotas, baleias, focas e outros répteis, aves e mamíferos marinhos são reguladores hiposmóticos em relação à água do mar ao redor: uma consequência da descendência de ancestrais terrestres, assim como os teleósteos marinhos. Como respiram em ambiente aéreo, os répteis, aves e mamíferos marinhos não enfrentam o problema de ter suas membranas respiratórias permeáveis expostas à água salgada (com alta pressão osmótica). Outra vantagem herdada dos ancestrais terrestres são os integumentos com baixa permeabilidade à água. Apesar dessas vantagens, esses animais também enfrentam problemas com perda de água e entrada de íons em excesso. A perda de água se dá através da evaporação pulmonar, durante a respiração, e através da pele (em pequenas quantidades), tanto estando na água quanto estando expostos ao ar. A entrada excessiva de íons no corpo ocorre através da ingestão de consideráveis quantidades de sal em seus alimentos (muitos desses animais alimentam-se de outros organismos que são isosmóticos em relação à água do mar), além da própria ingestão de água do mar com os alimentos.

- **Répteis e aves marinhos:** répteis marinhos não são capazes de produzir uma urina mais concentrada do que seus fluidos corporais e aves marinhas produzem uma urina geralmente isosmótica ou moderadamente hiperosmótica (no máximo 2 vezes) em relação ao plasma sanguíneo. Em outras palavras, os rins desses animais são incapazes de manter os fluidos corpo-

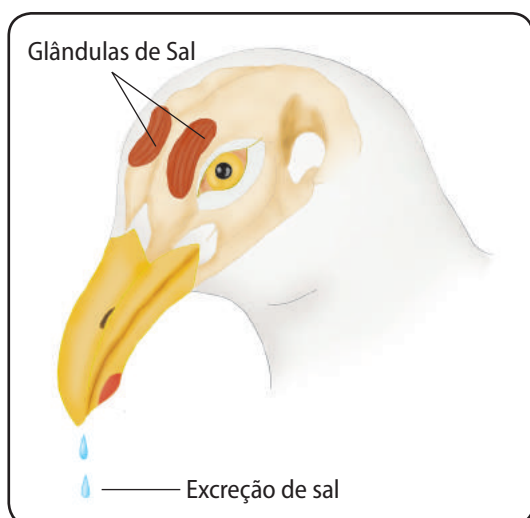


Figura 4.10 – Aves marinhas ingerem água salgada e excretam o sal através das glândulas de sal localizadas na cabeça.

rais hiposmóticos em relação à água do mar. Como o principal produto de excreção nitrogenada em répteis e aves é o urato (ácido úrico), quantidades maiores dele poderiam precipitar e bloquear os néfrons na presença de pouca água, inviabilizando a formação de uma urina muito concentrada, como ocorre com a ureia nos mamíferos.

As **glândulas de sal** (ver Figura 4.10 a seguir), localizadas na cabeça de répteis e aves marinhas, são os órgãos extrarrenais responsáveis pela excreção dos sais em excesso e, conseqüentemente, pela principal regulação osmótica e iônica nesses animais. Essas glândulas são capazes de produzir soluções salinas concentradas (2 a 3 vezes a concentração da água marinha), que são excretadas através de canais próximos aos orifícios nasais (aves e lagartos), na boca (cobras do mar) ou até mesmo na região orbital (tartarugas). As secreções das glândulas de sal podem ser hiperosmóticas em relação ao plasma por um fator de mais de 5 vezes, além de apresentarem os íons Na^+ e Cl^- em concentrações que excedem a da água do mar!

- **Mamíferos marinhos:** assim como todos os demais mamíferos, os mamíferos marinhos são capazes de produzir a urina mais concentrada (2,5 vezes a da água marinha) dentre os vertebrados, uma habilidade importante tanto em terra quanto na água. A concentração renal da urina é o único mecanismo conhecido para regulação hiposmótica em mamíferos (nenhum mecanismo extrarrenal de excreção de sal é conhecido nesses animais). Por viverem em um ambiente com alta pressão osmótica, os mamíferos marinhos não apresentam capacidades excepcionais de concentração de urina quando comparados com os demais mamíferos.

D) Elasmobrânquios marinhos são hiperosmóticos, mas hipoînicos em relação à água do mar

Os peixes elasmobrânquios (tubarões, quimeras e raias) desenvolveram uma nova estratégia para a regulação osmótica no ambiente marinho (ver Figura 4.11 a seguir). Eles apresentam uma

concentração de íons inorgânicos no plasma sanguíneo semelhante aos teleósteos marinhos, a qual é bem menor do que a concentração de íons na água do mar. Todavia, possuem altas concentrações de dois tipos de solutos orgânicos em seus sangues: ureia e, em menor quantidade, o óxido de trimetilamina (TMAO), o que os torna levemente hiperosmóticos em relação ao ambiente, apesar de serem hipoiônicos. Por serem hiperosmóticos, os elasmobrânquios sofrem apenas um pequeno influxo osmótico de água em todo o corpo, e especialmente pelas brânquias, em contraste com os teleósteos que sofrem dissecação osmótica. Desta forma, “bebem” água do mar, principalmente pelas brânquias, sem a necessidade e o custo energético adicional dos teleósteos marinhos, no sentido de secretar o excesso de sais que acompanham o refluxo de água.

A ureia em altas concentrações pode ser tóxica para muitos organismos e causar desnaturação de suas proteínas, mas algumas enzimas e outras macromoléculas dos elasmobrânquios evoluíram para uma tolerância excepcional aos efeitos desnaturantes da ureia. Na realidade, enzimas e hemoglobinas desses animais necessitam de níveis elevados de ureia, cerca de 100 vezes a de humanos, para seu funcionamento. Além disso, estudos recentes mostraram que o TMAO é capaz de anular os efeitos da ureia, evitando as interações deletérias com proteínas.

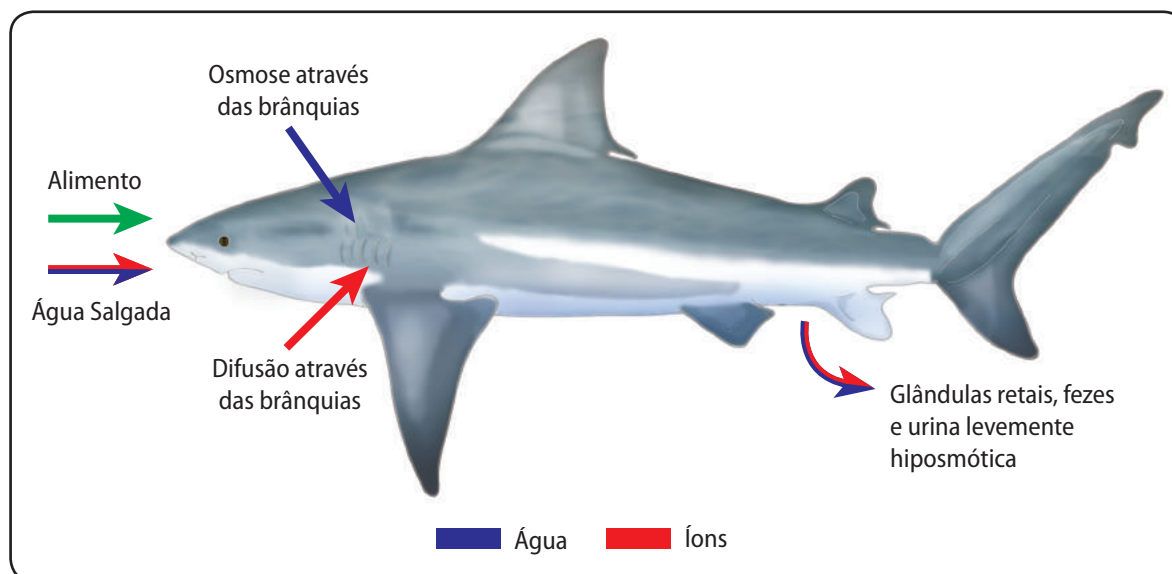


Figura 4.11 — Principais vias de perda e ganho de água e sais em tubarões marinhos. A síntese adequada de uréia nesses animais exige uma dieta rica em proteínas.

¹Os **celacantos** são peixes considerados fósseis vivos. A sua característica mais importante é a presença de nadadeiras lobadas pares (peitorais e pélvicas) cujas bases são pedúnculos que se assemelham aos membros dos vertebrados terrestres e se movem da mesma maneira. São os únicos representantes vivos da ordem Coelacanthiformes.

²A **quimera** é um peixe cartilaginoso, aparentado dos tubarões e das raias. Considerado um fóssil vivo e ainda misterioso em muitos aspectos, a quimera deve o seu nome ao monstro mítico, uma mistura de leão, cabra e dragão. Não possui escamas e o maxilar superior está fundido ao crânio.

Pelo fato de 40% da pressão osmótica do sangue dos elasmobrânquios ser atribuída à ureia e ao TMAO, a regulação iônica e a osmótica não estão tão relacionadas quanto na maioria dos animais (se um animal tende a ganhar água por osmose, também tende a perder íons por difusão). Como os elasmobrânquios são levemente hiperosmóticos em relação à água do mar, eles tendem a ganhar água por osmose, mas como as concentrações iônicas em seus fluidos corporais são menores do que as do ambiente marinho, eles também tendem a ganhar íons por difusão. Como a água entra por osmose nesses peixes, eles não precisam ingerir água do mar e eliminar o NaCl em excesso.

Os elasmobrânquios eliminam os sais em excesso dos fluidos corporais através dos rins e de glândulas de sal retais. Os íons bivalentes e grande parte do NaCl são eliminados pelos rins. A estratégia pode parecer inicialmente em menor escala que a dos peixes teleósteos que precisam ingerir água e eliminar NaCl. Porém, o custo para produção de ureia nos elasmobrânquios é maior do que o de produzir amônia como excreta nitrogenada, como fazem os teleósteos. Ou seja, em termos energéticos, as diferentes estratégias empregadas acabam praticamente se igualando.

Além dos elasmobrânquios, somente o **celacanto**,¹ as **quimeras**² e uma espécie de rã (*Rana cancrivora*) mantêm níveis de ureia elevados nos fluidos corpóreos como estratégia osmorreguladora, constituindo outro exemplo de convergência evolutiva. (Figura 4.12).

É interessante verificar que as raias amazônicas (*Potamotrygon spp*) que habitam permanentemente a bacia hidrográfica do Amazonas, e o tubarão *Carcharhinus leucas*, de um lago da Nicarágua e que foi separado do ambiente marinho há cerca de 10 mil anos, mantêm baixos níveis salinos e de ureia, à semelhança de peixes teleósteos. Essas são evidências de que mudanças bioquímicas e fisiológicas são muito plásticas ou flexíveis, ao contrário de caracteres morfológicos, muito mais estáveis em termos evolutivos e filogenéticos.

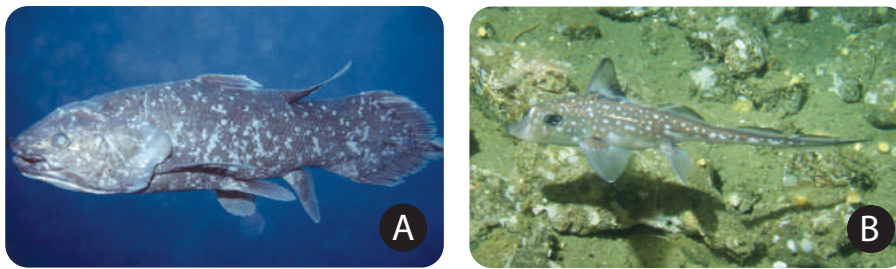


Figura 4.12 – O celacanto do gênero *Latimeria* (foto esquerda) e a quimera do gênero *Hydrolagus* (foto direita) são considerados fósseis vivos.

4.5.4 Animais que enfrentam mudanças de salinidade

Muitos animais enfrentam grandes alterações de salinidade nas águas que habitam, sendo denominados de espécies diádromas, que migram grandes distâncias entre rios e o mar aberto, e espécies costeiras e estuarinas, que enfrentam variações de salinidade conforme as marés, níveis de chuvas e volumes da água provenientes de fontes continentais de água doce. As espécies diádromas são exemplos impressionantes de adaptação regulatória, e podem ser discriminadas em **anádromas e catádromas**.

Com relação às variações de salinidade, os animais podem ser classificados como **estenohalinos** – espécies capazes de suportar apenas pequenas variações de salinidade – ou **eurihalinos** – capazes de sobreviver dentro de amplas variações salinas no ambiente. Os animais ainda podem ser classificados como osmoconformistas – que mantêm a pressão osmótica dos fluidos corporais igual à do ambiente – e osmorreguladores – que são capazes de manter uma pressão osmótica sanguínea relativamente estável e independente da pressão osmótica do ambiente, como explicado em seções anteriores.

Os animais estenohalinos e osmoconformistas, como a maioria dos invertebrados marinhos, quando colocados em ambientes com salinidades muito diferentes de seu *habitat* natural, geralmente morrem dentro de pouco tempo. Alguns invertebrados marinhos osmoconformistas são eurihalinos, como ostras e mariscos, pois possuem células com capacidades impressionantes para regulação de seus volumes.

Entre os osmorreguladores, a regulação osmótica é limitada a certos graus de variação da pressão osmótica ambiental, de for-

As espécies anádromas incluem animais que vivem no meio marinho enquanto adultos, empreendendo deslocamentos migratórios para os rios, onde se reproduzem. Um exemplo muito conhecido de espécie anádroma é o salmão. As espécies catátromas, por outro lado, compreendem animais aquáticos que se reproduzem em águas marinhas, mas têm o desenvolvimento (até a maturidade) em água doce. As enguias são animais catátromos.

ma que diferentes categorias de regulação são conhecidas. Na **regulação hiperisomótica**, o animal mantém o sangue mais concentrado do que a água do ambiente em salinidades baixas, mas permite que a pressão osmótica sanguínea iguale-se à pressão osmótica ambiental em salinidades maiores. Em outras palavras, esses animais apresentam mecanismos de regulação hiperosmótica, mas não possuem mecanismos de regulação hiposmótica. Os animais hiperisomóticos são geralmente espécies de água doce que se aventuram em águas salobras para alimentação e reprodução, como as carpas, alguns caranguejos, anelídeos e anfípodas.

A **regulação hiper-hiposmótica** consiste na manutenção da concentração sanguínea maior do que a do ambiente em salinidades baixas, mas mais diluída em águas com altas salinidades, e requer tanto mecanismos de regulação hiperosmóticos quanto hiposmóticos. Esse padrão é observado em salmões, enguias e outros peixes diadrômicos, bem como em alguns caranguejos e outros crustáceos.

Os mecanismos regulatórios empregados pelos peixes migratórios eurihalinos reguladores hiper-hiposmóticos são os mesmos já descritos para teleósteos marinhos e de água doce, funcionando como reguladores hiperosmóticos quando estão em água doce e hiposmóticos quando estão no oceano.

Animais aquáticos que enfrentam problemas de seca

Algumas espécies de animais que habitam poças, pântanos, lagos e riachos intermitentes desenvolveram um impressionante mecanismo de sobrevivência, para quando os corpos d'água que habitam passam por períodos de seca: eles enterram-se no substrato e entram em estágio de estivação (depressão metabólica dramática durante períodos de privação de água ambiental), e muitos deles secretam uma camada protetora externa de muco, que age como barreira protetora contra as perdas de água por evaporação. Alguns peixes pulmonados de água doce africanos, o muçum do Brasil (*Synbranchus spp*), da foto neste quadro, sanguessugas, caracóis, ácaros aquáticos e anfíbios são exemplos de animais com essa impressionante capacidade.



Figura 4.13 – Foto do *Synbranchus marmoratus*.

4.5.5 Animais terrestres

Tanto os primeiros invertebrados terrestres (Euripterídeos do período Siluriano, era Paleozoica, há cerca de 450 milhões de anos) como os vertebrados anfíbios (Ichthyostega, período Devoniano, há cerca de 400 milhões de anos) tiveram de enfrentar desafios adaptativos, entre eles a dessecação.

Embora algumas poucas espécies de animais terrestres enfrentem problemas de balanço de sais, a maioria enfrenta problemas com relação à perda de água, de modo que a discussão sobre animais terrestres irá focar-se nesse ponto.

Podemos dividir os animais terrestres em basicamente dois grupos: (1) os animais que dependem de ambientes úmidos para viver, dentre os quais estão os anfíbios, caranguejos terrestres, minhocas, caracóis e centopeias; e (2) os animais capazes de viver em ambientes secos ou com pouca água (animais xéricos), que incluem mamíferos, aves, répteis, insetos, aracnídeos etc. Muitos animais xéricos, apesar de não serem tão dependentes de ambientes úmidos para viver, procuram tais ambientes como *habitat*, ou ambientes próximos, pois necessitam de água, ainda que em quantidades relativamente pequenas. De forma geral, a diferença essencial entre animais de ambientes úmidos e xéricos é o quanto suportam a perda de água quando expostos a ambientes “dissecantes”.

Os animais terrestres perdem água principalmente por evaporação, tanto através do integumento quanto através das superfícies respiratórias; a tolerância à perda de água varia grandemente entre as diferentes espécies, e está geralmente associada a adaptações ao ambiente em que o animal vive. A Tabela 4.1 a seguir apresenta alguns exemplos de tolerância à perda de água em alguns animais terrestres e semiterrestres.

Tabela 4.1 – Tolerância à perda de água (como % máximo de perda de peso tolerada) em diferentes animais de habitats terrestres e semiterrestres.

Animal	Perda de peso tolerado (% máximo)
Anelídeos	
<i>Allolobophora</i> (Minhoca)	75
Moluscos	
<i>Patella</i> (Lapa)	35 – 60
Quítons	75
<i>Helix</i> (Caracol)	45 – 50
<i>Limax</i> (Lesma)	80
<i>Sphincterochila</i> (Caracol do deserto)	50 – 55
Caranguejos	
<i>Gecarcinus</i>	15 – 18
<i>Uca</i>	18
Insetos	
Besouros (Zonas temperadas)	25 – 45
Baratas (Zonas temperadas)	25 – 35
Cigarras do deserto	25
Gafanhotos e formigas do deserto	40 – 70
Besouros tenebrionídeos do deserto	60 – 75
Sapos	
<i>Rana</i>	28 – 35
<i>Hyla</i>	35 – 40
<i>Bufo</i>	42 – 45
<i>Scaphiopus</i>	45 – 48
Aves e mamíferos	
Pequenas aves	4 – 8
Rato	12 – 15
Rato canguru	18 – 25
Humano	10 – 12
Camelo	30

(Fonte: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).

A evaporação através do integumento depende da diferença da pressão de vapor d'água entre os fluidos corporais do animal e o ar, e também da permeabilidade do integumento à água. Os animais que dependem de ambientes úmidos apresentam alta permeabilidade integumentar à água, de forma que a única maneira de reduzir as perdas de água através do integumento é viverem em microhábitats, em que a diferença de pressão de vapor d'água através do integumento é limitada (ou seja, ambientes bastante úmidos). Já os animais que vivem em ambientes mais secos apresentam integumentos com menor permeabilidade à água, um dos fatores que permitiu o avanço dos animais em direção à vida terrestre, como é o caso dos euripterídeos e o do Ichthyostega, mencionados anteriormente. A baixa permeabilidade tegumentar nos animais xéricos é devida a finas camadas de lipídios presentes nas camadas superficiais de suas epidermes e epicutículas (exoesqueleto de insetos e crustáceos). Dessa forma, como a impermeabilidade está associada aos lipídios, a grossura ou rigidez do integumento nada tem a ver com a tolerância à perda de água, um erro comum entre leigos. A barreira lipídica é bastante eficiente, mas sensível à temperatura, pois as moléculas lipídicas sofrem mudanças com a elevação da temperatura, podendo alterar-se de tal maneira a permitir um aumento nas taxas de perda de água através do integumento. A composição química da camada lipídica, bem como a quantidade de lipídios, pode variar significativamente entre os diferentes grupos animais, resultando em taxas de perda de água diferentes entre as espécies e até mesmo entre populações de uma mesma espécie. No caso da rã do deserto (*Phyllomedusa sp*), que excreta ácido úrico, glândulas no seu tegumento secretam cera (lipídeo) para impermeabilizar sua pele.

A) Perda de água por evaporação nas superfícies respiratórias

Alguns animais de ambientes úmidos apresentam superfícies respiratórias que estão expostas diretamente ao ar, como minhocas, alguns isópodes e anfíbios, que respiram em grande parte ou totalmente através de seus integumentos. Essa característica é bastante desvantajosa do ponto de vista da perda de água, pois quantidades muito maiores do que as necessárias para as trocas gasosas respiratórias podem ser perdidas rapidamente por evaporação

através do integumento, sobretudo se considerarmos os tamanhos diminutos e formas alongadas (cilindríformes) que aumentam a relação superfície/volume, acelerando o processo de evaporação.

A maioria dos animais terrestres, por outro lado, evoluiu com estruturas respiratórias que se invaginam no corpo e integumentos virtualmente impermeáveis ao O_2 e ao CO_2 . Nessas estruturas invaginadas, o acesso do ar às membranas respiratórias úmidas é controlado e limitado aos níveis necessários para que as trocas gasosas ocorram, reduzindo grandemente a perda de água. Mamíferos, aves e répteis controlam a entrada de ar aos pulmões através dos movimentos respiratórios, enquanto os insetos regulam o fechamento e abertura dos espiráculos do sistema traqueal. Porém, muitos desses animais terrestres enfrentam um problema adicional devido às suas estruturas respiratórias invaginadas: quando o ar saturado de vapor d'água entra no corpo para chegar às superfícies respiratórias onde ocorrem as trocas gasosas, ele se aquece, atingindo a temperatura do corpo do animal. Quanto mais quente o ar, maior o seu ponto de saturação por vapor d'água, pois segundo uma das leis da física, a quantidade de água por unidade de volume de ar dobra a cada $11^\circ C$ de aumento na temperatura. Assim, se o ar a $20^\circ C$, que apresenta por volta de $17 \text{ mg H}_2\text{O/L}$ entrar no corpo de um animal a $37^\circ C$, a pressão de vapor d'água aumentará e o ar passará a ter $44 \text{ mg H}_2\text{O/L}$. Essa água é retirada do caminho pelo qual o ar passa até atingir as superfícies de trocas respiratórias. Se o ar saísse do corpo do animal sem alterações, muita água seria perdida para o ambiente.

Mamíferos e aves reduzem essa perda através de um sistema de contracorrente em suas passagens nasais: quando o ar, a $20^\circ C$, entra nas passagens nasais, por exemplo, essas passagens são resfriadas em relação à temperatura do restante do corpo, de forma que, quando o ar é exalado, após as trocas gasosas, ele é resfriado e condensado ao longo das passagens nasais antes de deixar o corpo, fazendo com que parte da água que seria perdida seja recuperada. Assim, se um animal consegue reduzir a temperatura do ar exalado para $25^\circ C$ nas passagens nasais, a perda de água será de apenas $23 \text{ mg H}_2\text{O/L}$, ao invés de $44 \text{ mg H}_2\text{O/L}$, o que representa uma recuperação de 78% de água!

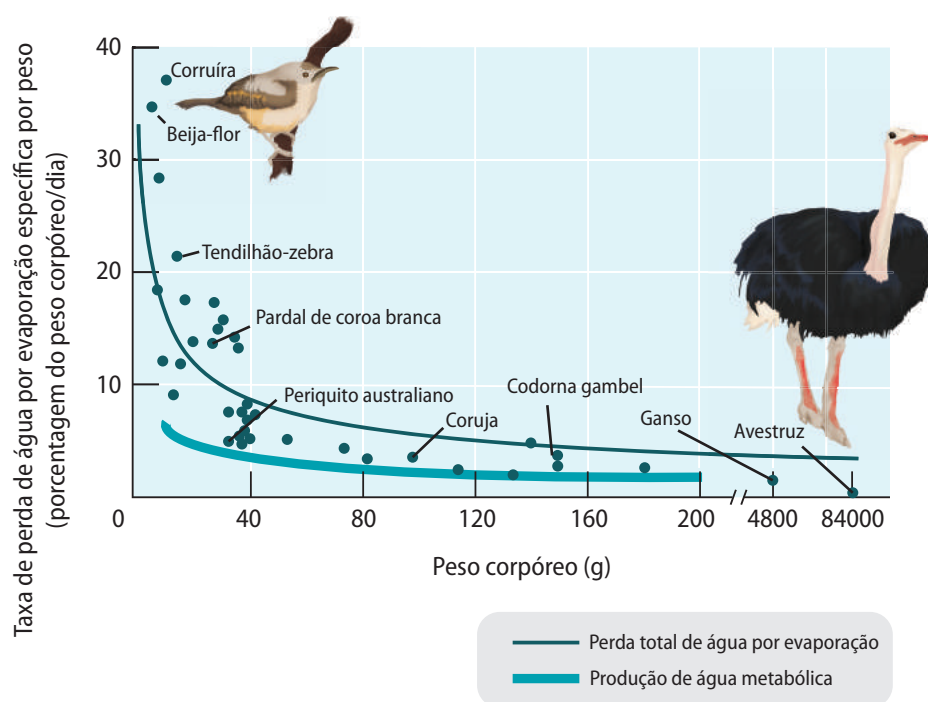
A capacidade de resfriamento do sistema de passagens nasais varia muito entre os grupos animais, sendo pequena nos humanos, por exemplo, e grande nos pequenos mamíferos (alguns conseguem reduzir a temperatura do ar exalado de 37°C para 22°C!). O comprimento e os dobramentos da passagem nasal influenciam diretamente na capacidade de resfriamento, podendo ser bastante substancial até mesmo em mamíferos maiores, como os cães. Os répteis, em geral, por apresentarem taxas respiratórias e temperaturas corporais tipicamente baixas, não demandam um sistema de resfriamento como o encontrado nos mamíferos e nas aves. Todavia, o resfriamento proporcionado pelo sistema contracorrente em lagartos de deserto, como o *Sauromalus obesus*, permite que o sangue das carótidas que irão servir o cérebro, e o qual chega a cerca de 45°C, atinja cerca de 41 a 42 °C, temperatura limite para o cérebro de vertebrados.

A taxa de água perdida por evaporação respiratória depende de dois fatores: (1) da taxa de consumo de O₂ pelo animal e (2) da quantidade de água que o animal perde por unidade de O₂ consumida. O primeiro fator é influenciado pela espécie e pela atividade e metabolismo do animal. Já a quantidade de água perdida por unidade de O₂ consumida é afetada por vários fatores, como a eficiência dos órgãos respiratórios na remoção de O₂ do ar inalado e o resfriamento do ar respirado antes de ser exalado.

Como nos demais processos homeostáticos já vistos, o tamanho do animal também é fator importante para as perdas de água por evaporação (ver Figura 4.14 a seguir), tanto através do integumento (a maior parte) quanto das membranas respiratórias invaginadas. Quanto menor o corpo do animal, maior é a sua relação superfície/volume, e igualmente maior é a perda relativa de água através do integumento. Animais pequenos também apresentam taxas metabólicas por unidade de peso corporal proporcionalmente maior do que animais grandes, e assim apresentam maiores perdas de água respiratória.

Adaptações aos diferentes tipos de *habitats* também geram taxas de perda de água por evaporações diferentes entre organismos similares.

Figura 4.14 – A taxa total de perda de água por evaporação é uma função alométrica do tamanho corpóreo em aves de um mesmo grupo filogenético. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).



B) Perda de água através da urina

A segunda maneira pela qual os animais terrestres mais perdem água é através da excreção da urina. Assim como os animais aquáticos, os terrestres conseguem regular o volume, a concentração e a composição da urina de acordo com as suas necessidades de regulação osmótica, iônica e de volume hídrico. Essa regulação geralmente está associada às características do ambiente ao redor (temperatura, umidade, disponibilidade de água) e da atividade e metabolismo do animal. Nós, humanos, produzimos uma urina hipertônica em condições normais (e num volume normal), mas, quando desidratados, produzimos urina mais hipertônica ainda em relação ao sangue, agora em pequenas quantidades; por outro lado, quando bebemos bastante líquido a urina passa a ser produzida em grandes quantidades (vários litros) e é hiposmótica em relação ao plasma sanguíneo. Dessa forma, um ponto fundamental no estudo do balanço de água nos animais terrestres é a eficiência com a qual eles conseguem minimizar as perdas de água através da urina. Há duas maneiras de reduzir essa perda: (1) concentrar a urina via vasopressina ou ADH, hormônios antidiuréticos, reduzindo a quantidade de água necessária para a excreção de certa quantidade de solutos, e (2) reduzir a quantidade de solutos excretada através da urina.

Animais de ambientes úmidos, como minhocas e anfíbios, assim como lagartos, cobras e tartarugas, em geral não conseguem produzir urina hiperosmótica em relação aos seus plasmas sanguíneos. A maioria dos grupos xéricos (insetos, mamíferos e aves), por outro lado, desenvolveu a capacidade de produzir urina hiperosmótica. Essa característica evoluiu separadamente nos três grupos.

Os insetos conseguem produzir uma urina de 2 a 8 vezes mais concentrada do que o sangue e esse processo ocorre no reto, agindo tanto sobre as fezes quanto sobre a urina. Nos mamíferos, uma ampla variação na capacidade de concentração da urina é encontrada nas diferentes espécies. Humanos apresentam uma capacidade de concentração por volta de 4 vezes a do sangue, enquanto alguns camundongos de deserto podem chegar a concentrar suas urinas 26 vezes mais do que a concentração de seus plasmas sanguíneos! Uma observação atenta para a massa corpórea e suas consequências fisiológicas é a de que a capacidade máxima de absorção dos rins diminui com o aumento do tamanho corporal. As aves apresentam uma capacidade menor de concentração urinária, que fica em torno de 1,5 a 2,5 vezes a concentração sanguínea na maioria das espécies, e não ultrapassa 6 vezes. Alguns lagartos e aves marinhos apresentam glândulas de sal craniais, que auxiliam grandemente na secreção de Na^+ , K^+ e Cl^- .

A produção de urina hipertônica em mamíferos e aves é possível devido à porção do néfron conhecida como **alça de Henle** e à arquitetura em forma de “U” associada a um sistema contracorrente, conforme já mencionado. Um néfron com uma alça de Henle longa se estende mais fundo na medula renal, onde o ambiente osmótico hipertônico retira mais água, e consegue, então, produzir uma urina mais concentrada. A maioria dos mamíferos possui néfrons de comprimento variável, alguns são curtos e outros muito longos. Em mamíferos marinhos, como os cetáceos, e em pequenos roedores do deserto, como o rato canguru *Dypodomis*, sem acesso à água para beber, o comprimento das alças de Henle são os maiores até agora descritos. Aves, entretanto, apresentam relativamente poucos ou nenhum néfron com alça longa, de forma que não conseguem produzir uma urina tão concentrada quanto os mamíferos, como comentado anteriormente. A urina modera-

damente hipertônica de uma ave chega à cloaca com material fecal do trato digestivo. Quando necessário, mais água pode ser absorvida através das paredes da cloaca, resultando na eliminação de um bolo branco semissólido.

A estrutura básica do néfron de um mamífero e um esquema básico de funcionamento dessa estrutura pode ser visualizada na Figura 4.15 a seguir. O néfron é a unidade estrutural e funcional do rim dos mamíferos, sendo composto por um tubo mais ou menos enrolado, de paredes metabolicamente ativas (tubo urinífero). Está associado a numerosos vasos sanguíneos, entre eles duas redes capilares: o glomérulo e a cápsula de Bowman que, juntos, formam o chamado corpúsculo de Malpighi, e a rede peritubular (*vasa recta*). No tubo urinífero podem distinguir-se diferentes zonas: **cápsula de Bowman**, **túbulos proximal e distal**, e estes são separados entre si pela **alça de Henle**.

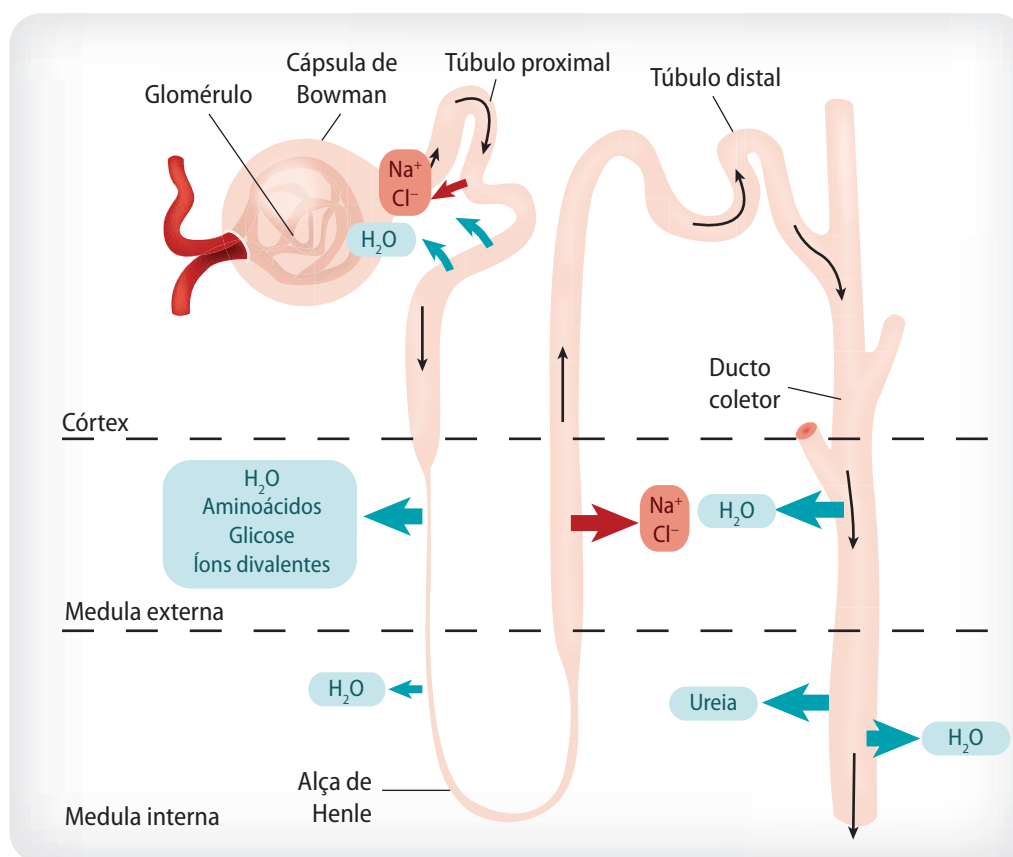


Figura 4.15 – Reabsorção de sais e água em rim de mamífero O transporte ativo de Na^+ para fora do túbulo proximal é seguido pela movimentação passiva de Cl^- e água. A extrusão ativa de NaCl da porção ascendente da alça de Henle cria um gradiente osmótico que permite a reabsorção de água no ducto coletor.

A cápsula de Bowman é a zona inicial que se localiza na região cortical do rim. Nessa zona ocorre a filtração, através do endotélio do capilar do glomérulo e da parede da cápsula, os quais impedem a passagem de células e macromoléculas com peso molecular acima de 70 kDaltons (limite de exclusão renal). O resultado dessa filtração é o filtrado glomerular, uma mistura de água, sais minerais, ureia, glicose, aminoácidos, vitaminas, dentre outras moléculas formando a chamada urina primária. O túbulo proximal está logo após a cápsula de Bowman, localizado no córtex renal. Suas paredes realizam transporte ativo de sais e nutrientes (glicose, aminoácidos, Na^+ , Cl^-) para o meio interno, o que resulta em reabsorção de água por osmose, pois a pressão osmótica no túbulo é baixa. A alça de Henle é uma porção do tubo em forma de “U”, subdividida em zona descendente e ascendente, que mergulha na medula do rim. A porção descendente da alça é permeável à água (que passa para os capilares peritubulares), mas pouco permeável aos sais e à ureia, resultando em uma concentração do filtrado. O inverso ocorre na porção ascendente da alça, que é impermeável à água, mas permeável aos sais, que saem por difusão e transporte ativo, aumentando a pressão osmótica dos fluidos intersticiais da medula renal. A alça de Henle está ausente em peixes, anfíbios e répteis, os quais produzem uma urina que não é mais concentrada que o plasma sanguíneo. O túbulo distal é a zona terminal do tubo urinífero, localizado no córtex renal, e onde ocorrem importantes fenômenos de secreção, com transporte ativo sobretudo de K^+ , HCO_3^- e H^+ , mantendo o pH sanguíneo adequado. Outras substâncias, como venenos, produtos do metabolismo e drogas, podem ser secretadas para a urina nessa porção do rim, com papel na desintoxicação.

O ducto coletor, que é muito permeável à água e impermeável aos íons, atravessa a medula renal (zona muito hipertônica do rim) e permite a reabsorção de grandes quantidades da água ainda presente na urina, tornando-a

Outras formas de economia de água

Muitos animais terrestres entram em estado de **dormência** – também chamado **estivação** – em resposta a situações de estresse em relação à falta de água e seu balanço osmótico. O metabolismo é reduzido e o animal fica hipotérmico, permanecendo em um ambiente protegido, com perdas mínimas de água por evaporação respiratória e produção de excretas em níveis muito baixos.

A **concentração do leite materno** é uma forma eficiente de diminuir a perda de água. Extremos dessa estratégia podem ser observados em mamíferos marinhos, que produzem o leite com cerca de 40% de gordura.

A formação de casulos (“*cocoons*”) por moluscos gastrópodes e peixes pulmonados, como o muçum brasileiro, diminuem drasticamente a perda de água por evaporação.

muito concentrada. Vários tubos urinários desembocam em um ducto coletor, que, por sua vez, conduz a urina concentrada até os ureteres e em direção à bexiga e à uretra.

Nos animais terrestres, as excretas nitrogenadas do catabolismo de proteínas são normalmente eliminadas através da urina. A outra maneira de reduzir a perda de água pela urina é excretar compostos químicos nitrogenados que são pouco solúveis em água, como os uratos (em insetos e aves), reduzindo a quantidade necessária desse líquido para a produção da urina.

C) Amônia, ureia e ácido úrico

Aminoácidos e ácidos nucleicos são moléculas que contêm nitrogênio. Quando os animais catabolizam essas moléculas para produzir energia ou as convertem em carboidratos ou lipídios, eles produzem metabólitos secundários que contêm nitrogênio, chamados **excretas nitrogenadas**, as quais precisam ser eliminadas do corpo. As três principais moléculas utilizadas para a excreção de nitrogênio são a amônia, a ureia e o ácido úrico, cujas fórmulas e principais propriedades podem ser visualizadas na Tabela 4.2 a seguir, juntamente com outros dois tipos de excretas menos comuns, a guanina e a alantoína.

Tabela 4.2 – Excretas nitrogenadas e suas características

Produto de excreção	Fórmula	Solubilidade (mM)	Coefficiente de difusão	Razão H : N	Razão C : N	Toxicidade
Amônia	NH_3	52,4	Alto	3	0	Alta
Ureia	$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$	39,8	Moderado	2	0,5	Moderada
Alantoína	$\text{C}_4\text{H}_6\text{O}_3\text{N}_4$	0,016	Baixo	1,5	1	Baixa
Guanina	$\text{C}_4\text{H}_5\text{ON}_5$	0,0013	Baixo	1,25	0,8	Baixa
Ácido úrico	$\text{C}_5\text{H}_4\text{O}_3\text{N}_4$	0,0015	Baixo	1	1,25	Baixa

(Fonte: WILLMER; STONE; JOHNSTON, 2004).

O primeiro passo no metabolismo de aminoácidos e ácidos nucleicos é a remoção do grupo amino (NH_2) e sua combinação com o íon H^+ para formar **amônia** (NH_3) no fígado. A amônia é o produto de excreção mais eficiente para os animais aquáticos, pois elimina grandes quantidades de nitrogênio, com pouca perda de car-

bono, além de ser altamente solúvel e difusível em água. A sua alta toxicidade para as células não é uma ameaça para os organismos aquáticos, pois a grande quantidade de água disponível no ambiente permite uma diluição e eliminação rápida e eficiente. Em geral os órgãos osmorregulatórios não estão envolvidos na excreção da amônia em organismos aquáticos de ventilação pulmonar, como os répteis, sendo eliminada nos teleósteos principalmente através de superfícies permeáveis, em especial através das brânquias. Os animais que excretam amônia como principal molécula de eliminação de excretas nitrogenadas são chamados **amoniotélicos**, e incluem a maioria dos invertebrados aquáticos (inclusive estágios larvais de muitos insetos) e peixes ciclóstomos e teleósteos marinhos e dulcícolas. Em peixes teleósteos, até 90% da excreção de amônia ocorre passivamente através das brânquias, sendo o restante eliminado basicamente através da urina diluída. Representantes aquáticos de grupos de animais terrestres também excretam amônia, como larvas de insetos, os girinos dos sapos, crocodilos e alguns anfíbios, quelônios e ofídeos que permanecem aquáticos ao longo de suas vidas.

A **ureia** é sintetizada a partir da amônia em combinação com dióxido de carbono, através de um ciclo denominado *ciclo da ureia/ornitina*, e apresenta um conteúdo moderado de nitrogênio, e toxicidade e solubilidade intermediárias, necessitando de pequenas quantidades de água para ser excretada. Sendo mais solúvel em água, a ureia pode ser excretada em grandes quantidades na urina. Ela é transportada pela corrente sanguínea, de seu local de síntese (no fígado) para os rins, onde é excretada através da urina. Além disso, a ureia é a forma de excreção adotada comumente por vertebrados terrestres de dimensões grandes, como mamíferos, anfíbios adultos e alguns répteis, e pelos peixes cartilaginosos (elasmobrânquios), além da única rã marinha (*Rana cancrivora*) e do celacanto. Pode ser encontrada esporadicamente em outros integrantes do reino animal, como algumas minhocas, caracóis e tartarugas de água doce. Esses animais são denominados **ureotélicos**, pois neles a ureia é predominantemente produzida no metabolismo de proteínas e ácidos nucleares. A síntese de ureia é utilizada como fonte de prótons para a manutenção da homeostase (pH) por alguns animais ureotélicos, como os ruminantes.

O **ácido úrico** é uma purina sintetizada a partir de vários aminoácidos em combinação com o carbono disponível nas células. É extremamente insolúvel em água, podendo ser excretado quase como uma massa sólida ou em cristais, como ocorre nos insetos, sem efeitos tóxicos para os tecidos adjacentes. Por essas características, é o composto ideal para excreção de nitrogênio em animais terrestres de pequeno tamanho e submetidos a estresse hídrico, incluindo insetos, caracóis terrestres, aves, a maioria dos répteis pequenos e algumas rãs de ambientes áridos, como a *Phyllomedusa*, já mencionada, e a *Chiromantis sp.* Os animais que excretam ácido úrico de forma predominante são chamados **uricotélicos**. Outra vantagem da excreção de ácido úrico é que, juntamente com os sais de urato altamente insolúveis, cátions podem ser adicionados ao precipitado e excretados com pouquíssima perda de água. Assim, vertebrados terrestres podem eliminar Na^+ e K^+ como uratos, através dos rins, com menor perda de água do que através das glândulas de sal, como ocorre, por exemplo, em répteis. O ácido úrico forma um material branco pastoso no excremento das aves, chamado *guano*. A habilidade de sintetizar ácido úrico nesses grupos animais é também importante porque seus ovos estão fechados dentro de cascas impermeáveis e os metabólitos nitrogenados acumulam-se enquanto o embrião cresce dentro do ovo. A formação de ácido úrico, embora seja um processo lento e que gasta quantidades consideráveis de energia, produz um composto que cristaliza e precipita. Sendo um precipitado, ele não afeta o desenvolvimento do embrião, mesmo estando dentro do ovo, sendo depositado acumulativamente na membrana corio-alantoidiana da casca do ovo, e alguns autores chamam o processo de “rins por acumulação”.

Mamíferos também produzem um pouco de ácido úrico, mas como um produto da degradação de nucleotídeos purina, não de aminoácidos. A maioria dos mamíferos apresenta uma enzima chamada *uricase*, que converte ácido úrico em um derivado mais solúvel, a alantoína. Apenas humanos, macacos e os cães dálmatas não apresentam essa enzima, e precisam excretar ácido úrico. Em humanos a acumulação excessiva de ácido úrico nas articulações produz uma condição conhecida como gota.

A distinção entre as três formas de excreção não é absoluta, sendo que muitas anomalias ocorrem. O uso de um determinado tipo de produto nitrogenado está altamente associado ao ambiente em que o animal habita (disponibilidade de água), e muito pouco a relações filogenéticas, observando-se, por exemplo, espécies de sapos ou tartarugas amoniotéticas, ureotéticas e uricotéticas. A Tabela 4.3 a seguir resume as principais excretas nitrogenadas, em vários grupos animais.

Tabela 4.3 – Principais excretas nitrogenadas em vários grupos de animais – o ambiente aquático ou terrestre é o determinante principal do tipo de produto de excreção nitrogenada

Animal	Principal produto nitrogenado final	Hábitat	Ambiente embrionário
Invertebrados aquáticos	Amônia	Aquático	Aquático
Peixes teleósteos	Amônia, um pouco de ureia	Aquático	Aquático
Elasmobrânquios	Ureia	Aquático	Aquático
Crocodilos	Amônia, um pouco de ácido úrico	Semiaquático	Ovo cleidoico*
Anfíbios (larvas)	Amônia	Aquático	Aquático
Anfíbios (adultos)	Ureia	Semiaquático	Aquático
Mamíferos	Ureia	Terrestre	Aquático
Tartarugas	Ureia e ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidoico
Insetos	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidoico
Gastrópodes terrestres	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidoico
Lagartos	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidoico
Serpentes	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidoico
Aves	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidoico

* Ovo cleidoico: com casca relativamente impermeável.

(Fonte: SCHMIDT-NIELSEN, 2002)

Outros resíduos nitrogenados ocorrem mais raramente em excretas animais. Alguns resultam da quebra de ácidos nucleicos (purinas e pirimidinas) ao invés de proteínas, como na produção de ácido úrico. A creatinina, por exemplo, ocorre em pequenas quantidades na urina dos vertebrados. A alantoína e o ácido alantoico também resultam da degradação da purina, e ocorre em muitos moluscos e insetos, bem como na maioria dos mamíferos, exceto

A superfície reluzente de escamas de peixes teleósteos, a parte interna da concha de moluscos bivalves e a coloração iridescente das asas de lepidópteros (borboletas e mariposas) e certos coleópteros (besouros), assim como a superfície refletora (tapetum lucidum) existente atrás da retina de mamíferos de hábito noturno (felinos e canídeos), são depósitos de cristais de guanina. O processo envolvendo esses depósitos lembra aquele de deposição de urato na membrana corio-alantoidiana, processo chamado por alguns de "rins por acumulação".

primatas. Em insetos de água doce esses compostos podem tornar-se a principal excreta, tendo maior solubilidade do que o ácido úrico. Outro produto excretório importante é a guanina responsável pela excreção de 90% do nitrogênio em aranhas; alguns peixes e lesmas também excretam um pouco de **guanina**. A trimetilase pode ser produzida em pequena quantidade por alguns animais, entre eles os elasmobrânquios, para regulação osmótica do sangue.

D) Regulação nervosa e hormonal

Muitos epitélios envolvidos nos processos de osmorregulação determinam a permeabilidade a um certo íon ou água por ação hormonal, controlando a taxa de transporte de um ou mais íons ou modificando a direção do transporte.

As mudanças de permeabilidade são mais conhecidas nos rins dos vertebrados, onde a aldosterona aumenta a absorção de sódio no túbulo contornado distal, enquanto o ADH, ou vasopressina, aumenta a permeabilidade à água no ducto coletor. Mecanismos similares operam em invertebrados; nas células dos túbulos de Malpighi, hormônios peptídicos podem elevar a permeabilidade a cloretos ou alterar as mudanças na absorção de água nos túbulos menores. O controle das taxas de secreção de íons geralmente envolve a ativação de tecidos secretórios, principalmente através de suas bombas iônicas ATPásicas.

A mudança na direção do transporte de íons é bem conhecida para a absorção/secreção de NaCl no intestino de mamíferos, nas brânquias de peixes teleósteos e no intestino de larvas de insetos. Esses sistemas de controle individual estão quase sempre integrados na forma de *feedbacks* múltiplos, especialmente em insetos e

mamíferos. Diversos hormônios interagem para controlar a permeabilidade da pele, brânquias e epitélios renais, e outro conjunto de hormônios age para modular as taxas de absorção e perda de sais e a direção de movimento dos íons.

Ganho de água

As duas fontes de ganho de água para os animais são: (1) água metabólica, do processo de respiração mitocondrial, com degradação de carboidratos, lipídios ou proteínas, resultando em produção de dióxido de carbono e água; e (2) ingestão de alimentos e da própria água natural, sendo essa a principal forma de obtenção de água para a maioria dos animais.

4.6 Exemplos excepcionais de adaptação ao ambiente

A) Camelos e dromedários

Por muito tempo acreditou-se que as corcovas dos camelos e dromedários (ver Figura 4.16 a seguir) eram locais de armazenamento de água. Mas, há muito se sabe que elas são na verdade preenchidas por gordura. A gordura libera grandes quantidades de água quando é oxidada (mais do que seu próprio peso), sendo uma alternativa mais leve do que a água para armazenamento e transporte por longas distâncias. Mas, a gordura na corcova não é o principal motivo pelo qual os camelos e dromedários conseguem percorrer os desertos por quilômetros e semanas sem beber água nenhuma, pois a própria respiração para obtenção de O_2 para oxidação da gordura é um processo que gasta água.

Os camelos adotam duas estratégias principais para sobreviverem nos desertos por longos períodos. A primeira delas é que esses animais possuem uma capacidade impressionante de conservar a água em seus corpos. Uma das maneiras pelas quais fazem isso é elevando a temperatura de seus corpos em até $6^{\circ}C$ durante o dia (mantendo o cérebro sempre mais frio), e reduzindo a temperatura na mesma proporção durante a noite. Isso faz com que a diferença de temperatura entre o corpo do animal e o ambiente seja menor,



Figura 4.16 – O camelo bactriano ou asiático (A), nativo da Ásia central, apresenta duas corcovas ou bossas (*Camelus bactrianus*), e o dromedário ou camelo árabe (B) possui apenas uma corcova ou bossa (*Camelus dromedarius*), sendo nativo da região nordeste da África e da porção oeste da Ásia.

Quanto maior for a desidratação, maior será a viscosidade do sangue, o que leva a um aumento da atividade cardíaca, aumento de calor e maior perda de água para refrigerar-se. Esses eventos ocorrem em humanos perdidos no deserto, que morrem em poucas horas se não houver reposição hídrica.



Figura 4.17 – Rato-canguru, gênero *Dipodomys*, é um pequeno roedor nativo da América do Norte com adaptações excepcionais a ambientes xéricos.

reduzindo a perda de água. Outras estratégias para conservação de água incluem: (1) a produção de fezes secas e urina concentrada; (2) redução na produção de urina quando em situação de desidratação; (3) pêlos grossos, e às vezes brilhantes, que funcionam como um escudo isolante térmico contra o calor do sol; (4) comportamento que minimiza o influxo de calor, posicionando-se em relação ao sol de maneira que uma menor superfície fique exposta diretamente aos raios solares (ficando de frente para o sol, por exemplo). A segunda estratégia de sobrevivência nos desertos é que camelos e dromedários possuem uma capacidade incomum de tolerar a desidratação. Animais que não apresentam uma longa história evolutiva em ambientes desérticos, como cães e cavalos, correm grande risco de vida quando desidratam de 10 a 15% de seus pesos corporais. Dromedários podem suportar o dobro, havendo relatos de casos de animais que desidrataram de 30 a 40% do peso corporal e ainda permaneceram alertas e funcionais. É importante salientar que o volume plasmático permanece praticamente o mesmo, sem implicar em aumento da **viscosidade do sangue**, um processo de retroalimentação positiva. Assim, mesmo apresentando a mesma quantidade de água corporal de qualquer animal comum, os camelos e dromedários apresentam capacidades excepcionais de conservar a água e de tolerar a desidratação. Além disso, são capazes de consumir plantas do deserto e recuperar parte da água perdida.

B) Ratos-cangurus

Os ratos-cangurus (*Dipodomys spp* - Figura 4.17 a seguir) e alguns outros pequenos roedores de regiões desérticas da América do Norte possuem a notável capacidade de viver indefinidamente à base de alimentos secos, apesar de nunca beberem água (exceto as fêmeas em período reprodutivo, que necessitam ingerir água para a produção de leite)!

Assim como os camelos, esses animais apresentam um conteúdo de água semelhante aos demais mamíferos (em torno de 66%), e conseguem mantê-lo apesar do ambiente e da dieta baseada em grãos. Os ratos-cangurus, assim como os demais organismos, conseguem manter o peso e o equilíbrio hídrico fazendo com que a

perda de água não exceda o ganho. Ou seja, a água obtida do próprio alimento e da oxidação do mesmo (água metabólica), não ultrapassa a quantidade de água perdida através das fezes, urina e evaporação transpiratória. As fezes são excretadas muito secas e o principal produto de excreção é a ureia. A urina é extremamente concentrada (cerca de 25 vezes, comparativamente ao plasma), pois esses animais apresentam uma capacidade notável de concentração renal devido à extensão das alças de Henle, potencializando o mecanismo contracorrente concentrador de urina. A via mais importante de perda de água é a evaporação, principalmente através do trato respiratório, dependendo, portanto, da umidade relativa do ar para a manutenção do balanço hídrico. Quando a umidade relativa do ar se torna inferior a 20%, **o rato-canguru perde muita água por evaporação**, e não consegue manter o balanço hídrico. Dessa forma, esses animais passam a maior parte do dia e de suas vidas em **torpor**. Durante o torpor os ratos-cangurus permanecem em posição fetal, com as narinas junto aos pêlos abdominais para melhor aproveitar a umidade do ar exalado durante a expiração, em tocas subterrâneas, onde a umidade do ar é mais elevada do que o ar seco do deserto e o equilíbrio hídrico pode ser mantido.

O tamanho corpóreo, a exemplo do que já foi salientado anteriormente, é determinante na análise do balanço hídrico e capacidade osmorregulatória.

As primeiras formas de vida surgiram no ambiente marinho. Ao longo dos processos filogenéticos, os animais (e outras formas) ocuparam igualmente o ambiente dulcícola e terrestre, o que acarretou novos desafios em termos de equilíbrio hídrico, conteúdo de sais e formas de excreção.

Durante pouco mais de uma hora, quando expostos ao calor do deserto. Com uma massa corpórea de cerca de 30 g e que perde aproximadamente 13% de sua massa em água (cerca de 4 ml/h), a partir de uma hora e meia perderiam 20% (6 ml), aproximando-se de seu limite máximo (25%). Por isso, eles têm o hábito crepuscular, saindo de suas tocas preferencialmente nas primeiras horas do amanhecer e anoitecer, quando o gradiente de temperatura é mais ameno.

Torpor se caracteriza como por depressão metabólica profunda, com economia de energia, alimento e água.

Resumo

A vida na Terra evoluiu em estreita relação com as propriedades e peculiaridades da água, e todas as formas de vida continuam dependentes dela em diferentes níveis. Em ecossistemas aquáticos e na maioria dos ambientes terrestres temperados e tropicais, a água é abundante e a sua conservação dentro do corpo dos animais não é difícil. Por outro lado, para animais osmorreguladores, manter um equilíbrio osmótico preciso é uma tarefa constante, que pode exigir uma significativa proporção dos esforços metabólicos de todas ou de algumas células especializadas do corpo de um animal. A maioria dos animais invertebrados marinhos, entretanto, é osmoconformista.

Em *habitats* hiposmóticos, a absorção de água em excesso deve ser evitada, e a proporção de esforço metabólico para impedir essa entrada de água precisa ser elevada. Em muitos *habitats* terrestres, o perigo de dessecação é permanente, de forma que adaptações fisiológicas, estruturais e comportamentais sofisticadas são necessárias para prevenir perdas fatais de água corporal. Controlar o balanço de água e íons é ainda mais essencial do que o controle da temperatura corpórea de um animal e, juntamente com a obtenção de alimento, é o fator mais importante para a sobrevivência de muitos animais.

As principais características de excreção e osmorregulação nos diversos grupos animais estudados ao longo deste Capítulo podem ser visualizadas no Quadro 4.2 a seguir.

Quadro 4.2 – Quadro-resumo das principais características dos grupos animais estudados quanto à excreção e osmorregulação

Animal	Habitat	Produto de excreção	Concentração sanguínea em relação ao meio	Concentração das excreções em relação ao sangue	Órgãos excretores	Osmorregulação
Platelmintos	Água doce	Amônia	-	Hipotônica	Protonefrídios com células flama	Não bebem água.
Anelídeos	Água doce ou terrestre	Amônia	Hipertônica	Hipotônica	Metanefrídios	Não bebem água.
Insetos	Terrestre	Ácido úrico	-	Hipertônica	Túbulos de Malpighi	Bebem água.
Peixes cartilaginosos	Água salgada	Ureia	Isotônica	Isotônica	Rins	Não bebem água, ureia ajuda a reter água.
Peixes ósseos	Água salgada	Amônia	Hipotônica	Isotônica	Rins e brânquias	Bebem água e excretam sal.
	Água doce	Amônia	Hipertônica	Hipotônica	Brânquias e Rins	Não bebem água e absorvem sal.
Anfíbios	Água doce, terrestre	Amônia (larva) Ureia (adulto)	Hipertônica	Hipotônica	Rins e pele	Não bebem água e absorvem sal.
Répteis e aves	Água salgada	Ureia e ácido úrico	Hipotônica	Hipertônica	Rins	Bebem água e excretam sal.
	Terrestre	Ácido úrico	-	Hipertônica	Rins	Bebem água.
Mamíferos	Água salgada	Ureia	Hipotônica	Hipertônica	Rins	Não bebem água.
	Terrestre	Ureia	-	Hipertônica	Rins	Bebem água.

Bibliografia utilizada e recomendada

HILL, Richard W.; WYSE, Gordon A.; ANDERSON, Margaret.
Animal physiology. 2. ed. Sinauer Associates, 2008. 762 p.

LARSON, Allan; HICKMAN JR., Cleveland P.; ROBERTS, Larry
S. **Princípios integrados de zoologia**. 11. ed. Guanabara Koogan,
2004. 827 p.

SCHMIDT-NIELSEN, Knut. **Fisiologia animal**: adaptação e meio
ambiente. 5. ed. Editora Santos, 2002. 611 p

WILLMER, Pat; STONE, Graham; JOHNSTON, Ian.
Environmental physiology of animals. 2. ed. Blackwell
Publishing, 2004. 768 p.

Websites

http://ava.ead.ftc.br/conteudo/circuito1/biologia/periodo5/01-fisiologia_animal_e_comparada/bloco1/tema2/pagina07.html

[http://www.scribd.com/doc/3213579/
Licenciatura-em-Biologia-Fisiologia-Animal-Comparada](http://www.scribd.com/doc/3213579/Licenciatura-em-Biologia-Fisiologia-Animal-Comparada)

CAPÍTULO 5



Função endócrina

Este capítulo tem por objetivo abordar o sistema endócrino em suas ações de controle sobre tecidos alvos e sistemas. As suas ações na manutenção da homeostasia passam pelo controle sobre o metabolismo e equilíbrio hídrico e salino, que serão vistos juntamente com as funções adaptativas ao estresse e no processo de transformação que ocorre na metamorfose.

5.1 Introdução

Uma grande variedade de funções fisiológicas está sob o controle endócrino ou é influenciada por hormônios. Estes são substâncias que são secretadas pelo organismo e promovem efeito internamente, no mesmo indivíduo, diferindo dos feromônios, que são substâncias secretadas no meio ambiente e têm efeito sobre uma população de determinada espécie.

Hormônios são substâncias químicas produzidas e liberadas por células neurais e endócrinas ou por neurônios. Os hormônios exercem influência regulatória na função de células distantes, alcançadas via corrente sanguínea, sendo efetivos em baixas concentrações.

Com frequência encontramos o controle endócrino sendo referido como um controle químico, de modo a diferenciá-lo do controle nervoso. No entanto, a transmissão de sinais nervosos em nível sináptico também é de natureza química. Além disso, o sistema nervoso atua diretamente no controle hormonal, bem como é um importante produtor de hormônios.

A principal diferença entre esses dois importantes sistemas de controle está na maneira como seus sinais são transmitidos e percebidos pelas células. No controle neural, os axônios terminais dos neurônios liberam neurotransmissores que se difundem por curtas distâncias até se ligarem em receptores nas células pós-siná-

ticas. A curta distância percorrida na transmissão do sinal torna o seu efeito rápido e localizado. Os neurotransmissores são reabsorvidos ou inativados por enzimas, por isso os sinais neurais são rapidamente encerrados.

No controle endócrino, os hormônios secretados por células endócrinas ou neuroendócrinas percorrem longas distâncias através da corrente sanguínea, até encontrar as células alvo em que exercerão seus efeitos. Os hormônios podem influenciar uma grande população de células desde que essas células expressem moléculas receptoras para eles. Em contraste com o controle neural, o controle hormonal sofre uma latência maior para seu estabelecimento e isso se deve, em parte, à distância percorrida pelo hormônio até a célula receptora. Além disso, alguns hormônios controlam a expressão de genes e de proteínas na célula alvo e, por isso, a resposta que eles iniciam só será observada depois de certo tempo, quando a síntese da proteína estiver terminada.

Os processos controlados pelo sistema endócrino, tanto em vertebrados como em invertebrados, incluem funções relacionadas ao metabolismo, **homeostase**, crescimento, desenvolvimento, reprodução e comportamento. Dessa maneira, os hormônios têm efeitos amplos e expressivos, influenciando mudanças fisiológicas em vários tecidos e órgãos a fim de aperfeiçoar o sucesso do desenvolvimento do animal e da espécie.

Para que os hormônios atuem como reguladores de processos fisiológicos, é necessário que sua síntese e secreção sejam controladas. A maioria das células endócrinas sintetiza e libera alguns hormônios constantemente, mas a taxa de liberação é variável dependendo do sistema de controle. A regulação principal ocorre por meio de **retroalimentação negativa**, em que os níveis sanguíneos do próprio hormônio “informam” o hipotálamo para cessar sua liberação, ocorrendo flutuações que podem ser pequenas. Mas o sistema e principalmente o hipotálamo sofrem influências do meio externo, o que pode resultar em flutuações maiores dos níveis de hormônios e seus elementos reguladores, adaptando o indivíduo para diferentes contextos e demandas. A melatonina, produzida pela pineal, é um exemplo de hormônio que sofre grande influência do meio externo, de modo que períodos prolongados de ilumi-

Homeostase

Manutenção de uma estabilidade no meio interno à custa do equilíbrio dinâmico entre as diversas funções orgânicas.

Retroalimentação

Processo pelo qual o nível de atividade de um fenômeno ou a concentração de uma substância interfere nos sinais que o causaram. A retroalimentação pode intensificar o sinal que o iniciou, sendo denominado retroalimentação positiva, mais rara no organismo do que a retroalimentação negativa, que controla a atividade do circuito, diminuindo os sinais de entrada ou que deram início ao fenômeno.

nação inibem a sua liberação, o que facilita o desenvolvimento e a função das gônadas, iniciando o período reprodutivo em algumas espécies.

De modo geral, quanto mais hormônio é secretado, maior é a sua concentração no sangue, e mais expressivo será o seu efeito na célula alvo. Como os hormônios secretados no sangue são degradados por enzimas circulantes ou em órgãos como o fígado e rins, estes não ficam indefinidamente na circulação. A concentração hormonal no sangue depende, portanto, de um balanço entre a taxa de adição, através da secreção (eliminação de substâncias para o meio externo), e a taxa de remoção, por meio de degradação metabólica e excreção. No entanto, a taxa de adição tem uma influência maior, uma vez que as taxas de remoção são praticamente constantes.

Existe um conservadorismo estrutural e funcional muito grande nos hormônios produzidos pelos vertebrados; no entanto, outros hormônios são específicos em suas funções e diferem de maneira característica de um grupo para outro. Já nos invertebrados os hormônios são peculiares aos grandes grupos taxonômicos. Além disso, as concentrações de um mesmo hormônio podem variar expressivamente, levando a processos distintos em um mesmo indivíduo.

5.2 Natureza química dos hormônios

A estrutura de um hormônio está intimamente relacionada ao processo pelo qual sua ação é comunicada à célula alvo. Dessa maneira, a partir da estrutura e da natureza química, os hormônios foram classificados em três grupos distintos: (1) esteroides, (2) peptídeos e (3) aminas.

Os hormônios esteroides são todos derivados do colesterol, que apresenta três anéis de seis carbonos e um anel de cinco carbonos como estrutura básica. As modificações nessa estrutura acarretam a formação de uma série de hormônios fundamentais, nos quais pequenas alterações podem resultar em grandes diferenças nos efeitos fisiológicos. Os hormônios esteroides são lipossolúveis e, por isso, podem passar através da membrana celular para alcançar moléculas receptoras no interior das células. Os hormônios desse

grupo compreendem os andrógenos adrenocorticais, estrógenos, progesteronas e corticoides, como a cortisona e a aldosterona.

Os hormônios peptídeos e proteicos são estruturalmente compostos de uma cadeia geralmente curta de aminoácidos. Em vertebrados, incluem-se nesse grupo os hormônios antidiuréticos, a insulina e os hormônios de crescimento. Como exemplos de hormônios peptídeos em invertebrados têm-se o hormônio liberador de gametas em estrelas-do-mar e hormônios diuréticos em insetos. Os hormônios peptídeos e proteicos podem variar muito em relação ao seu peso molecular, desde apenas três resíduos de aminoácidos, como o hormônio liberador de tireotropina (TRH), até hormônios que possuem aproximadamente 200 aminoácidos, como hormônios de crescimento. Esta classe de hormônios é solúvel em soluções aquosas.

Os hormônios amínicos são aminoácidos modificados derivados do triptofano (melatonina, secretada pela glândula pineal em vertebrados) ou derivados da tirosina (catecolaminas e iodo-tironinas). As catecolaminas são amplamente encontradas como transmissores sinápticos tanto em vertebrados quanto em invertebrados. No entanto, três catecolaminas também atuam como hormônios em vertebrados: a adrenalina (também conhecida como epinefrina), a noradrenalina (ou norepinefrina) e a dopamina. As iodo-tironinas são produzidas pela glândula tireoide de vertebrados e possuem a propriedade de serem ricas em iodo. Enquanto a melatonina e a catecolamina são solúveis em água, as iodo-tironinas são solúveis em lipídios.

Síntese, armazenamento e liberação de hormônios

Hormônios esteroides são sintetizados a partir do colesterol. Células estrogênicas utilizam diferentes passos bioquímicos e conjuntos de enzimas para produzir diferentes hormônios esteroides. Esses hormônios são secretados por difusão através da membrana celular. A representação de alguns hormônios esteroides está na Figura 5.1.

Hormônios peptídeos são sintetizados por transcrição de DNA, tradução e alterações pós-transcricionais. São armazenados em vesículas e secretados por exocitose. Como exemplo dos diversos hormônios peptídicos, encontra-se na Figura 5.2 a seguir a representação da molécula precursora da insulina.

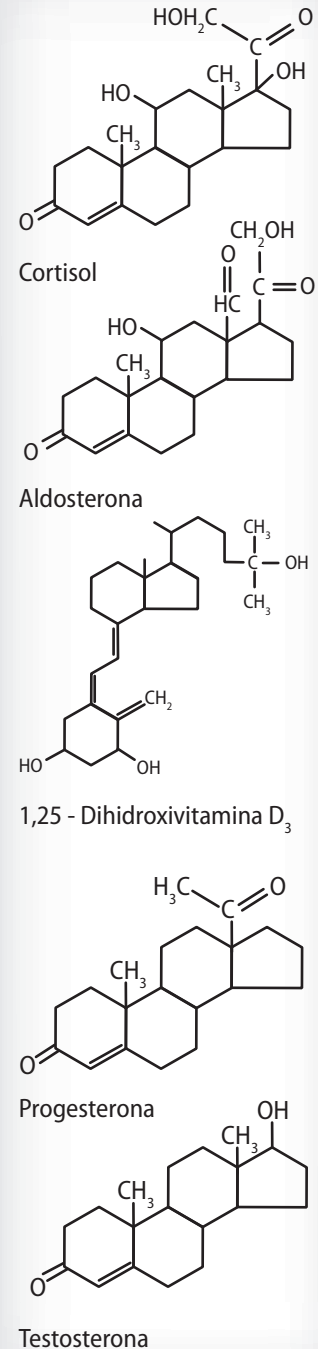
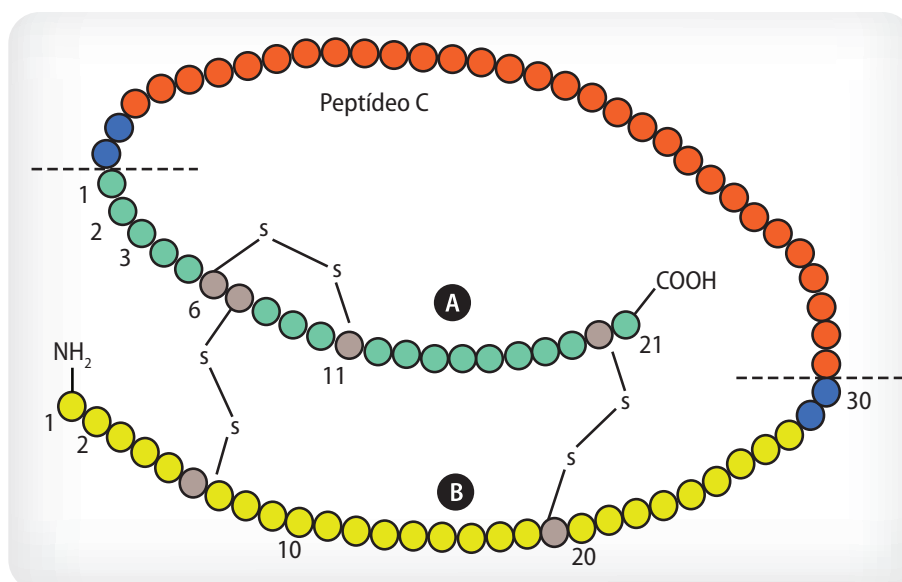


Figura 5.1 – Estrutura química dos hormônios esteroides, sintetizados a partir do colesterol. (Adaptado de: <<http://dinakaufman.com/artigos/>>).

Figura 5.2 – Estrutura da pró-insulina humana, com uma cadeia A em verde e uma B em amarelo, ligadas entre si pelo peptídeo C em vermelho e pontes dissulfeto em cinza. (Adaptado de: <<http://www.scielo.br/>>).



5.3 Interações hormonais com a célula alvo

O início da interação entre o hormônio e a célula alvo ocorre com a ligação do hormônio a receptores específicos presentes na célula alvo e ausentes em outros tipos celulares. Alguns hormônios ligam-se a receptores intracelulares enquanto outros ligam-se a receptores presentes na membrana das células. Três tipos de receptores (Figura 5.3) são importantes na ação hormonal: receptores intracelulares, proteínas G (receptores acoplados à membrana) e receptores de membrana “enzima-like” ou semelhantes a enzimas.

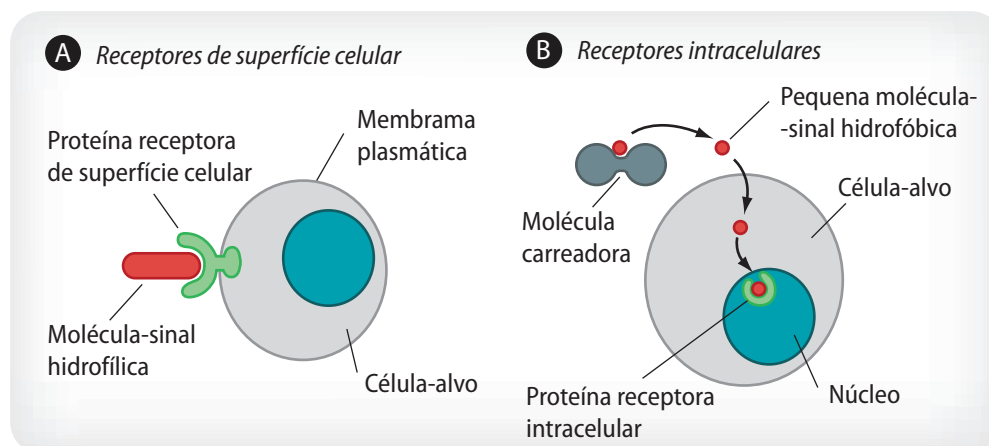


Figura 5.3 – Os receptores para as ações hormonais podem ser encontrados na superfície celular (A) ou no interior da célula. (Adaptado de: ALBERTS, 2010. p. 881).

Hormônios lipossolúveis, como esteroides e iodotironinas, ligam-se a receptores intracelulares. Uma vez que são solúveis em lipídios, esses hormônios entram na célula por difusão através da bicamada lipídica da membrana celular ou são carregados por proteínas lipossolúveis. Seus receptores específicos estão localizados ou no citoplasma ou na membrana (carioteca) do núcleo. Quando há a interação entre o hormônio e o receptor, forma-se o complexo hormônio-receptor, o qual age como um fator de expressão que interage com o DNA da célula e modifica a expressão gênica. Uma vez que pode controlar os processos de transcrição e tradução, o hormônio influencia diretamente a síntese de proteínas pela célula alvo. As novas proteínas, que podem ser enzimas ou proteínas estruturais, colocam em prática a resposta fisiológica na célula em questão. Essa resposta não é imediata devido ao tempo necessário para a síntese das proteínas; no entanto, haverá resposta até que as proteínas sejam degradadas. Algumas células alvo de hormônios esteroides, como a aldosterona, o estrógeno e alguns glicocorticoides, possuem receptores de superfície, podendo desencadear efeitos rápidos denominados *efeitos não genômicos*.

Quando hormônios esteroides ligam-se a receptores de membrana e não exercem seus efeitos no controle da expressão gênica, mas funcionam como hormônios solúveis em água.

Por serem solúveis em água, os hormônios peptídeos e as catecolaminas não difundem para o interior das células. Seus receptores estão na membrana plasmática e possuem sítios de ligação hormonal voltados para sua face externa. A ativação desses receptores altera a permeabilidade da membrana ou ativando um sistema de segundos mensageiros intracelular pela rota da proteína G. Entre esses segundos mensageiros estão incluídos o cAMP, cGMP e os íons Ca^{2+} .

Poucos hormônios peptídeos, como a insulina e os hormônios de crescimento, ligam-se a receptores “semelhantes a enzimas”. Os hormônios peptídeos manifestam seus efeitos primariamente pela alteração da atividade de proteínas já existentes, pelo que suas ações podem ser mensuradas em minutos. Entretanto, alguns desses hormônios podem alterar a atividade gênica.

5.4 Substâncias transmissoras

A transmissão sináptica entre as células nervosas é realizada por muitas substâncias transmissoras, e entre elas a acetilcolina e a noradrenalina são de particular interesse. No contato com as vísceras, as terminações dos nervos simpáticos liberam noradrenalina, e os parassimpáticos a acetilcolina.

Os principais componentes do sistema nervoso periférico de vertebrados são nervos sensoriais, nervos motores e o sistema nervoso autônomo. O sistema nervoso autônomo é dividido em sistema nervoso simpático, parassimpático e entérico, que, conjuntamente, controlam o funcionamento dos órgãos internos, tais como o coração, o estômago, as glândulas, o intestino e os rins, entre outros. Esses órgãos funcionam sem a necessidade do controle voluntário, e os efeitos da inervação simpática e parassimpática são muitas vezes antagônicos.

Lembre-se que nos animais de respiração aquática obrigatória, isto é, que retiram o oxigênio dissolvido na água, o O_2 é o regulador da ventilação bronquial.

Muitas substâncias presentes em pequenas quantidades no organismo apresentam efeito fisiológico bastante acentuado no sistema nervoso. No entanto, o fato de uma substância causar uma reação semelhante a algum fenômeno nervoso de ocorrência normal não determina que ela seja um transmissor. Muitas substâncias carregadas pelo sangue claramente não são hormônios, um exemplo disso é o CO_2 . As moléculas de CO_2 são produzidas pelo metabolismo e agem sobre o sistema respiratório dos vertebrados pulmonados, aumentando a **ventilação**. Entretanto, não é liberado primariamente por células secretoras especializadas e é encontrado constantemente no sangue, geralmente em altas concentrações.

5.5 Células e Glândulas Endócrinas

As glândulas podem estar organizadas de três maneiras distintas: **discreta, difusa ou intermediária** (Figura 5.4).

Em organismos menos complexos, as células que possuem função endócrina estão difusamente distribuídas pelo corpo. Em in-

vertebrados, a função endócrina ocorre através de complexos ou corpúsculos **neuro-hemais**, evidenciando a íntima associação entre as secreções endócrinas e o sangue ou hemolinfa. Em animais mais complexos, é possível encontrar aglomerados dessas células formando as chamadas **glândulas endócrinas**. Essas estruturas sintetizam e liberam diretamente para a circulação os seus hormônios característicos, dotados de propriedades físicas, fisiológicas ou farmacológicas específicas. Nas glândulas discretas, duas regiões distintas podem ser discriminadas: uma neurosecretora e

Células neurosecretoras são células que liberam hormônios a partir da atividade de neurônios. Células não neurosecretoras são células de origem epitelial que liberam hormônios a partir do estímulo de outros hormônios, mas não necessariamente, como as células das Ilhas de Langerhans, no pâncreas dos vertebrados, que também recebem estímulos nervosos.

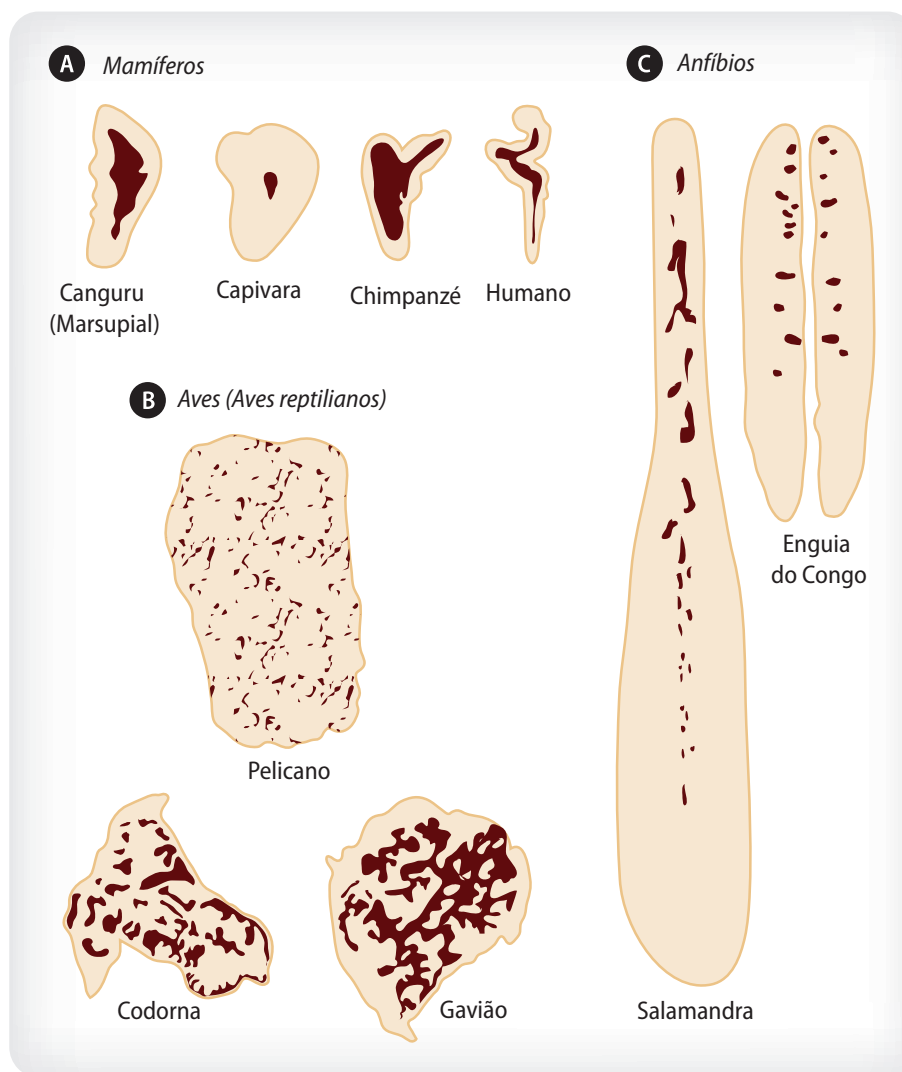


Figura 5.4 – Tipos de glândula segundo o tipo de distribuição das células neuroendócrinas e epiteliais. Em mamíferos (A), a adrenal é uma glândula discreta com a medula, secretora de catecolaminas, separada do córtex. Nas aves (B), as células secretoras de catecolaminas estão dispostas entre células não secretoras de catecolaminas. Nos anfíbios (C), as células adrenais formam caminhos com células secretoras de esteroides (manchas escuras) e catecolaminas nos rins. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008. p. 400).

outra não neurosecretora. Por exemplo, a glândula adrenal possui uma medula central, que sintetiza e secreta catecolaminas (adrenalina e noradrenalina), e um córtex, que produz e libera diversos hormônios esteroides.

Em aves e répteis, não existe essa distinção, e as células neurosecretoras estão distribuídas entre as células não neurosecretoras. Em anfíbios se encontra é uma situação intermediária, de regiões com aglomerados de células neuroendócrinas e outras com uma distribuição difusa (Figura 5.4). Atualmente sugere-se que o tipo de distribuição discreta das glândulas teve como base a organização difusa, que se modificou ao longo do tempo para melhor adaptar-se ao meio.

As funções das glândulas com funções mais bem definidas estão apresentadas na Tabela 5.1.

Tabela 5.1 – Glândulas endócrinas de vertebrados e seus hormônios: hipófise ou pituitária; gônadas (ovário/testículo); adrenal; tireoide; pâncreas; pineal.

Fonte	Hormônio	Principais funções
Adeno-hipófise	Hormônio adrenocorticotrópico (ACTH)	Estimula o córtex adrenal.
	Hormônio tireotrópico (TSH)	Estimula a tireoide.
	Hormônio folículo-estimulante (FSH)	Estimula o desenvolvimento do folículo ovariano e o dos túbulos seminíferos nos testículos.
	Hormônio luteinizante	Estimula a conversão do folículo ovariano em corpo lúteo; estimula a produção de progesterona e testosterona.
	Prolactina	Estimula a produção de leite; osmorregulação em peixes.
Ovário	Estrógeno	Dá início e mantém características sexuais secundárias femininas; inibe a liberação de FSH.
	Progesterona	Atua juntamente com os estrógenos na estimulação de características sexuais femininas; dá suporte e propicia a formação de glândulas na mucosa uterina; inibe a liberação de LH e FSH.
Testículos	Testosterona	Dá início e mantém as características sexuais secundárias masculinas.
Tireoide	Tiroxina, tri-iodotironina	Estimula o metabolismo oxidativo; a metamorfose de anfíbios; inibe a liberação de TSH; participa na termorregulação.

Fonte	Hormônio	Principais funções
Pâncreas	Insulina	Reduz a glicose sanguínea; estimula a formação e o armazenamento de carboidratos.
	Glucagon	Aumenta a glicose sanguínea pela mobilização de glicogênio do fígado.
Pineal ou epífise	Melatonina	Afeta ou controla o ritmo diário.
Medula adrenal	Adrenalina, noradrenalina	Intensifica a função simpática (vasodilatação no músculo, no fígado e nos pulmões; vasoconstrição em muitos órgãos viscerais); aumento da glicemia.

(Fonte: SCHMIDT-NIELSEN, 2002. p. 499-500).

5.6 Controle do sistema endócrino

O sistema endócrino regula e influencia diversas funções nos organismos. De modo geral, podem ser identificadas cinco áreas básicas de controle (Tabela 5.2). Três delas estão relacionadas a funções metabólicas e manutenção da homeostase e as outras duas ao crescimento, ao desenvolvimento e à reprodução. Grande parte dos hormônios é estruturalmente e funcionalmente semelhante em todas as classes de vertebrados, embora outros possuam funções diferenciadas em cada grupo de animais. Por exemplo, a prolactina em mamíferos estimula a secreção de leite, em pombos promove a formação do *“leite de papo”* e em peixes exerce sua ação sobre a função renal e permeabilidade das brânquias.

• *“Leite de papo” é uma substância nutritiva com a qual algumas aves, como os pombos, os pinguins e os flamingos, utilizam para alimentar os seus filhotes enquanto são dependentes. Essa substância é rica em proteínas (12,5%) e gordura (8,6%); contém 1,4% de minerais e o restante é água. Apesar do nome e de sua produção ser estimulada pela prolactina na época de reprodução, o “leite de papo” é produzido tanto pelas aves fêmeas quanto pelos machos e não tem constituição e processo de formação semelhante à do leite.*

Tabela 5.2 – Principais áreas funcionais sob controle endócrino em vertebrados, acompanhadas dos hormônios mais conhecidos relacionados

Digestão e funções metabólicas	Secretina, gastrina, insulina, glucagon, noradrenalina, tiroxina, corticoides adrenais.
Osmorregulação, excreção, metabolismo de água e sal	Vasopressina, prolactina, aldosterona.
Metabolismo do cálcio	Paratormônio, calcitonina.
Crescimento e alterações metabólicas	Hormônio do crescimento, andrógenos adrenocorticais, tiroxina (metamorfose), hormônio melanotrópico (alterações de cor em anfíbios).
Órgãos reprodutores e reprodução	Hormônio folículo estimulante, hormônio luteinizante, estrógeno, progesterona, prolactina, testosterona

(Fonte: SCHMIDT-NIELSEN, 2002. p. 501).

O controle e a integração do sistema endócrino estão intimamente ligados ao sistema nervoso. A modulação de controle das vias endócrinas por comando hormonal e neural ocorre tanto em vertebrados como em invertebrados, já que apresentam características gerais comuns em ambos os sistemas. Auxiliando nessa integração, células nervosas se modificam adquirindo uma capacidade endócrina, por liberarem suas secreções na circulação, preservando sua capacidade de gerar e responder a potenciais de ação. De outra maneira, neurônios estabelecem contato sináptico com as células secretoras que, ao despolarizarem, transmitem suas informações químicas. Estes últimos aparecem bem descritos em pelo menos quatro grandes filos: Moluscos, Anelídeos, Artrópodes e Cordados.

A seguir vamos utilizar como caso ilustrativo os diferentes mecanismos de controle existentes na glândula pituitária (ou hipófise) dos vertebrados, e mostrar como os sistemas nervoso e endócrino vão influenciar diversos outros sistemas e funções metabólicas, lembrando que os princípios aqui apresentados aplicam-se para outros tecidos endócrinos, tanto para vertebrados como para invertebrados. Mas em termos de estrutura e função, será abordado o sistema endócrino dos vertebrados.

5.6.1 Neuro-hipófise: controle neural sobre células neuroendócrinas

A neuro-hipófise, também conhecida como pituitária posterior, é um exemplo de como o controle neural é exercido sobre células neurosecretoras (Figura 5.5). Os hormônios secretados por essa estrutura são sintetizados em células neurosecretoras que possuem seus corpos celulares localizados no hipotálamo e que lançam seus axônios até a porção nervosa da neuro-hipófise. Esta por sua vez libera os hormônios na corrente sanguínea de uma profusa vascularização capilar. Os dois hormônios peptídicos liberados pela neuro-hipófise (neurosecretados) são a vasopressina (também chamada de hormônio antidiurético – ADH) e a ocitocina.

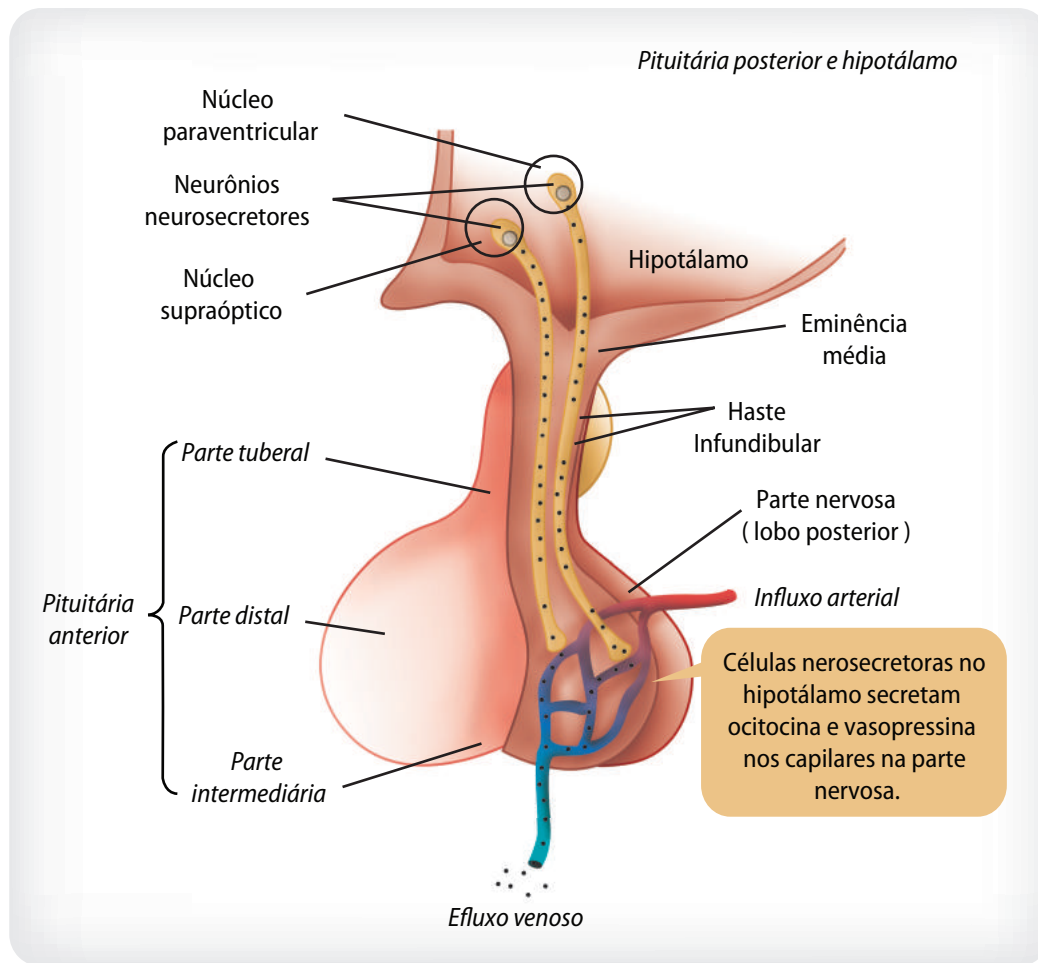


Figura 5.5 – Os neurônios hipotalâmicos se projetam para a neuro-hipófise, onde suas terminações axônicas liberam ocitocina e vasopressina na circulação sanguínea. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008. p. 402).

Quando as células hipotalâmicas despolarizam, suas terminações axonais liberam por exocitose os seus neuro-hormônios na circulação. Por exemplo, a vasopressina depende do processamento da informação sobre a pressão osmótica e concentração osmótica nos fluidos corporais em nível de hipotálamo. Uma vez que a informação é de pressão osmótica alta e/ou baixo volume plasmático, as células secretoras responsáveis pela síntese da vasopressina no hipotálamo geram um potencial eletroquímico e conduzem esse potencial até as suas terminações, na pituitária posterior, que liberam o hormônio na corrente sanguínea. Uma vez na circulação sanguínea, a vasopressina atua sobre os rins, promovendo a reabsorção de água, restabelecendo a pressão osmótica e o volume sanguíneo ideal. A ocitocina é estimulada pela: sucção dos mamilos

A neuroendocrinologia tem apontado a participação da ocitocina no cuidado parental (com a prole), na capacidade de reconhecimento de faces, na união conjugal (por isso é referido como o “hormônio do amor”) e nas manifestações de ansiedade.

durante a amamentação, ou a distensão da cérvix do útero durante o parto nas fêmeas dos mamíferos; na ejaculação, atuando sobre os canais deferentes e mais recentemente lhe são atribuídos vários *papéis comportamentais*.

5.6.2 Adeno-hipófise: controle neural sobre células endócrinas

Diferentemente da neuro-hipófise, a adeno-hipófise (Figura 5.6) é controlada de uma maneira “indireta”. As células neuroendócrinas no hipotálamo secretam hormônios em uma rede capilar (sistema porta-hipofisário) pertencente ao sistema porta-hipotálamo-hipofisário, que atingem as células endócrinas presentes na pituitária anterior, a adeno-hipófise. Esta responde aos hormônios liberadores com a secreção de outros hormônios tróficos que atuam nos tecidos do corpo, incluindo outras glândulas endócrinas, que podem ser estimuladas ou inibidas. Por exemplo, o hormônio de crescimento (GH), liberado pela adeno-hipófise, influencia o crescimento e o metabolismo em tecidos musculares e ósseos; o hormônio estimulador da tireoide (TSH), produzido na mesma glândula, exerce ação na tireoide estimulando a secreção dos hormônios tireoidianos.

5.7 Resposta ao estresse

A resposta ao estresse, denominada Síndrome de Fuga ou Luta (“*Fight or Flight*”), assim como outros processos fisiológicos modulados por hormônios, resulta em uma cascata de ativação ou **efeito cascata**, em que a secreção de uma molécula ativa outra, e assim por diante, levando a uma amplificação do sinal a cada etapa. Os mecanismos de transdução envolvendo segundos mensageiros promovem essa amplificação, fazendo com que o controle do processo possa ser realizado à custa de variações muito discretas de hormônios.

Durante a resposta ao estresse ocorrem várias alterações fisiológicas no organismo, como o aumento da frequência cardíaca e respiratória, ao mesmo tempo em que o sistema cognitivo e de alerta se tornam mais aguçados. O consumo energético é direcionado

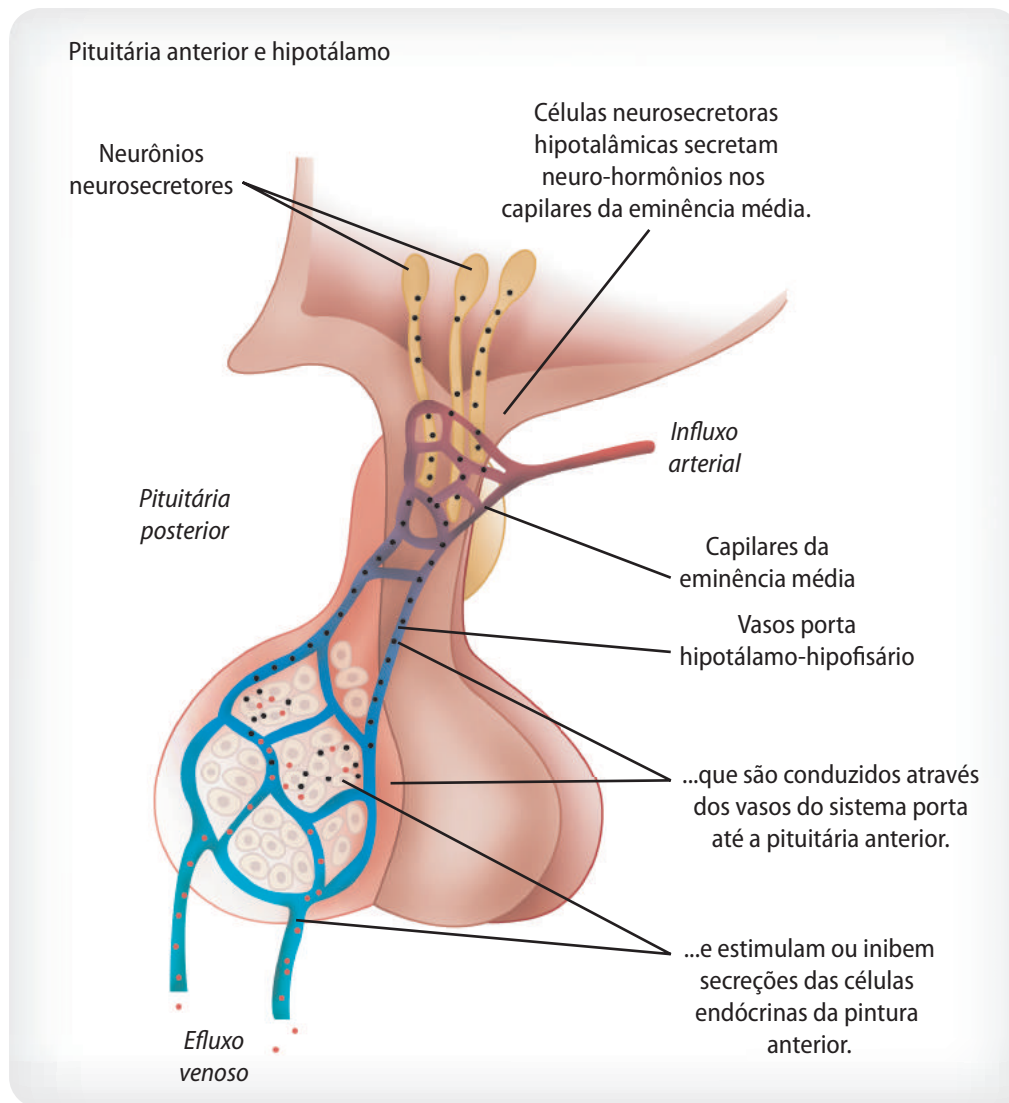


Figura 5.6 – Representação da estrutura do hipotálamo e da adeno-hipófise (pituitária anterior). Células neurosecretores no hipotálamo liberam neuro-hormônios (fatores de liberação) nos capilares próximos (sistema porta-hipofisário), que se dirige através do sistema porta até a adeno-hipófise, estimulando ou inibindo (por meio de fatores tróficos) a secreção de células presentes nesta estrutura. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008. p. 402).

para o metabolismo de gorduras, de forma a produzir mais ATPs por massa consumida. Todas essas alterações estão direcionadas para garantir a sobrevivência do animal em uma situação de crise. Interessantemente, dois comportamentos essenciais no sucesso biológico, alimentação e atividade sexual, também estimulam respostas presentes em situações de estresse.

Diferentes causas de estresse podem ativar diferentes componentes tornando a resposta específica; no entanto, qualquer cau-

sa de estresse que seja suficientemente potente pode desencadear uma resposta ao estresse generalizada com ativação do eixo hipotálamo-pituitário-adrenal e sistema simpático.

A resposta ao estresse pode ser dividida em duas fases a partir do momento em que o animal é exposto ao estresse. A primeira, de caráter inicial, é mais relacionada a períodos curtos de estresse caracterizados pela presença de catecolaminas, como a adrenalina, liberada pela medula da suprarrenal, e a noradrenalina, liberada nos contatos sinápticos da divisão simpática do sistema nervoso autônomo. A segunda fase é ativada em situações de estresse prolongado, sendo caracterizada pela liberação de glicocorticoides, como o cortisol, o principal glicocorticoide produzido por humanos, e a corticosterona, mais comum em roedores e iguanas marinhas. Os glicocorticoides também são liberados na exposição ao estresse agudo intenso, mas diminui em algumas horas. Com a exposição ao estresse crônico, os níveis de glicocorticoides se mantêm altos e as consequências passam a ser deletérias ao organismo.

Supondo uma situação em que um mamífero, como um coelho, detecta a presença de um cachorro-do-mato e corre em fuga: as catecolaminas liberadas nos contatos sinápticos do sistema simpático estimulam células neuroendócrinas da medula adrenal, o que resulta na secreção de catecolaminas (adrenalina e noradrenalina) na corrente sanguínea. Como consequência, o débito cardíaco do animal se eleva, bem como sua pressão sanguínea. Essas mudanças permitem um maior fluxo sanguíneo para os músculos e o coração e elevam as trocas gasosas, fornecendo ao animal uma maior capacidade de fuga.

Os efeitos da norepinefrina assemelham-se aos efeitos de uma estimulação geral do sistema nervoso simpático, diminuindo a circulação sanguínea cutânea e direcionando o sangue para órgãos vitais e para os músculos. Por esse motivo, nos seres humanos ocorre a palidez diante de uma situação inesperada, como um susto. Além disso, as funções digestivas são lentificadas e o alerta e a vigilância são estimulados.

Todas essas alterações demandam uma grande quantidade de energia, que nessa situação é direcionada para manter o funcio-

namento adequado do cérebro e para o esforço físico realizado. Para que isso ocorra, a adrenalina estimula a quebra do glicogênio estocado nos músculos e no fígado e também a liberação de ácidos graxos do tecido adiposo. Tanto a adrenalina quanto a noradrenalina inibem a secreção de insulina e estimulam a secreção de glucagon a partir das Ilhotas de Langerhans. Fora de um contexto de estresse, o aumento da glicemia estimula a secreção de insulina promovendo a utilização da glicose presente no sangue por todos os tecidos, com exceção do cérebro e do músculo esquelético quando em exercício. Porém, através da inibição da secreção de insulina e a estimulação de secreção de glucagon, as catecolaminas asseguram a presença de grandes níveis de glicose no sangue, a fim de fornecer energia para manter o esforço físico nos músculos e o funcionamento do cérebro.

Se a exposição à situação de estresse perdurar por tempo prolongado, a adrenalina juntamente com o hormônio liberador de corticotrofina (CRH), secretado pelo hipotálamo, estimula a secreção do hormônio adrenocorticotrófico (ACTH), secretado pela adeno-hipófise. O ACTH faz mais do que estimular a secreção de glicocorticoides através do córtex adrenal; esse hormônio também é conhecido por facilitar o aprendizado, e isso pode contribuir para a preparação do animal na resposta a uma situação de estresse semelhante no futuro. Os efeitos completos dos glicocorticoides nos tecidos alvo podem ser detectados aproximadamente uma hora após a resposta ao estresse ter iniciado, caracterizando assim a segunda fase do processo.

Uma vez na corrente sanguínea, os glicocorticoides irão reforçar a ação do sistema nervoso simpático, facilitando a liberação de energia para a circulação através da inibição da ação da insulina e estimulando o catabolismo de proteínas no fígado. Quando em altas doses os glicocorticoides também promovem o catabolismo nos ossos. Dessa maneira, aminoácidos são disponibilizados para a produção de glicose no fígado em um processo denominado gliconeogênese. Os glicocorticoides também estimulam o catabolismo de gorduras, e os ácidos graxos passam então a ser utilizados como uma energia alternativa por todos os tecidos, com exceção do cérebro, que só usa a glicose.

Hormônio folículo estimulante e hormônio luteinizante, respectivamente, secretados pela adeno-hipófise.

Além de seus importantes efeitos metabólicos, os glicocorticoides potencializam os efeitos vasoconstritores das catecolaminas e inibem a secreção de gonadotrofinas (*FSH e LH*), tirotrofina e do hormônio de crescimento.

Após uma fuga rápida, caso o coelho encontre um local para se esconder, os efeitos inibitórios dos glicocorticoides na reprodução e no crescimento serão mínimos. Seguro em sua toca, as respostas do sistema nervoso simpático diminuem e as moléculas de glicocorticoides na circulação regulam por retroalimentação negativa o CRH e o ACTH nas células do hipotálamo e da hipófise. Com a diminuição do ACTH na circulação, o córtex adrenal secreta quantidades menores de glicocorticoides e sua concentração no sangue retorna aos níveis basais. Caso o coelho sofra um ferimento severo e perca muito sangue antes de se esconder, vários mecanismos endócrinos e não endócrinos são ativados a fim de reduzir a perda de sangue. Esse controle será abordado em maior profundidade na seção de controle endócrino de sal e água em vertebrados e invertebrados.

Quando a situação que causa o estresse não perdura muito tempo, os mecanismos de retroalimentação negativa asseguram que a resposta seja finalizada. No entanto, se a demanda física ou emocional persiste por longos períodos ou com grande frequência, as respostas fisiológicas podem ser prejudicadas. A contínua constrição dos vasos sanguíneos e retenção de sal e água quando não há perda de sangue contribuem para hipertensão e outros problemas cardiovasculares. A ação catabólica dos glicocorticoides causa desgaste muscular e enfraquecimento dos ossos. A supressão da atividade do sistema imunológico aumenta o risco de infecções, e um animal ferido pode sucumbir na segurança de seu abrigo. A ativação crônica do eixo HPA suprime as funções reprodutoras; nos seres humanos o fenômeno é comumente observado em atletas (tanto homens quanto mulheres), dançarinos de balé, subnutridos e pessoas com anorexia nervosa. Níveis elevados de glicocorticoides também estão entre as causas de atrofia em dendritos nos neurônios do hipocampo, além da própria redução do hipocampo, levando a prejuízos de memória e alterações comportamentais (Figura 5.7). Sintomas semelhantes podem ser observados em outros vertebrados, com sinais mais evidentes em um ou outro parâmetro.

5.8 Controle endócrino do metabolismo de nutrientes nos mamíferos

Todos os animais se alimentam, mas alguns não comem frequentemente; suas células, todavia, necessitam de nutrientes continuamente. Além disso, o corpo não necessita somente adquirir alimento, precisa também administrar sua estocagem, mobilização e conversão molecular. Dois hormônios estão diretamente envolvidos no metabolismo de nutrientes, a insulina e o glucagon, e suas ações se superpõem às de outros hormônios.

5.8.1 Insulina: regula mudanças em curto prazo na disponibilidade de nutrientes

Durante a digestão, fatores como o aumento na concentração de glicose e aminoácidos no sangue, hormônios gastrointestinais, atividade parassimpática, entre outros, estimulam as células β nas Ilhotas de Langerhans no pâncreas a aumentarem a secreção de insulina. A insulina é o hormônio dominante no sangue após uma refeição e promove a formação de reserva das três classes de nutrientes: a captação de glicose, ácidos graxos e aminoácidos do sangue para os tecidos, como os músculos e tecido adiposo. Como a insulina causa uma queda nos níveis de glicose no sangue, se diz que ela promove um efeito hipoglicêmico.

Quando se ingere um alimento com carga de glicose, o pâncreas é estimulado a liberar insulina na circulação. A insulina se liga a receptores específicos na superfície das células alvo, fazendo com que estas “apresentem” receptores para a glicose, permitindo a sua captação pelas células. Existem tecidos que não necessitam da ação da insulina para a captação da glicose, como o cérebro e o fígado, que possuem receptores que captam a glicose de forma contínua.

Outro papel fundamental da insulina é a estimulação de enzimas que sintetizam moléculas de reserva: glicogênio a partir da glicose, triglicerídeos (lipídios) dos ácidos graxos e proteínas dos aminoácidos. Simultaneamente a esse efeito de síntese, ela inibe enzimas que agem na quebra de moléculas de reserva.

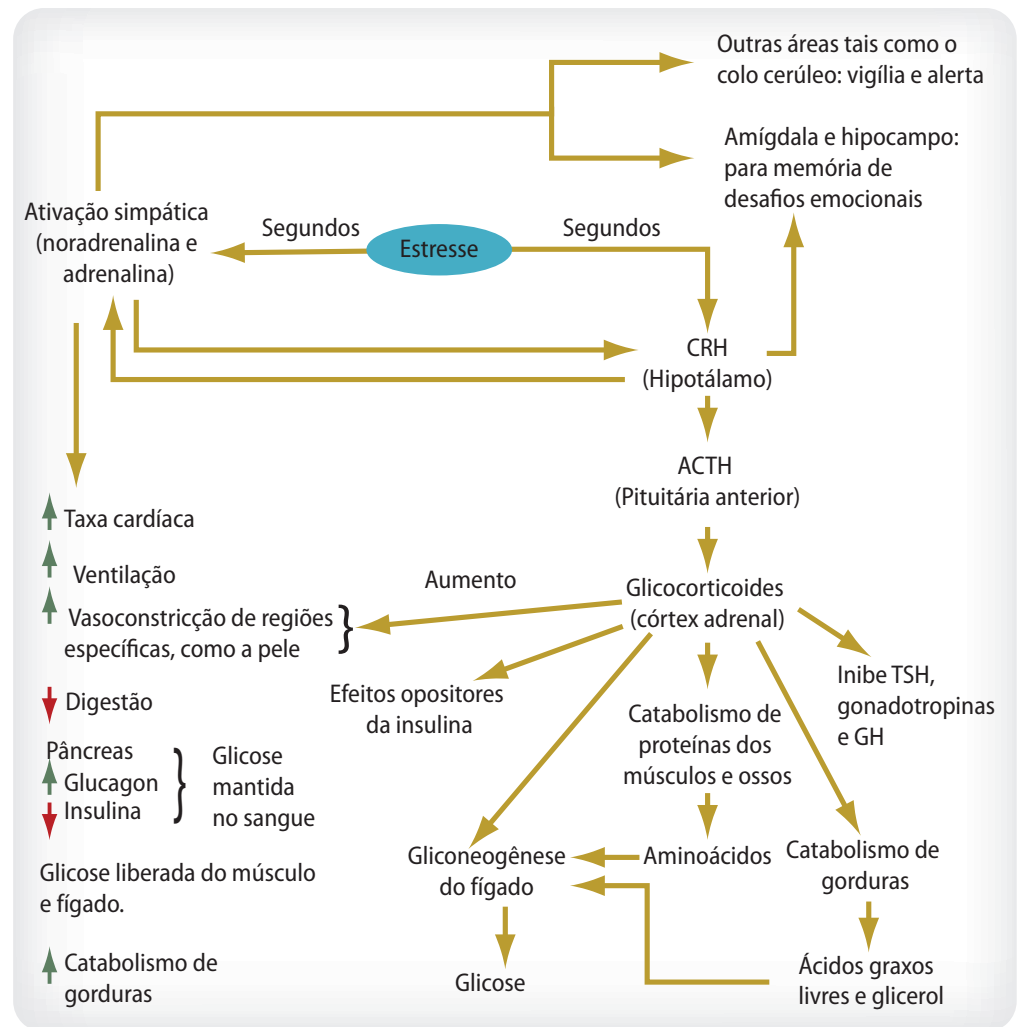


Figura 5.7 – Representação esquemática da resposta ao estresse em mamíferos. A resposta ao estresse inclui a ativação do sistema nervoso simpático e também do eixo HPA. Em poucos segundos, as catecolaminas (epinefrina e norepinefrina) e o CRH, seguidos rapidamente pelo ACTH, são liberados na circulação. Os glicocorticoides entram na circulação mais tardiamente. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008. p. 407).

A secreção da insulina diminui à medida que a digestão termina, facilitando a clivagem e liberação das macromoléculas de reservas na circulação. O padrão de secreção da insulina com altos níveis quando há ingestão de alimentos e baixos níveis em jejum, possibilita uma relativa estabilidade na concentração de nutrientes no sangue.

Nas pessoas com *diabetes mellitus*, a falta de efeito da insulina nos tecidos faz com que não haja captação da glicose disponível do sangue. O excedente de glicose que fica circulante é muito grande para que o rim consiga filtrá-la e reabsorvê-la para o sangue, e grandes quantidades de glicose são excretadas juntamente com a urina.

Casos crônicos de altos níveis de glicose no sangue podem resultar em danos nos olhos, rins, vasos sanguíneos e sistema nervoso.

5.8.2 Glucagon: trabalho conjunto com a insulina para manter estáveis os níveis de glicose no sangue

Ao contrário da insulina, o glucagon promove um efeito hiperglicêmico por aumentar os níveis de glicose no sangue. Os estímulos para a liberação deste hormônio peptídico pelas células α do pâncreas são os baixos níveis de glicose e altos níveis de aminoácidos no sangue, em conjunto com a estimulação do sistema simpático.

O glucagon estimula células do fígado a clivarem as moléculas de glicogênio, processo chamado de glicogenólise, liberando glicose na circulação. Também tem efeito contrário ao da insulina em relação à gordura, inibindo a formação de triglicerídeos (lipídios) pelos adipócitos e estimulando a quebra dos lipídios em ácidos graxos, assim como a sua liberação no sangue. Outro processo deflagrado pelo glucagon é a produção de novas moléculas de glicose a partir de aminoácidos e glicerol, chamado de gliconeogênese, que ocorre no fígado.

Quando a glicemia aumenta, a secreção de glucagon diminui por retroalimentação (*feedback*) negativa. Portanto, o glucagon é secretado quando os níveis plasmáticos de glicose e ácidos graxos estão baixos, situação típica de um estado de jejum. A baixa taxa de aminoácidos no sangue não faz com que a secreção de glucagon aumente, pelo contrário, são as altas taxas de aminoácidos na circulação que aumentam a secreção do hormônio. Esse efeito acaba sendo adaptativo, mesmo que o glucagon seja o hormônio principal durante o estado de jejum, dependendo da composição da refeição. O fato de o glucagon ser secretado com refeições ricas em proteínas pode ser adaptativo, visto que a ingestão de carboidratos geralmente diminui com o aumento da ingestão destas. Como o sistema nervoso continua necessitando de glicose para o seu metabolismo, o aumento de glucagon garante a taxa de glicose no sangue, a partir da quebra das reservas de glicogênio do fígado, mesmo com altas taxas de insulina circulante.

5.9 Controle endócrino de sal e água em vertebrados e invertebrados

Os vertebrados usam várias estratégias para manter apropriadamente o volume de fluido corporal e a concentração de sais. Os sais dissociam em íons quando em solução e são chamados de eletrólitos. Como partículas dissociadas aumentam a pressão osmótica que retém água, elas possuem influência direta no volume plasmático no animal. O volume sanguíneo afeta diretamente a pressão sanguínea, e uma pressão sanguínea correta é necessária para manter a distribuição adequada de oxigênio e nutrientes para o cérebro e outros órgãos essenciais. O sal dominante nos fluidos extracelulares é o NaCl, que se dissocia em Na^+ e Cl^- . Os hormônios que regulam o balanço de sais e água no organismo possuem efeitos de grande alcance, influenciando principalmente o movimento de Na^+ e da água. Tipicamente, o íon Cl^- segue de maneira passiva o Na^+ .

O organismo pode aumentar ou diminuir a pressão osmótica de duas maneiras: pela retenção/eliminação da água ou do sódio. Cada um dos mecanismos será explicado separadamente a seguir.

5.9.1 Hormônio antidiurético (ADH) conserva água

Como já visto anteriormente, o hormônio antidiurético (ADH), também chamado vasopressina, é produzido no hipotálamo por células neurosecretoras e liberado nos terminais sinápticos na glândula pituitária posterior para a circulação. Esse hormônio atua conservando água e, portanto, prevenindo a formação de grandes quantidades de urina e influenciando a regulação da pressão osmótica. Em todos os vertebrados, o alvo para este hormônio são os néfrons, onde é estimulada a reabsorção de água do lúmen para o fluido extracelular. A ação do ADH é bastante estudada em mamíferos, e sua base é a incorporação na membrana das células epiteliais do tubo coletor do néfron de proteínas-canal, chamadas aquaporinas. Essas proteínas permitem a passagem de água do lúmen do néfron para o fluido extracelular do organismo, evitando a perda excessiva de água. Dessa maneira, quando o fluido extracelular está com uma alta concentração osmótica ou em baixo volume, neurônios no sistema nervoso central estimulam células neuroendócrinas no

hipotálamo a liberarem vasopressina. Em outra situação, quando o organismo possui uma concentração osmótica muito baixa ou volume plasmático alto, o hipotálamo não recebe estímulo para liberar vasopressina, e a ausência desta faz com que não se somem aquaporinas no néfron, aumentando a eliminação de água pela urina.

5.9.2 Sistema Renina-Angiotensina-Aldosterona e conservação de sódio

Uma intrincada sequência de eventos e substâncias leva à secreção de aldosterona e correção de uma pressão sanguínea baixa. Existem células nas paredes das arteríolas do néfron, que “percebem” a expansão do vaso, as células justaglomerulares (JG). No caso das paredes desses vasos estarem pouco “esticadas”, o que indica baixa pressão sanguínea, as células JG são estimuladas pelo sistema simpático a secretarem renina. Mamíferos, répteis, aves, anfíbios e peixes cartilaginosos e ósseos possuem células JG que sintetizam e liberam renina.

A renina é secretada no sangue e interage enzimaticamente com uma proteína de grande peso molecular, o angiotensinogênio, que é produzido de maneira constitutiva pelo fígado e é encontrado no sangue. A renina cliva o angiotensinogênio em angiotensina I, que não possui efeito fisiológico, mas, quando encontra a enzima conversora de angiotensina (ECA) a angiotensina I, é clivada em angiotensina II nos pulmões em mamíferos, e este hormônio é quem estimula a secreção de aldosterona pelo córtex da adrenal. A angiotensina II também estimula a constrição dos vasos, a liberação de vasopressina e a sensação de sede. A aldosterona age nos túbulos distais e coletores dos néfrons fazendo com que novas bombas de sódio-potássio sejam disponibilizadas na membrana das células dessas estruturas, e isso aumenta a capacidade de reabsorção de sódio para o plasma; dessa forma, aumenta a concentração de Na^+ no plasma, o que acaba por reter água nos vasos. Esse efeito, combinado com uma maior absorção de água, aumenta o volume de fluido extracelular e, portanto, aumenta a pressão arterial.

Em caso de um sangramento, os vertebrados tentam regular a pressão sanguínea pela ação conjunta do sistema nervoso e endó-

crino. Ativado, o sistema nervoso simpático libera catecolaminas, que estimulam o coração e os vasos sanguíneos a manter a pressão sanguínea. A vasopressina liberada pela glândula pituitária posterior estimula os néfrons a reterem água. A aldosterona secretada por células da zona glomerular do córtex adrenal age nos néfrons a fim de reter sódio, o que resulta em um efeito osmótico regulatório sobre a água. A ação combinada destes hormônios é capaz de conservar o volume de fluido, o que resulta em volume e pressão sanguíneos adequados. Adicionalmente, ocorre uma vasoconstrição nas arteríolas aferentes que chegam aos glomérulos, diminuindo o retorno de sangue que chega aos rins.

5.9.3 Peptídeo natriurético atrial promove a excreção de sódio e água

O peptídeo natriurético atrial (PNA) é produzido por células musculares presentes no átrio cardíaco e é secretado quando o músculo cardíaco é tensionado. Alta pressão arterial e enormes quantidades de sódio, que resultam em aumento de volume do fluido extracelular, levam à liberação de PNA. Ele age no néfron inibindo a reabsorção de Na^+ . Também inibe a liberação de vasopressina, renina e aldosterona, tendo uma ação contrária aos hormônios que conservam água e sódio. Finalmente, o PNA aumenta a taxa de filtração nos néfrons, o que resulta em maior quantidade de urina excretada. Consequentemente, por esses efeitos, o peptídeo natriurético atrial produz uma redução no volume do fluido extracelular e corrige situações de pressão arterial elevada. Em peixes ósseos, esse hormônio estimula a secreção de Na^+ nas brânquias.

Em muitos insetos, é necessário que exista um sistema rápido e eficiente de eliminação de água, especialmente para um inseto voador como um mosquito, que pode ingerir até duas vezes seu peso em alimento, e que, dessa forma, teria seu voo prejudicado ou impedido. Um mecanismo encontrado por mosquitos hematófagos eleva a taxa de excreção simultaneamente à ingestão de alimento. A diurese é mediada por um peptídeo de baixo peso molecular proveniente da cabeça, que estimula a excreção de sódio e, consequentemente, de água.

5.10 Metamorfose em insetos (invertebrados)

Apesar de os insetos e os vertebrados terem divergido na escala evolutiva, podemos perceber no decorrer desta seção que seus sistemas endócrinos desenvolveram muitas características similares.

É importante lembrar que os hormônios possuem um variado e extenso papel em invertebrados, assim como nos vertebrados. Mudanças de cor, desova, metamorfose, balanço de água, metabolismo de nutrientes, crescimento, maturação e morte são alguns exemplos de funções controladas por hormônios em invertebrados.

O ciclo de vida da maioria dos insetos envolve mudanças na forma do animal em diferentes estágios. Em outras palavras, os insetos sofrem metamorfose. Abordaremos agora a metamorfose em insetos, a fim de ilustrar a participação hormonal em invertebrados.

Existem dois tipos principais de metamorfose (Figura 5.8). Insetos, como besouros, gafanhotos e baratas, sofrem uma metamorfose gradual, sendo referidos como **hemimetábolos** (*hemi* = “parcial, gradual”; *metabolo* = “mudança”). Em insetos hemimetábolos, a forma imatura (juvenil) é chamada de ninfa e assemelha-se ao adulto; no entanto, são menores e possuem asas e estruturas genitais imaturas. Animais, como moscas, escaravelhos, borboletas e traças, passam por uma metamorfose completa e são denominados **holometábolos** (*holo* = “inteiro, completo”). Em insetos holometábolos, a larva torna-se uma pupa e depois se diferencia em adulto. A larva e a pupa são completamente diferentes do indivíduo adulto.

Uma grande variedade de hormônios está envolvida na metamorfose dos insetos. No entanto, existem três hormônios principais que controlam este processo e serão abordados neste capítulo, sendo eles: **hormônio protoracicotrópico** (PTTH, uma proteína de baixo peso molecular), **ecdisona** (um esteroide, também conhecido como hormônio de muda) e **hormônio juvenil** (JH, um derivado de ácidos graxos).

Tanto em insetos hemimetábolos quanto nos holometábolos, o processo de muda tem início no cérebro, onde células neuroendócrinas, estruturas ou corpúsculos neuro-hemais, produzem o neuro-hormônio PTTH. Assim como as células neuroendócrinas dos

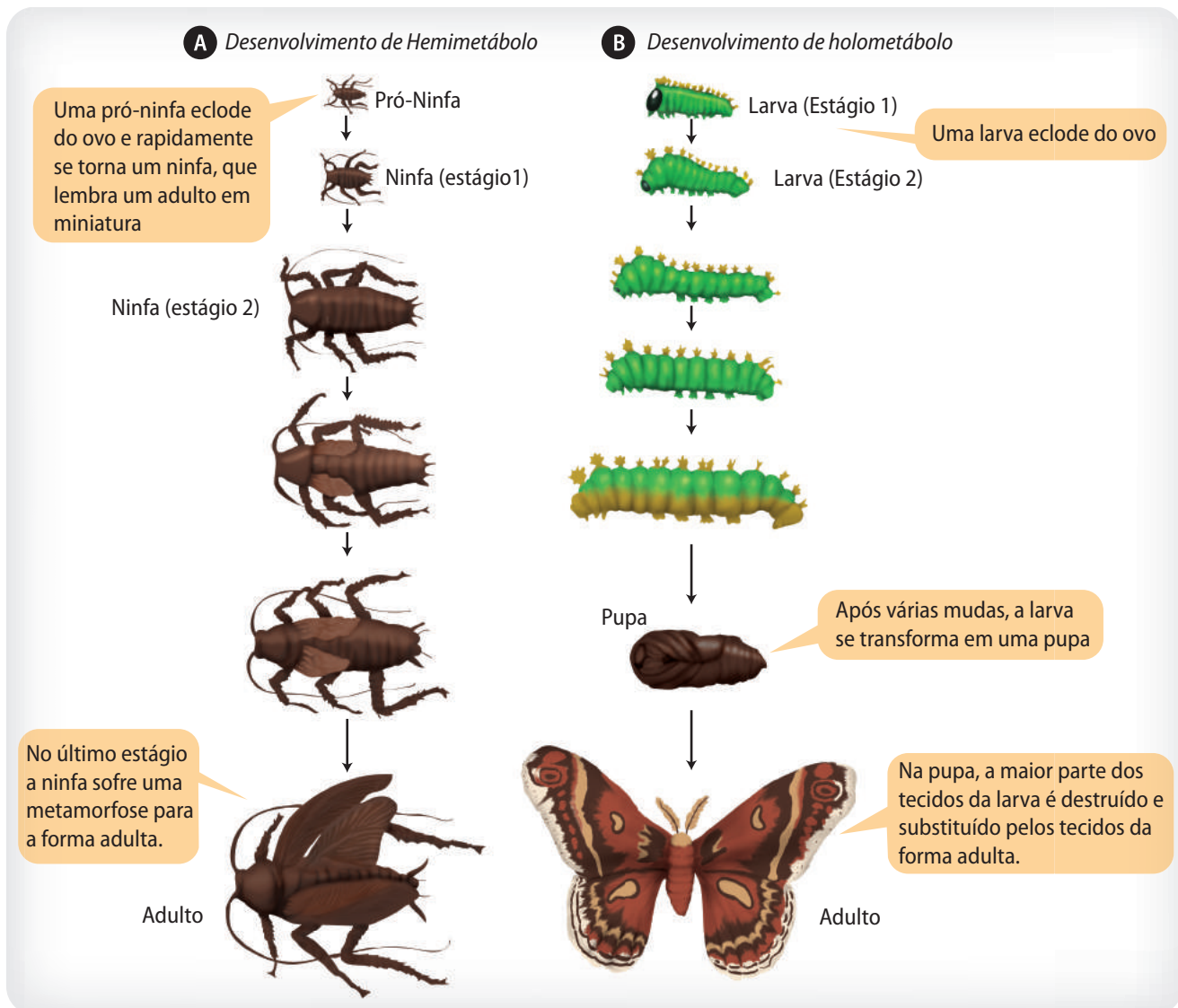


Figura 5.8 – Dois tipos principais de metamorfose. A maioria dos insetos passa por metamorfose completa (holometábolos) e uma menor diversidade desse grupo passa por uma metamorfose gradual (hemimetábolos): (A) desenvolvimento de uma barata como exemplo de inseto hemimetábolo; (B) desenvolvimento de uma borboleta como exemplo de um inseto holometábolo.

Processo de muda do exoesqueleto, também denominado de muda.

vertebrados, estas células recebem sinais sinápticos, integram estes sinais e geram potenciais de ação que estimulam a secreção de hormônios por exocitose. A Figura 5.9 mostra as células neuroendócrinas PTTH no cérebro de uma barata. Seus eixos se estendem a um par de estruturas intimamente associadas ao cérebro, o corpo alado (*corpora alata*, em latim). Em alguns insetos o eixo PTTH pode também terminar em um corpo cardíaco (*corpora cardiaca*, em latim). O eixo terminal secreta PTTH dessas estruturas na hemolinfa. A *ecdise* é estimulada por uma variedade de sinais, todos

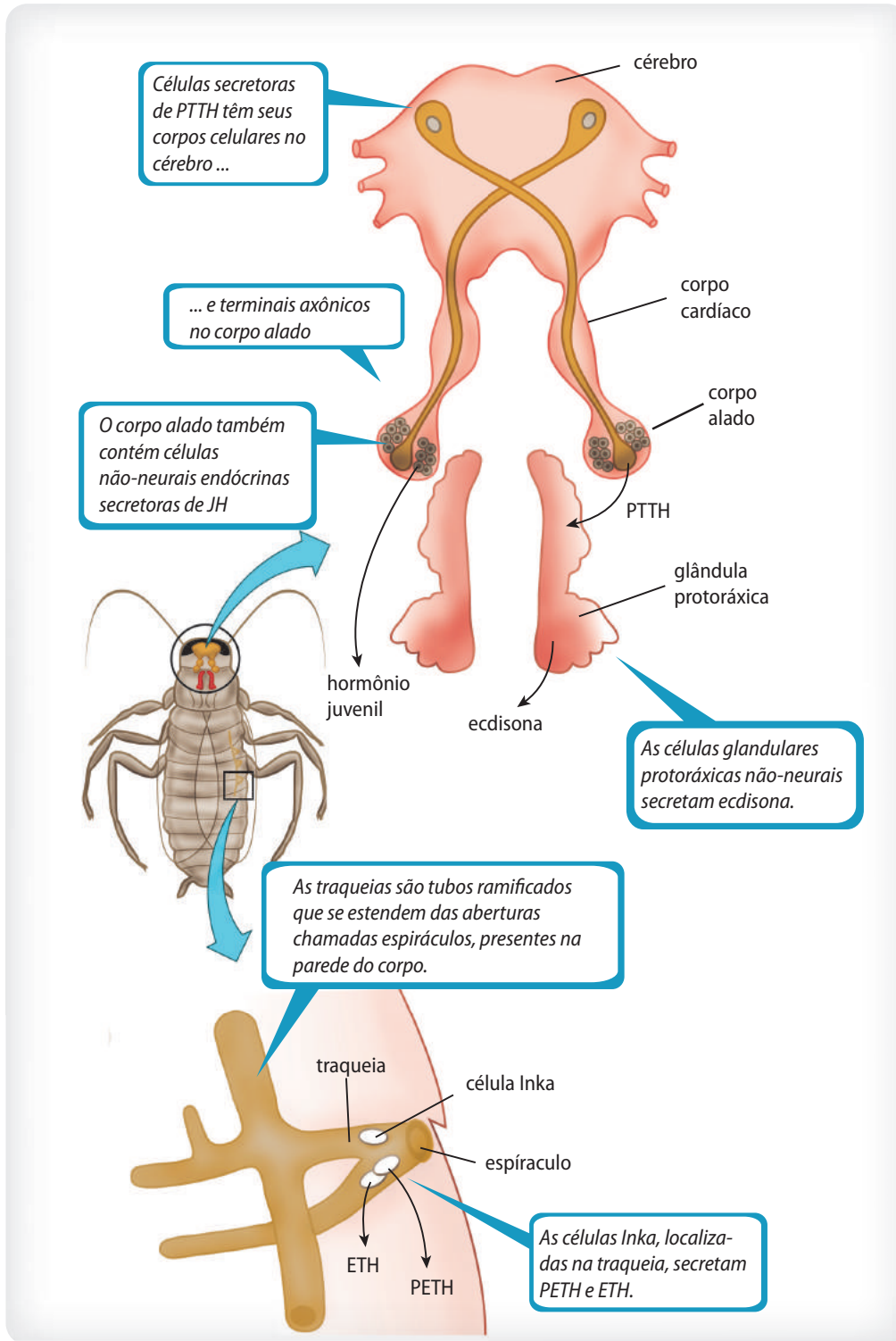


Figura 5.9 – Estruturas endócrinas e neuroendócrinas envolvidas no controle da metamorfose de insetos. Ecdisona e hormônio juvenil são secretados por uma célula endócrina não neural. O PTTH é secretado por neurônios em corpos celulares presentes no cérebro e, também, por um eixo secretor terminal no corpo alado. Em alguns insetos, o eixo de liberação do hormônio protoracicotrófico pode terminar no corpo cardíaco. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008).

mediados em última análise pelo sistema nervoso. O comprimento do dia (ou fotoperíodo), a temperatura e alguns comportamentos são conhecidos por impulsionar o processo de muda. Neurônios que detectam estes fatores mandam sinais excitatórios para as células PTTH no cérebro para estimular a secreção.

O PTTH é carregado pela hemolinfa até o tórax onde estimula as glândulas pró-torácicas a secretar ecdisona. Ecdisona é um **pró-hormônio**, cujo principal tecido de ação é a epiderme. Esse hormônio estimula a epiderme a secretar enzimas que irão digerir a cutícula atual e sintetizar uma nova.

*Alguns hormônios podem ser convertidos em uma forma mais ativa após terem sido secretados. Esse processo é denominado **ativação periférica** e, nesse caso, a ecdisona é convertida em 20-hidroxiecdisona por vários tecidos no corpo. A fim de facilitar a leitura, no decorrer do texto nos referiremos a este hormônio apenas como ecdisona.*

O JH mantém as características juvenis (imaturas) no animal em desenvolvimento. Esse hormônio é liberado por células endócrinas não neurais no corpo alado. Quando a ecdisona age na epiderme e os níveis de JH na hemolinfa são altos, o inseto irá se transformar em uma forma juvenil maior, uma larva maior (em holometábolos) ou ninfa (em hemimetábolos). O corpo alado se torna inativo na última muda. Por essa razão, quando a ecdisona é secretada para dar início à próxima muda, há pouco ou nenhum JH presente. Quando a ecdisona é secretada na presença de baixos níveis de JH na hemolinfa, a epiderme irá sintetizar estruturas de um indivíduo adulto ou pupal. Assim, a ninfa de um inseto hemimetábolo irá desenvolver-se em um adulto, e a larva de um inseto holometábolo (Figura 5.10) irá desenvolver-se em pupa. Em insetos holometábolos, a ecdisona é secretada mais uma vez no final da empupação. E, uma vez que o JH não estará presente, a ecdisona dará início à metamorfose da forma adulta.

Após a metamorfose, o adulto está apto para a reprodução. Para que a reprodução ocorra, o corpo alado que se torna inativo e para de secretar JH antes da última muda deve voltar a secretar JH no adulto. O hormônio juvenil funciona como uma gonadotrofina nos indivíduos adultos a fim de dar suporte à produção de ovos férteis e esperma. Além disso, o JH estimula a produção de feromônios requeridos para a cópula. Ecdisona também é produzida pelo adulto, no entanto não pela glândula pró-torácica, mas sim pelos ovários. Com os adultos agora capazes de produzir gametas e liberar sinais químicos para atrair parceiros o ciclo de vida do inseto está pronto para se repetir.

No tópico de Sistema Endócrino no AVEA poderão ser encontrados os mecanismos endócrinos relacionados com a reprodução e os ritmos biológicos.

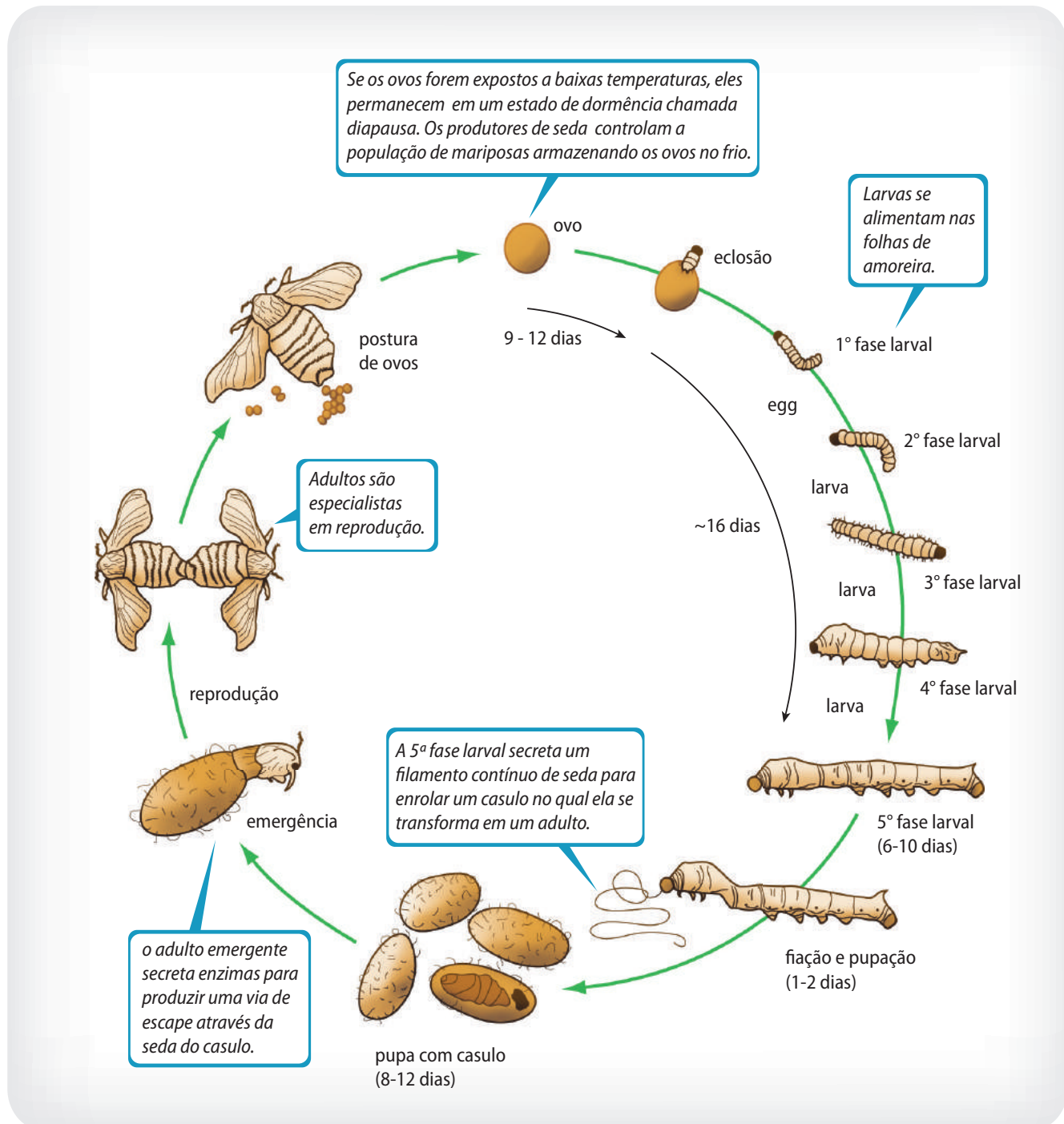


Figura 5.10 – Ciclo de desenvolvimento de um inseto holometábolo. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008. p. 421).

Insetos na medicina forense

Alguns insetos, como moscas-varejeiras, alimentam-se de tecido morto e depositam seus ovos somente nele. Essa característica tem sido usada por cientistas da área forense como um método para determinar o tempo decorrido desde a morte até o momento em que o corpo foi encontrado. Estudos com diferentes insetos têm revelado uma progressão de espécies na ocupação do cadáver. As moscas-varejeiras são as primeiras a chegar e depositam seus ovos em regiões úmidas. Os ovos eclodem e a larva se desenvolve e se alimenta do tecido. Moscas-da-carne são rapidamente atraídas pelo odor da carne em decomposição e também depositam seus ovos que se desenvolvem em larvas.

As larvas das moscas-varejeiras e das moscas-da-carne passam por três estágios larvais. Dependendo do tempo que o cadáver está em decomposição essas larvas podem empupar e sofrer metamorfose, tornando-se adultos. A presença de pupas fornece aos investigadores algumas pistas sobre o tempo decorrido desde a morte. Com as moscas se alimentando, os besouros chegam para se alimentar, tanto das larvas quanto do cadáver, seguidos por vespas e outras moscas. Após vários meses, pequenos aracnídeos, bem como mudas de moscas e de traças cobrem os restos.

Entomologistas forenses coletam os casulos de pupas, excrementos e outras evidências de animais que percorrem o cadáver. Eles são mantidos em condições ambientais estimadas (temperatura e umidade) e as espécies de insetos no cadáver, os detalhes do ciclo de vida de cada uma e o trabalho de retrospectiva no tempo permitem estimar quando a morte ocorreu. Insetos também podem fornecer pistas do local onde a morte aconteceu. Isso porque alguns insetos ocorrem em locais restritos; se uma espécie de inseto encontrada no cadáver não pertence àquele local, há uma evidência de que o corpo foi movido.

As larvas de alguns insetos atraídos para cadáveres também se alimentam de tecido morto de feridas de pessoas vivas. De fato, na Guerra Civil Americana, cirurgiões recordam que, nos soldados em que havia presença de larvas nas feridas, estas ficavam limpas e cicatrizavam mais rápido do que nos soldados em que não estavam presentes. Atualmente, médicos fazem a remoção cirúrgica para limpar as feridas e permitir que o tecido vivo cresça no processo de cicatrização. No entanto, eles também utilizam larvas em tratamentos em que a cicatrização é difícil. Uma ou duas vezes por semana larvas de moscas são aplicadas no tecido danificado. As larvas se alimentam vorazmente, mas não do tecido sadio; elas removem cada pedaço de tecido necrosado da ferida, e os resultados muitas vezes são melhores do que quando se utiliza a remoção cirúrgica. As larvas aplicadas nas feridas devem estar esterilizadas. Os ovos dos adultos são tratados e mantidos em ambientes estéreis durante todo o desenvolvimento larval.

Resumo

Uma grande variedade de funções fisiológicas está sob o controle endócrino ou é influenciada por hormônios. A latência das respostas desencadeadas pelos hormônios são maiores do que as respostas induzidas pelo sistema nervoso.

Os hormônios são secretados diretamente na corrente sanguínea por células endócrinas ou neuroendócrinas que percorrem distâncias variáveis, até encontrarem as células alvo em que exercerão seus efeitos. A interação entre o hormônio e a célula alvo ocorre através de receptores específicos presentes na membrana celular (receptores de membrana) ou no interior da célula alvo (receptores intracelulares).

Entre as funções fisiológicas reguladas por hormônios, algumas estão relacionadas a funções metabólicas e à manutenção da homeostase e as outras relacionadas ao crescimento, ao desenvolvimento, à reprodução e ao comportamento.

Para que os hormônios atuem como reguladores de processos fisiológicos, é necessário que sua síntese e secreção sejam controladas. A maioria das células endócrinas sintetiza e libera alguns hormônios constantemente, mas a taxa de liberação é variável dependendo do sistema de controle. O controle e a integração do sistema endócrino estão intimamente ligados ao funcionamento do sistema nervoso. Para isso, é necessário que células nervosas modificadas sejam capazes responder a comandos nervosos liberando substâncias transmissoras (por exemplo, neuro-hormônios) em suas terminações, circulando na rede vascular e alterando a atividade das células alvo.

Assim como outros processos fisiológicos, os processos modulados por hormônios também resultam em uma cascata de ativação ou **efeito cascata**, em que a secreção de uma molécula ativa outra, levando a uma amplificação do sinal a cada etapa, tornando possível o controle do processo final com quantidades reduzidas do hormônio.

A resposta ao estresse, caracterizada por mudanças fisiológicas envolvidas principalmente na sobrevivência de organismos diante de uma situação de grande demanda, é desencadeada por uma sé-

rie de hormônios, entre eles as catecolaminas e os glicocorticoides. Estes terão efeito em vários processos metabólicos e sobre outros hormônios.

No controle do metabolismo de nutrientes os principais hormônios envolvidos são a insulina e o glucagon. A insulina é o hormônio dominante após uma refeição, sendo responsável pelo mecanismo de reserva de glicose, ácidos graxos e aminoácidos. Ao contrário da insulina, o glucagon promove um efeito hiperglicemiante por aumentar os níveis de glicose no sangue ao estimular células do fígado a clivarem as moléculas de glicogênio, processo chamado de glicogênólise. O equilíbrio entre esses dois hormônios mantém o organismo ativo, sem a necessidade de uma nutrição contínua para o animal.

O sistema endócrino é fundamental para a manutenção da homeostase. Interage de maneira sincronizada com os outros sistemas do organismo e sua influência sobre cada um deles é diferenciada e particular. A complexidade e o funcionamento do sistema endócrino estão ajustados às necessidades individuais de cada espécie e desempenha papel fundamental na adaptação destas no ambiente.

Bibliografia recomendada

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal**: adaptação e meio ambiente. 5. ed. São Paulo: Santos Ed., 2002.

Referências

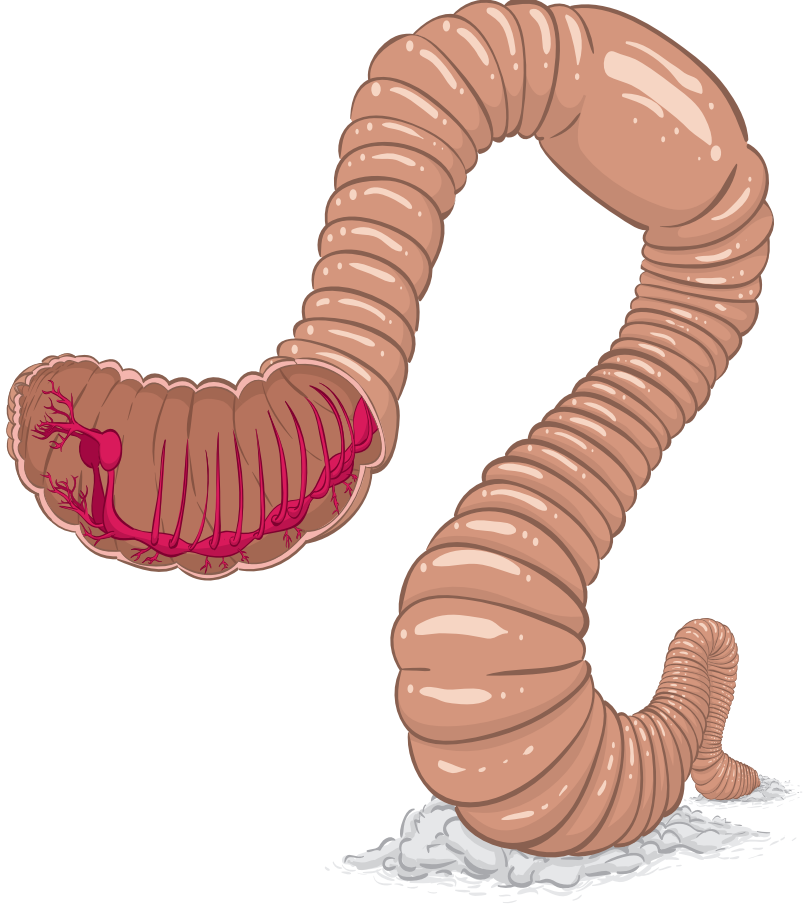
ALBERTS, B. **Biologia molecular da célula**. 5 ed. Porto Alegre: Artmed, 2010.

HILL, R. W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M. **Animal physiology**. 2. ed. Sinauer Associates, 2008.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal**: adaptação e meio ambiente. 5. ed. São Paulo: Santos Ed., 2002.

WILLMER, P.; STONE, G.; JOHNSTON, I. **Environmental physiology of animals**. 2. ed. Blackwell Publishing, 2004.

CAPÍTULO 6



Função nervosa

Caro aluno, considerando a complexidade do sistema nervoso e a enorme quantidade de informações existentes, e que os aspectos morfológicos (anatômicos e histológicos) já foram suficientemente tratados nas disciplinas de Anatomia, Histologia e Fisiologia Humana, o objetivo deste capítulo é abordar alguns aspectos básicos da evolução do sistema nervoso comparando os sistemas menos complexos, existentes nos invertebrados, e reservando o conteúdo referente à comparação dos sistemas dos vertebrados para o AVEA.

6.1 Introdução

Ao longo dos processos filogenéticos ocorreu um aumento gradual do que chamamos de cefalização (ou encefalização), mesmo em invertebrados (exceções constituem a rede nervosa de Cnidária, onde não existem sinapses, e o sistema nervoso radial dos equinodermos). Essa cefalização consiste em centralização e integração do controle nervoso que, nos seres menos complexos, recebeu as mais variadas denominações, como gânglios cerebroides, protocérebros, entre outros, e que geralmente permitiu reunir diferentes informações sensoriais junto à parte mais anterior do animal.

É interessante a constatação de que o potencial de ação neuronal gera uma diferença de potencial (DDP) em torno de -80 mV, sendo muito semelhante em toda a diversidade animal. Aspectos determinantes que acompanham aumentos de complexidade na organização biológica não surgiram de “neurônios melhores”, mas como veremos adiante, por aumento na velocidade de condução neuronal e agregação de massa neuronal nos cérebros e, como nos capítulos anteriores, veremos que o tamanho corpóreo também é importante na análise do sistema nervoso.

O sistema nervoso é responsável pelas interações das diversas partes do organismo entre si e com seu ambiente. Na maior parte dos casos, ele consiste em um grupo de células nervosas (neurônios) e células da glia, que se conectam entre si, as quais têm a função intermediadora entre a recepção da informação e o sistema de resposta motora. Essas respostas são geradas por impulsos nervosos oriundos da variação de carga eletroquímica na membrana

dos neurônios, onde algumas se propagam em grandes velocidades pelas membranas celulares, podendo ser superiores a 100 m/s. Esse sistema pode ser dividido anatomicamente em duas partes: o **sistema nervoso central**, formado pelo encéfalo e a medula espinhal, e o **sistema nervoso periférico**, o qual conta com os gânglios, os nervos e as terminações nervosas.

Na embriologia animal, o sistema nervoso é o primeiro a iniciar seu desenvolvimento e o último a terminar. Além disso, é o sistema mais complexo do organismo, formado por três subsistemas principais, o eixo sensorial, o eixo motor e o sistema integrador. O primeiro traz sensações de todos os órgãos do corpo para o sistema nervoso central, o qual irá analisar e processar a informação, determinando o tipo de ação correta que será acionada pelo eixo motor.

6.2 O neurônio como unidade básica do sistema nervoso

Os neurônios são células excitáveis especializadas do sistema nervoso responsáveis pela geração e transmissão do **impulso nervoso** (Figura 6.1). Para revisão dos mecanismos de membrana geradores dos **potenciais bioelétricos**, reveja o conteúdo do Capítulo 1, Caderno 2, do curso Biofísica Aplicada às Ciências Biológicas.

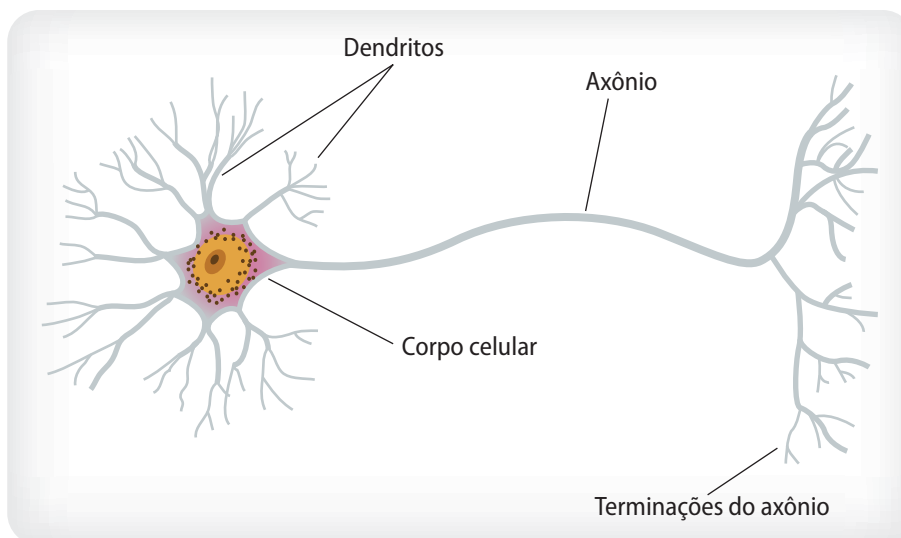


Figura 6.1 – Um neurônio pode ser dividido em três componentes principais: corpo celular, dendritos e axônios.

As células nervosas possuem duas propriedades fundamentais: a excitabilidade e a condutibilidade. A primeira é a capacidade da célula responder aos estímulos. A condutibilidade é a capacidade do neurônio de conduzir e transmitir o impulso nervoso.

Potenciais bioelétricos
Conjunto de variações no potencial de membrana de uma célula quando um sinal é transmitido.

O corpo celular é a região de manutenção vital da célula, onde está localizado o núcleo. A partir dele se diferenciam as outras partes. Alguns sinais podem chegar diretamente ao neurônio através da membrana do corpo celular.

Local de transmissão de
sinal entre um neurônio
e outra célula.



Os dendritos são geralmente prolongamentos múltiplos e ramificados, com origem no corpo celular. Eles são os principais receptores do neurônio, recebendo a maior parte dos sinais transmitidos. Em geral, recebem sinais de outros milhares de neurônios através das **sinapses** (para revisão, rele o Capítulo 2, Caderno 2, do curso Biofísica Aplicada às Ciências Biológicas).

A terceira principal estrutura do neurônio é o axônio, um prolongamento geralmente curto, mas que pode atingir mais de um metro de comprimento, e responsável pela transmissão do sinal neural. Em sua extremidade possui ramificações, e na ponta dessas se encontram os botões pré-sinápticos.

6.3 Evolução dos sistemas nervosos na escala animal

Costumamos atribuir ao cérebro humano a posição representante do que há de mais sofisticado em processamento neural, considerando as nossas capacidades cognitivas. Todavia, o sistema nervoso não executa apenas tarefas cognitivas e evoluiu de forma a aperfeiçoar o indivíduo em sua totalidade para a sobrevivência e reprodução. A posição de estrutura mais sofisticada implica aceitação de uma evolução linear e hierárquica, do sistema mais rudimentar para o mais sofisticado. Até recentemente, entre as décadas de 40 e 50, o neurocientista Paul D. MacLean desenvolveu a teoria de que o cérebro humano seria composto de três níveis: o cérebro reptiliano (tronco encefálico), o cérebro mamífero primitivo (sistema límbico) e o cérebro mamífero superior (córtex cerebral). Essa visão, em geral, não é mais aceita, e considera-se a evolução distinta e concomitante de diversos ramos evolutivos, levando a sistemas nervosos diversos e que sempre estiveram, e continuam, em evolução.

Apesar de todas as distinções entre os sistemas nervosos existentes, seus elementos estruturais básicos são muito semelhantes,

das hidras aos mamíferos, com organizações citológicas e histológicas equivalentes. O que realmente mudou ao longo da evolução foram os arranjos neuronais, as formas de organização formando circuitos diferentes e, portanto, conferindo ao sistema uma arquitetura diferente de funcionamento.

Nas membranas celulares dos seres unicelulares existem receptores proteicos. O funcionamento desses receptores provavelmente representa o modelo inicial de mecanismo sensorial que se desenvolveu em organismos mais complexos. Assim, a “irritabilidade” das células diante de determinados estímulos, inicialmente envolvendo o organismo em sua totalidade, passou a ter um papel mais expressivo em algumas populações de células nos seres multicelulares.

6.4 Princípios de organização do sistema nervoso e do cérebro

Alguns princípios nos auxiliam a compreender a evolução dos sistemas nervosos dos animais, como veremos a seguir:

- **Primeiro princípio:** Muitos aspectos da estrutura e função do sistema nervoso ao longo da evolução das espécies são conservados. Portanto, as espécies filogeneticamente mais relacionadas tendem a ter sistemas nervosos mais parecidos, principalmente as porções mais rostrais (próximas ao cérebro). A conservação é mais acentuada nos níveis mais básicos de organização (moléculas e genes) e nas fases iniciais de desenvolvimento ontogenético, pelo que cérebros de embriões tendem a ser mais semelhantes entre as espécies do que os cérebros de adultos. Fora o cérebro, as vias de comunicação, como os cordões, feixes e tratos de axônios, são bem conservados, especialmente entre os vertebrados.
- **Segundo princípio:** Está relacionado com o tamanho absoluto do cérebro – os cérebros tendem a mudar as suas organizações internas à medida que mudam de tamanho. A massa do cérebro de vertebrados varia de 20 mg a 5 kg, ou seja, uma variação da ordem de $2,5 \cdot 10^6$ (2,5 milhões) de vezes; todavia, o tama-

nho absoluto não é apontado como um dos fatores relevantes. Um beija-flor com um cérebro de 2 gramas tem um repertório comportamental muito rico e, embora um elefante o tenha de forma mais pronunciada, a diferença de tamanho não é o fator mais relevante no potencial de processamento entre eles, mas o aumento no grau de liberdade para os arranjos celulares em seus interiores. Acontece que, um cérebro maior, mantendo a mesma densidade de neurônios, terá um número maior de unidades, permite mudanças maiores na organização interna de suas estruturas e possibilita padrões mais ricos de conectividade entre as suas diferentes áreas. O tamanho absoluto do cérebro foi subestimado por um tempo, em relação ao tamanho relativo (volume ou massa do cérebro em relação ao volume ou à massa do animal), que também se caracteriza como uma medida útil.

6.5 As primeiras redes nervosas

Os seres invertebrados que adquiriram sistemas nervosos, provavelmente a cerca de 500 mil anos atrás, foram os cnidários (hidras, corais, medusas e anêmonas-do-mar). O sistema nervoso de uma hidra é composto de uma rede difusa de neurônios que intermedeiam as respostas dos tentáculos aos estímulos sensoriais captados na superfície. Mesmo assim, essa rede possui um motoneurônio que se liga ao miócito, que executará a resposta motora, mas também com outros motoneurônios, para a irradiação dos efeitos para diversas partes do animal, portanto, sendo possíveis ações coordenadas.

6.6 Sistema nervoso de invertebrados

A organização geral do sistema nervoso tem diferentes escalas de complexidade nos animais. Os grupos menos complexos, como os unicelulares, não têm sistema nervoso, apesar de se saber que há algum tipo de resposta a estímulos. Por exemplo, a direção do movimento ciliar da *Opalina* (protozoário endossimbionte encontrado em sapos e rãs) é determinada pelo potencial

de membrana, que é resposta a uma detecção sensorial de um estímulo externo. As esponjas também não têm sistema nervoso, mas apresentam células parecidas com neurônios que parecem ser responsáveis pela comunicação intercelular.

6.6.1 Sistema nervoso de vermes e moluscos

Nos vermes e moluscos, o plano de organização do corpo é bilateral, com um eixo longitudinal e duas extremidades mais bem definidas. O fluxo das informações passa a ocorrer de forma mais bem definida, com a extremidade anterior do sistema nervoso centralizando cada vez mais o papel de controlador dos comportamentos dos animais. Nessa região, encontram-se dois gânglios cerebroides, compostos principalmente de células sensoriais. Temos, então, um “pré-cérebro” rudimentar, de onde partem dois cordões nervosos ventrais, em forma de “escada”, innervando as várias partes do corpo do animal.

Pelo que dissemos anteriormente, fica evidente que a evolução do sistema nervoso segue uma centralização de função, seguida de **cefalização**; estes dois princípios de organização estarão presentes em todos os filos e classes do reino animal multicelular, com exceção dos cnidários. A cefalização nos invertebrados proporcionou a possibilidade da emissão de comportamentos mais complexos do que aqueles observados nos cnidários, como os comportamentos de caça, perseguição e outras formas de localização de alimentos. Junto com a cefalização nos platelmintos (Figura 6.2) surgiram os interneurônios, uma aquisição muito importante, o sistema adquiriu intermediários na transmissão das informações entre a porção sensorial e motora, a incorporação de processos inibitórios e as atividades marca-passos.

Chamamos de cefalização a concentração de células nervosas no polo cefálico ou rostral do organismo.

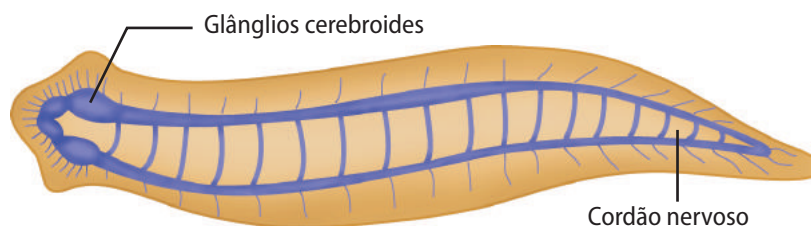


Figura 6.2 – Sistema nervoso de um platelminto. (Adaptado de <www.clbionet.blogspot.com>).

Nos anelídeos (Figura 6.3), é incorporado o padrão de organização em segmentos, e os cordões nervosos ventrais adquiriram pares bilaterais de gânglios em cada segmento, ligados entre si ao longo do corpo do animal. Apesar da cefalização, os anelídeos podem aprender tarefas muito simples após a remoção dos gânglios cefálicos.

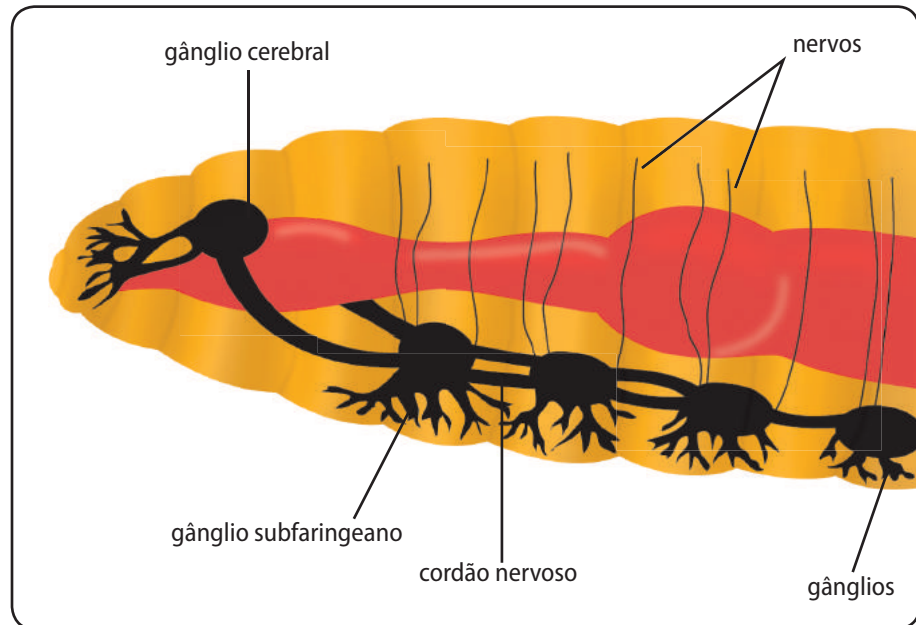
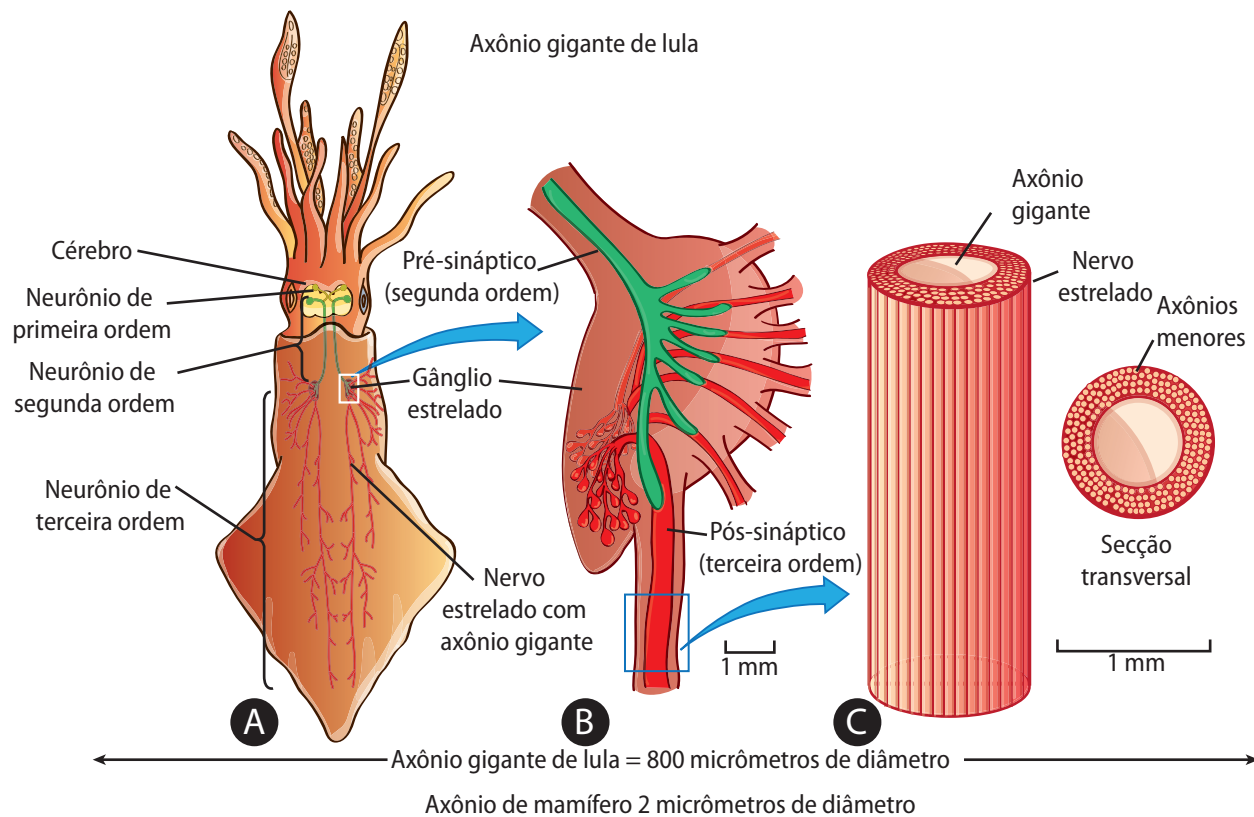


Figura 6.3 - Sistema nervoso de um anelídeo. Fonte: <www.portalsaofrancisco.com.br>.

Os moluscos apresentam agrupamentos de células nervosas que se organizam em diversos gânglios, que já se assemelham a “cérebros organizados”. Os polvos possuem um cérebro com vários lobos e um número de células comparável ao de um roedor, 1 a 2 centenas de milhões, e são capazes de realizar tarefas mais complexas do que os anelídeos.

O sistema nervoso da lula contribuiu muito com a ciência, pois os seus axônios calibrosos, com 1 mm (1.000 μm) de diâmetro permitiram registros da atividade neural em uma época com limitações técnicas para fabricação dos eletrodos de registro intracelular. Para comparação, temos neurônios gigantes em drosófilas, que apesar de muito mais calibrosos do que os demais, possuem apenas 4 μm de diâmetro.



Essa característica dos neurônios da lula permite que a condução do potencial ocorra em alta velocidade, possibilitando imprimir rapidez nas suas estratégias de fuga e ataque.

Existem três níveis de organização em série dos neurônios destes animais. Os neurônios primários se encontram no cérebro do animal, estabelecendo contato com os neurônios secundários. Estes dão início à ativação de um sistema de propulsão que se utilizará de neurônios de terceira ordem. Os neurônios terciários se projetam para a musculatura do manto do animal a partir dos chamados gânglios estrelados.

6.6.2 Sistema nervoso de artrópodes

Os artrópodes compreendem o grupo de metazoários mais numerosos e diversificados do planeta; estão presentes em todos os ambientes e possuem simetria bilateral. Esse filo contém um sistema nervoso bastante complexo (Figura 6.4), embora não possua neurônios em número tão elevado como os vertebrados. O lagostim, por exemplo, possui menos de 98.000 neurônios. Todavia, seu

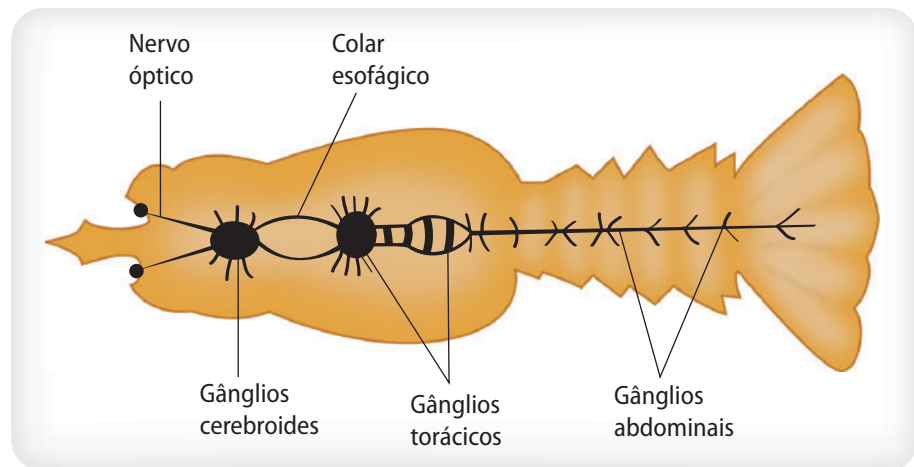


Figura 6.4 – Sistema nervoso de um artrópode (lagostim). (Adaptado de: <websmed.portoalegre.rs.gov.br>).

sistema nervoso é provido de circuitos integradores complexos, e os sistemas sensoriais são altamente desenvolvidos para as sensibilidades táteis, olfativas e térmicas, permitindo avaliações detalhadas do meio ambiente. Com um cérebro bastante complexo e um cordão nervoso que se estende anteroposteriormente na porção ventral (invertido em relação aos vertebrados), olhos compostos e estatócitos (estruturas pendulares que por inércia detectam o deslocamento do animal que permitem a detecção de posição e movimento), os artrópodes são senhores de seus movimentos, tanto no abdome como nos seus múltiplos apêndices (patas, antenas e asas). O processamento nervoso permite que os artrópodes

emitam comportamentos mais complexos e diversificados, podendo ser onívoros, carnívoros ou vegetarianos; podem espreitar, perseguir e atacar as suas presas com mais agilidade, rapidez e eficiência. Os comportamentos sociais, de corte e acasalamento, também são bastante sofisticados.

O sistema nervoso dos insetos (Figura 6.5) apresenta um par de gânglios supra e outro subesofágico ou “cérebro”. Dos gânglios subesofágicos partem cordões nervosos ventrais que se projetam no sentido caudal, ao longo dos quais vários gânglios menores torácicos e abdominais podem ser encontrados.

As abelhas, além de possuírem comportamentos sociais complexos, são capazes de construir colmeias, localizar fontes de alimentos pelo odor e pela cor e comunicar aos outros integrantes da colônia a distância e localização da fonte de alimento. Na verdade, a capacidade de comunicação entre esses insetos possibilita muito mais do que indicar uma fonte de alimentos, determinando revoadas de grupos para o estabelecimento de novas colônias, alarme contra invasores e outros comportamentos.

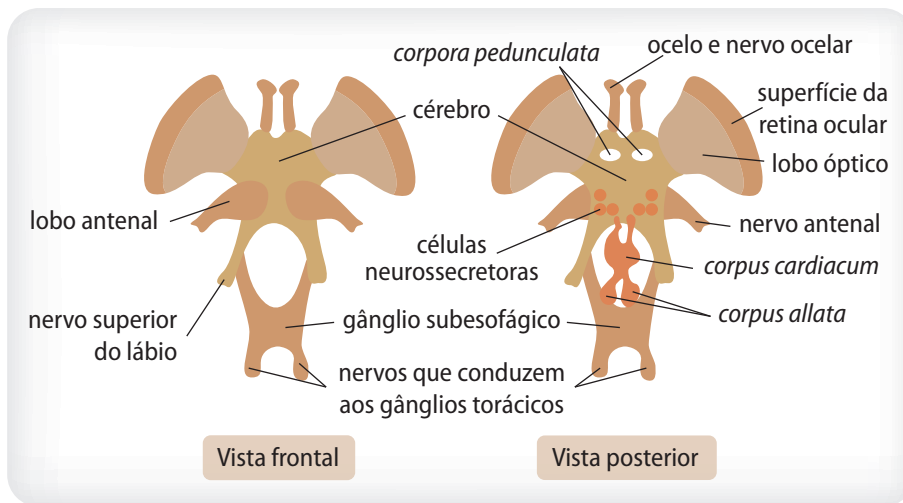


Figura 6.5 – O cérebro de um inseto. (Adaptado de: <<http://www.animalbehavioronline.com>>).

O gânglio supraesofágico dos insetos é composto de três massas nervosas: o protocérebro, associado com a visão, o deutero cérebro, mais relacionado com o processamento das informações das antenas, e o tritocérebro, associado às peças bucais e à digestão em geral. Em uma visão mais detalhada, além dos lobos ópticos que processam a visão e dos lobos antenais que processam as informações químicas recebidas pelas antenas, encontramos regiões cerebrais com células neurosecretoras. Estas produzem hormônios e regulam funções homeostáticas aos moldes das células hipotálamicas dos vertebrados. Nos cérebros de artrópodes, também existem áreas que realizam integração das várias modalidades sensoriais e são responsáveis por aprendizados e por memórias; são os *corpora pedunculata* ou “*mushroom bodies*”, localizados na porção anterior do cérebro.

6.7 O sistema nervoso dos vertebrados

Todos os cordados têm um sistema nervoso dorsal, com uma estrutura de sustentação relativamente dura (notocorda nos urocordados e cefalocordados, e coluna vertebral e crânio nos vertebrados). Essas características parecem ter provido esses animais de maior eficiência na captura de alimentos, com flexões e propulsões mais eficazes.

Os vertebrados atuais são classificados em peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos. Embora essa classificação seja falha, por se basear apenas em aspectos morfológicos e não filogenéticos, devendo em breve ser revista, continuaremos a adotar essa classificação neste livro, por ser a mais disseminada e reconhecida pelos leitores.

Os vertebrados apresentam um grau mais elevado de complexificação das estruturas cerebrais, cordão nervoso dorsal (medula espinhal) e segregação de funções entre a medula espinhal e o cérebro. Como você já viu no Capítulo 1 do livro de Fisiologia Humana deste curso, os reflexos motores são estruturados na medula espinhal e não necessitam da participação do cérebro para sua execução.

6.8 Estruturas comuns do sistema nervoso de vertebrados

Como já nos referimos anteriormente, o sistema nervoso de vertebrados apresenta considerável complexidade funcional e estrutural comparado com o sistema nervoso de invertebrados. A inervação da cabeça se dá por meio dos nervos cranianos, que se comunicam diretamente com o encéfalo. A porção filogeneticamente mais recente e complexa do encéfalo, o cérebro, é composta de diencefalo (epitálamo, tálamo e hipotálamo) e telencefalo (hemisférios cerebrais e núcleos da base). Estas partes, no conjunto, são denominadas prosencefalo e apresentam transformações mais pronunciadas do que as partes mais caudais do sistema nervoso central, a saber, a medula espinhal, o mesencefalo e o rombencefalo (bulbo e ponte) (Figura 6.6).

No ambiente virtual de aprendizado, você encontrará as informações complementares sobre o sistema nervoso de vertebrados, que serão descritos mais detalhadamente.

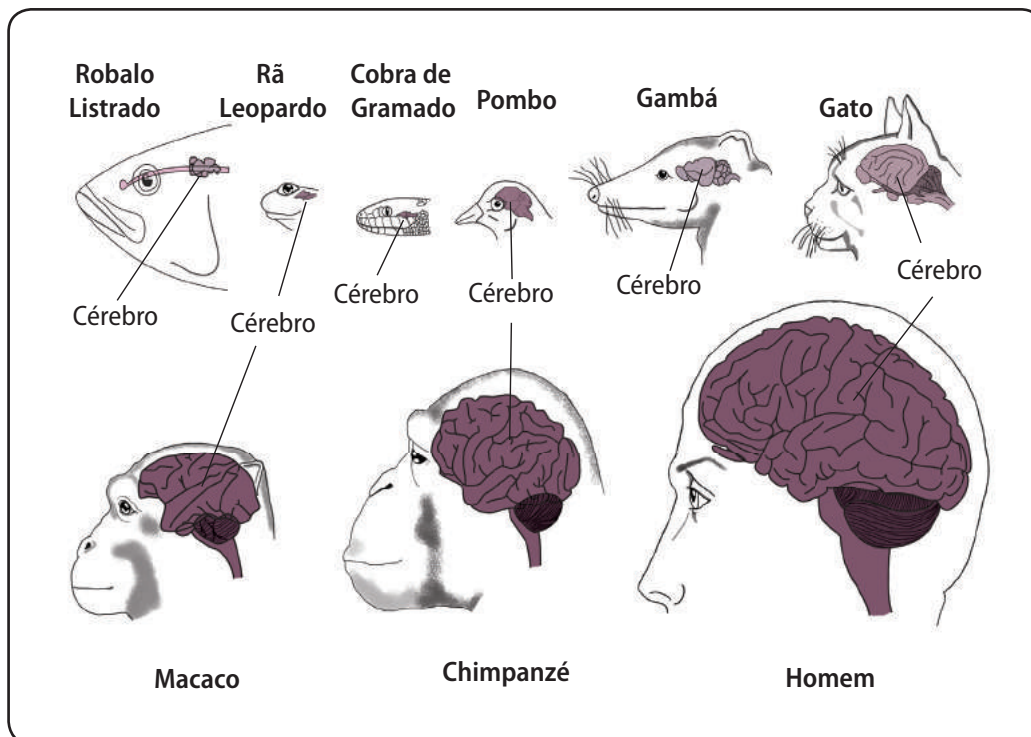


Figura 6.6 – Comparação do crescimento cerebral em diferentes espécies de vertebrados. (Adaptado de: SCHMIDEK; CANTOS, 2008).

Resumo

O sistema nervoso, junto com o sistema endócrino, é responsável por controlar e integrar as reações orgânicas frente aos estímulos externos ou gerados no próprio corpo. Essas respostas coordenadas são muito importantes para que o corpo se mantenha em homeostase – que é a propriedade do organismo em manter uma condição estável (“*steady-state*” ou equilíbrio relativo).

A unidade fundamental do sistema nervoso é o neurônio, que é composto de corpo celular, dendritos e axônios. Além disso, os neurônios de vertebrados são envoltos pela bainha de mielina, que possui interrupções, os Nodos de Ranvier. As células nervosas podem assumir várias formas e, conforme sua posição no organismo, podem ser classificadas em neurônio aferente (sensitivo), eferente (motor esquelético ou visceral) ou associativo (interneurônio).

Os impulsos nervosos são transmitidos célula a célula através da sinapse, que pode ser elétrica ou química. As sinapses elétricas são

mais simples, enquanto as sinapses químicas são as mais comuns e necessitam de um neurotransmissor, uma vez que a fenda sináptica é mais espaçada e não há canais proteicos fazendo a comunicação direta entre as membranas pré e pós-sinápticas.

A origem do sistema nervoso não é totalmente conhecida, mas pode ter surgido de células epiteliais indiferenciadas. Os grupos mais primitivos não apresentam células especializadas, mas durante a evolução dos grupos redes de nervos foram se tornando, em geral, mais específicos e complexos.

O desenvolvimento e o processo de cefalização do sistema nervoso central, notadamente em vertebrados, possibilitaram o desenvolvimento de novas funções e a especialização de áreas no processamento do aprendizado, da memória e das emoções.

Referências

DALGALARRONDO, P. **Evolução do cérebro**: sistema nervoso, psicologia e psicopatologia sob a perspectiva evolucionista. São Paulo: Artmed, 2011. p. 17-129.

PROSSER, C. L. **Comparative animal physiology**. 3. ed. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1973. p. 489 e 644.

SCHMIDEK, W. R.; CANTOS, G. A. Evolução do sistema nervoso: especialização hemisférica e plasticidade cerebral: um caminho ainda a ser percorrido. **Revista pensamento Biocêntrico**, n. 10, p. 181-204, 2008.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal**: adaptação e meio ambiente. 5. ed. São Paulo: Santos Ed., 2002. p. 465-486.

WITHERS, P. C. **Comparative animal physiology**. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1992. p. 330-393.

WOOD, D. W. **Princípios de fisiologia animal**. São Paulo: Polígono, 1973. p. 145-240.

CAPÍTULO 7



Músculo e movimento

A movimentação e o deslocamento entre os animais são realizados à custa de ativação de músculos para a realização de trabalho mecânico. Todavia, essas atividades podem estar relacionadas com o funcionamento de estruturas que conferem fluibilidade ou envolver estruturas celulares, como os flagelos e centríolos. O objetivo deste último capítulo é abordar essas diferentes estratégias e a forma pela qual elas são utilizadas nos ambientes aéreo, aquático e terrestre. A contração muscular será brevemente abordada, visto que já foi devidamente discutida na disciplina de Fisiologia Humana. Como a contração muscular é o mecanismo envolvido na gênese de bioeletricidade, esse assunto também será abordado no final do capítulo.

7.1 Introdução

Quando se fala em movimento, em geral vem à mente aspectos relacionados à locomoção. No entanto, há diversos tipos de movimento em cada espécie animal, inclusive nas espécies sésseis, como as anêmonas, que precisam realizar movimentos para se alimentar e excretar resíduos. Mesmo quando um animal não está se locomovendo precisa de diversos movimentos para respirar, bombear o sangue para todo o corpo, digerir alimentos, etc. Veremos três mecanismos envolvidos na produção de movimento: o ameboide, o ciliar e o muscular. Cada um tem sua importância em aspectos específicos da fisiologia, com um poder de mobilização e deslocamento. Assim, como sempre, é importante considerarmos a massa envolvida no processo de movimentação.

A) Movimento ameboide

Presente nas amebas, nos fungos e nos glóbulos brancos de vertebrados, o movimento ameboide envolve correntes citoplasmáticas, mudanças na forma da célula e projeção de pseudópodes. No citoplasma, a região próxima à superfície dos pseudópodes é chamada de ectoplasma, com a consistência viscosa ou “gel”, enquanto a região mais interna, o endoplasma, tem uma consistência mais fluida ou “sol” (Figura 7.1). À medida que os prolongamentos avançam, ocorre a conversão de gel em sol e vice-versa.

Possivelmente a diferença de pressão no fluido citoplasmático tem um papel importante na força motriz desse tipo de movimen-

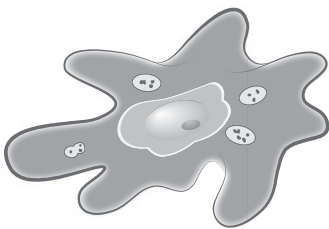


Figura 7.1 – Projeção de pseudópodes numa ameba, conversão gel-sol: o ectoplasma representado pela cor mais escura tem consistência mais firme; o endoplasma, de cor clara, é mais líquido.

to. O movimento ameboide apresenta semelhanças com o fluxo citoplasmático (ciclose) de células animais e vegetais; nele estão envolvidas as proteínas actina e miosina, as principais envolvidas também na contração muscular. A interação dos filamentos dessas proteínas se dá com a hidrólise de **ATP**.

B) Movimento por cílios e flagelos

Cílios e flagelos têm uma estrutura interna similar, composta de um par de túbulos central cercado de nove pares de túbulos dispostos em círculo (Figura 7.2).

Sua diferenciação se dá principalmente pela forma de batimento (Figura 7.3). O flagelo se propaga com uma ondulação simétrica, e o meio líquido onde está é propulsionado de forma paralela ao eixo do flagelo. Como o cílio bate de forma assimétrica, a consequência é um movimento mais lento para retornar à posição inicial, com a propagação do meio líquido paralelo à superfície onde estão os cílios.

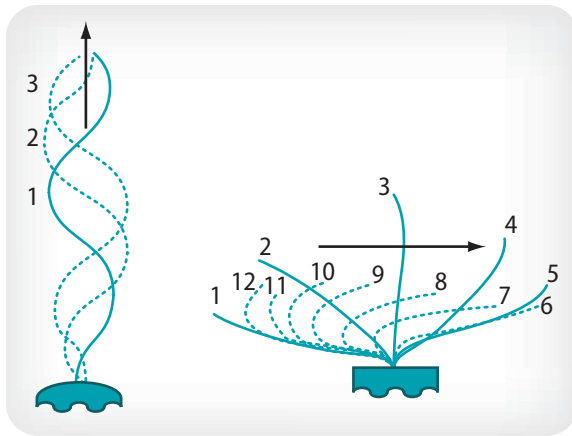


Figura 7.3 – O flagelo propulsa a água paralelamente ao seu eixo, e o cílio propulsa a água de forma paralela à superfície à qual está ligado. (Adaptado de: SCHMIDT-NIELSEN, 2002. p. 397).

Os flagelos ocorrem em pequena quantidade numa célula, em geral um ou dois. São usados na locomoção de protozoários, gametas animais e **anterozoides**. Nas bactérias, são bem menores, rígidos e rotacionados por forças da base da célula. Em outros organismos, é quase certo que o movimento é gerado pelo deslizamento longitudinal dos filamentos internos. Curiosamente, a eficiência energética do deslocamento promovido pelo batimento

ATP

O trifosfato de adenosina é a fonte energética universal do movimento, presente em todos os grupos de seres vivos, com exceção dos vírus.

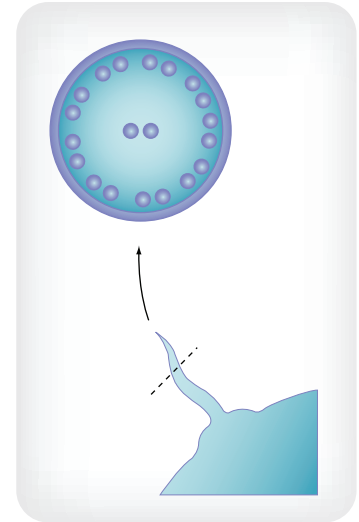


Figura 7.2 – Estrutura básica dos cílios e flagelos. À esquerda está representada a porção de uma célula com um cílio e à direita um corte transversal ampliado desse cílio, onde se vê os nove pares de túbulos de proteína organizados em círculo e um par central. Essa estrutura é semelhante em cílios e flagelos.

Anterozoides

Gametas biflagelados de briófitas e pteridófitas.

de flagelos em espermatozoides está entre 19% e 25 %, valores semelhantes àqueles observados nos músculos.

7.2 Movimento muscular e fibras musculares

Os músculos geram e transmitem força, com a participação de duas proteínas principais, a actina e a miosina, com o ATP como fonte de energia. Desde os pequenos filamentos proteicos de actina e miosina até a constituição de um grande músculo, como o quadríceps da coxa humana, a combinação de pequenas subunidades forma estruturas cada vez maiores. Esse tipo de organização é chamado de hierárquico e é característico dos materiais transmissores de força nos sistemas biológicos (músculos, tendões, etc.). Os músculos têm uma organização variada, mas são classificados com base nos músculos dos vertebrados, por serem os mais conhecidos. Dividem-se em três tipos: esquelético, cardíaco e liso.

A) Músculo esquelético

O músculo esquelético é formado por diversos feixes de fibras multinucleadas paralelas, envolvidos por tecido conjuntivo. Cada fibra é envolta pelo sarcolema, a membrana plasmática da célula muscular, e pode ter vários centímetros de comprimento e diâmetro, que varia de 0,01 a 0,1 mm. A denominação musculatura esquelética é decorrente do fato de geralmente as fibras se inserirem nos ossos. Todavia, no interior das fibras musculares, os filamentos contráteis se dispõem com uma organização tal que resulta em bandas mais claras alternadas com outras mais escuras. Por essa aparência, a musculatura esquelética também é denominada de estriada. A musculatura esquelética é passível de ser acionada intencionalmente, pelo que também é chamada de musculatura voluntária. As estruturas básicas do músculo estriado estão ilustradas na Figura 7.4.

B) Músculo cardíaco

As fibras do músculo cardíaco possuem proteínas contráteis com organização básica semelhante àquela encontrada no músculo esquelético; contudo, a forma da célula é ramificada e, em geral,

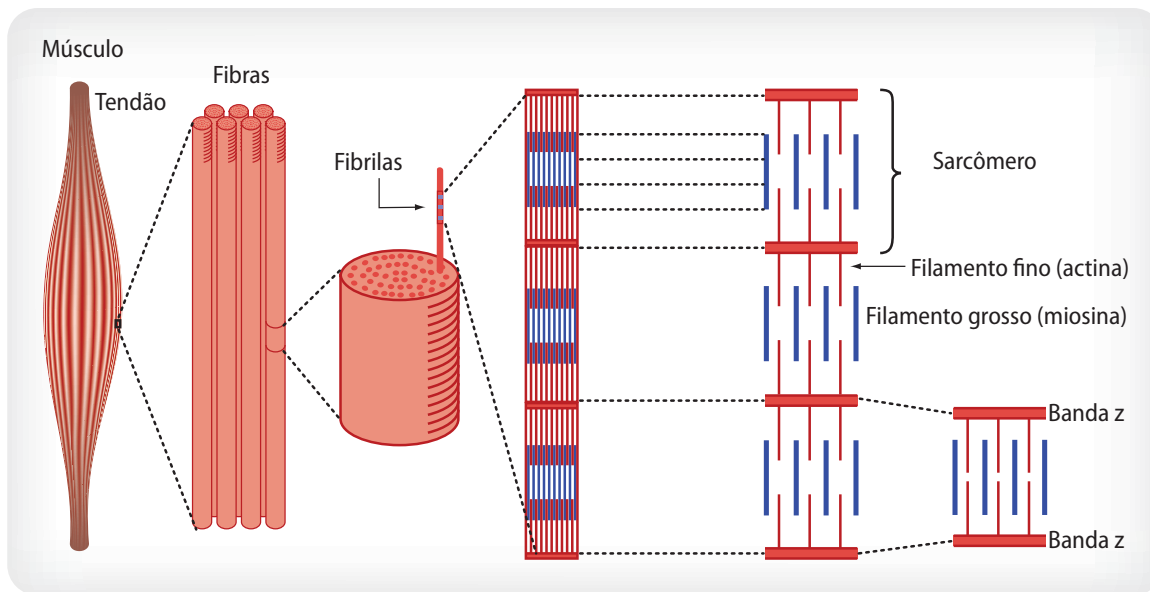


Figura 7.4 – Cada músculo é um feixe de fibras alinhadas, constituído de miofibrilas. Os filamentos de actina e miosina formam os sarcômeros, e sua disposição repetida é responsável pela aparência estriada do músculo. (Adaptado de: SCHMIDT-NIELSEN, 2002. p. 403).

tem apenas um núcleo (Figura 7.5). A presença de discos intercalares mantém as células coesas, e neles se encontram junções de hialo, as estruturas que permitem a rápida propagação da contração por todo o músculo. O ritmo da contração é mantido por células especiais, as células marca-passo, nos mamíferos presentes na inserção do coração com a veia cava. Outra característica da musculatura cardíaca é a grande quantidade de mitocôndrias, o que se faz necessário já que esse músculo funciona continuamente e durante toda a vida do organismo.

Além da despolarização das membranas se espalharem muito rapidamente no tecido, a fase de contração da musculatura cardíaca é seguida de uma fase de relaxamento em que não pode haver uma nova contração. Essas características são fundamentais no bombeamento do sangue para o corpo; a primeira permite força suficiente para o envio do sangue em cada contração e a outra proporciona o ritmo cardíaco.

C) Músculo liso

As fibras do músculo liso têm a forma fusiforme, são muito menores do que as fibras da musculatura esquelética e são uninucleadas (Figura 7.5). A proteína contrátil não está organizada em sar-

cômeros e se arranja principalmente alinhada ao comprimento da célula, mas não exclusivamente. Como a organização das proteínas contráteis não é tão regular como ocorre na musculatura esquelética, a musculatura lisa não apresenta o padrão estriado.

O estudo dos mecanismos contráteis na musculatura lisa é dificultado por várias razões, entre elas o fato de as suas células serem muito pequenas e muitas vezes estarem intercaladas por fibras de tecido conjuntivo.

Nos vertebrados, a musculatura lisa está presente nos tratos gastrintestinais, urinários, reprodutivos, respiratórios e vasos sanguíneos, entre outras estruturas.

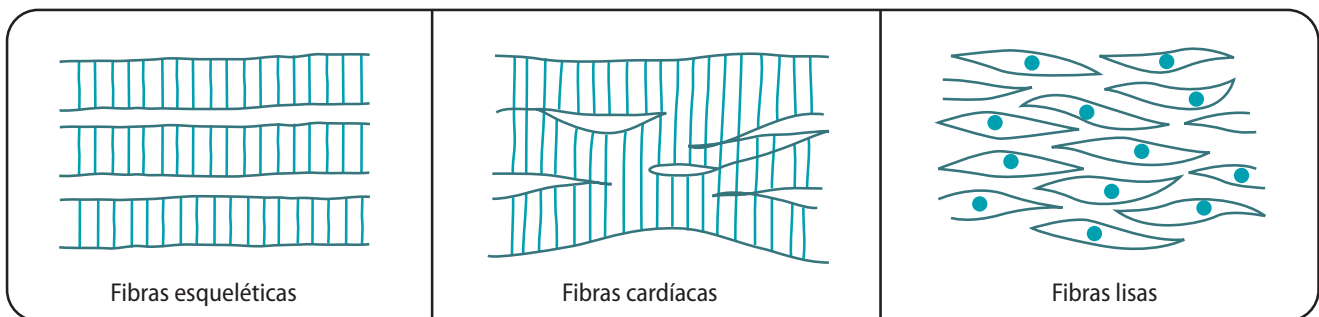


Figura 7.5 – Da esquerda para a direita, fibras musculares esqueléticas (estriadas, multinucleadas e longas); cardíacas (estriadas, uninucleadas e ramificadas) e lisas (uninucleadas pequenas em forma de fuso).

7.3 Mecanismo intracelular da contração muscular

A contração muscular pode ser resumida no deslizamento dos filamentos proteicos entre si, de forma a diminuir o tamanho dos sarcômeros e consequentemente da fibra muscular. Existem seis componentes principais envolvidos na contração: as proteínas actina, miosina, troponina e tropomiosina; os íons Ca^{2+} e o ATP. As moléculas de miosina se associam em filamentos, a partir dos quais se projetam pontes transversais que possuem a propriedade de se ligarem com os filamentos de miosina. O filamento de miosina é bipolar, com as pontes cruzadas voltadas para as extremidades do sarcômero. Os filamentos de actina são mais delgados do que os

de miosina e compostos de três proteínas. A actina globular, disposta como um duplo colar de contas. Em seus sulcos se assentam as longas e finas moléculas de tropomiosina, a cada uma das quais está ligada uma troponina. A ligação dos íons Ca^{+2} às moléculas de troponina gera uma mudança conformacional, que é essencial para a interação entre os filamentos grossos e finos, os quais precisam deslizar entre si, diminuindo a distância entre as linhas Z durante a contração muscular. A energia para esse processo vem do ATP, hidrolisado em ADP pela miosina (uma enzima que converte energia química em trabalho mecânico), visto que a proteína contrátil tem ação enzimática e converte energia química em trabalho mecânico.

No músculo esquelético, a contração é desencadeada, em geral, por um impulso que chega através da liberação de acetilcolina na placa motora e por uma despolarização eletroquímica que irradia pelo sarcolema. A despolarização é transmitida por todo o interior da fibra por um sistema de túbulos transversais, os túbulos T, e se seguem as próximas etapas da contração, com a liberação de Ca^{+2} do **retículo sarcoplasmático** (RS). O RS armazena o Ca^{+2} durante o relaxamento muscular e o libera durante a contração.

No músculo cardíaco humano, as junções de hiato permitem a rápida transmissão da excitação. Das células marca-passo, na inserção da veia cava, a excitação passa para os átrios e destes para os ventrículos. Uma fina camada de fibras entre átrios e ventrículos proporciona uma condução lenta de um ao outro; assim, enquanto o átrio se contrai e expelle o sangue, o ventrículo está relaxado e se enche de sangue. O coração dos vertebrados é considerado miogênico, pois o impulso que inicia as contrações se inicia no músculo cardíaco. Alguns invertebrados têm o coração neurogênico, pois as contrações são iniciadas por impulsos vindos do sistema nervoso.

O músculo liso se contrai com a participação de ATP como elemento combustível e formas de actina e miosina semelhantes às que-las presentes nos músculos estriados. No entanto, o Ca^{+2} que está no meio extracelular passa para o interior da fibra lisa em tempo suficiente para promover a contração, porque possui uma ampla superfície em relação ao seu volume. Na fibra muscular lisa não há troponina, e o Ca^{+2} ativa a miosina por uma via de fosforilação. Diferentes estímulos podem iniciar a contração do músculo liso:

- **Retículo sarcoplasmático**
- Sistema de canais delgados
- que circundam os fascículos
- de miofilamentos no interior
- das fibras.

o neurotransmissor liberado no espaço extracelular por terminações nervosas; hormônios como a adrenalina; a própria distensão da fibra e outros fatores.

7.4 Problemas de dimensão e deslocamento na escala animal

O tamanho e a massa dos animais têm repercussões expressivas em suas capacidades de deslocamento e nas consequências biomecânicas e no estresse tecidual. Quando um animal se desloca, o trabalho realizado se deve à sua interação com o meio ambiente (ar, água, substrato sólido) e às interações entre as várias estruturas do próprio corpo do animal. O deslocamento em suspensão no ar e na água resulta em um nível de trabalho maior do que os deslocamentos no meio terrestre, como você verá mais adiante.

A) Deslocamento terrestre

Para uma pessoa que se desloca em uma marcha lenta, a resistência do ar é desprezível. Todavia, a resistência do ar aumenta com o quadrado da velocidade atingida, o que pode significar muito para humanos atletas, para animais que correm em altas velocidades e também para animais muito pequenos. O trabalho realizado junto a um substrato sólido geralmente é insignificante, pois há pouca deformação do solo e pouco calor é produzido pelo atrito; dessa forma, a maior parte da energia usada na corrida é dissipada internamente como calor.

O custo do deslocamento vertical por unidade de peso é semelhante para animais grandes e pequenos, mas como um camundongo, por exemplo, tem uma taxa metabólica alta em comparação com um cavalo, o aumento no consumo de oxigênio é baixo para o camundongo e alto para o cavalo.

- **Saltos**

Animais de tamanhos bem diferentes, com uma constituição isométrica, saltarão a mesma altura, pois a força muscular é proporcional à área de secção transversal do músculo. Isso se deve ao

fato de os músculos apresentarem um número constante de filamentos contráteis por uma dada área de secção transversal. Em vertebrados, a força máxima exercida é de 4 a 5 kgf/cm², com poucas exceções. No entanto, os animais não são isométricos e podem ter apenas medidas semelhantes proporcionalmente; logo a altura dos saltos será próxima, mas não idêntica. Para um salto parado, uma pulga pode atingir 20 cm; um gafanhoto, 59 cm; uma pessoa, 60 cm; medidas bastante aproximadas, uma vez que as espécies diferem imensamente em seus tamanhos.

O armazenamento de energia elástica é um mecanismo utilizado por variadas espécies. O canguru consegue aumentar em três vezes a sua velocidade, mesmo sem aumentar a frequência de saltos. A distância dos saltos é aumentada devido ao armazenamento elástico nos tendões de Aquiles. A pulga possui na base de suas patas um material elástico chamado resilina, que é comprimido e devolve a energia com quase 100% de eficiência; dessa maneira, ela consegue a aceleração necessária para o salto.

B) Deslocamento aéreo

Em aves, o trabalho realizado junto ao ambiente corresponde a 25% do total. Isso ocorre porque o ar é fluido e facilmente deformável. Assim, o ar que é propulsionado para baixo e para trás não permite retorno de energia à ave, mas ainda restam 75% de trabalho realizado junto ao corpo, que pode ser em parte armazenado como energia elástica.

A manutenção do voo é obtida pelo **soerguimento** e pelo impulso. Para um voo ser estável, o soerguimento deve equivaler ao peso do animal e o impulso deve ser equivalente ao **arrasto aerodinâmico** sobre o corpo durante o movimento. Essas forças são conseguidas a partir do batimento das asas na contração dos músculos peitorais, principalmente durante o curso descendente. Nas aves, esses músculos representam aproximadamente 15% da massa corpórea, enquanto aqueles responsáveis pelo curso ascendente representam 10% da massa total dos músculos de voo.

A taxa metabólica das aves aumenta em proporção à massa corpórea elevada à potência 0,75, pelo que se supõe que a potência efetiva máxima de uma ave também não aumenta na mesma proporção da necessidade de potência para o voo à medida que aumenta o

Soerguimento

Ato ou efeito de levantar.

Arrasto aerodinâmico

Resistência ao deslocamento no ar.

tamanho corpóreo. As maiores aves voadoras têm massa corporal em torno de 10 kg. Uma ave maior não consegue potência suficiente para o voo, mesmo que seu corpo tenha as adaptações para voar.

Os beija-flores constituem um caso especial. Seus músculos de voo tomam 25% a 30% da massa corpórea, justificado pela força extra necessária no voo pairado. Um terço dessa massa muscular se relaciona com o curso ascendente das asas, de significativa importância no soerguimento, em conjunto com os músculos do curso descendente. Alguns insetos têm o voo semelhante ao do beija-flor, especialmente o voo estacionário, com participação igualmente importante dos batimentos ascendentes e descendentes. Em alguns insetos voadores, assim como para o salto da pulga, a resilina tem um importante papel na armazenagem de energia elástica no tórax e nos músculos do voo.

C) Deslocamento aquático

No ambiente aquático, muitos mecanismos hidrodinâmicos são semelhantes àqueles aerodinâmicos necessários ao voo; no entanto, a maior densidade da água diminui a exigência de potência para a sustentação do corpo. Tanto que, em animais que têm a mesma densidade da água, nenhuma potência é necessária para essa função. Nesses casos, 100% da potência é direcionada para impulsionar o corpo.

Nos peixes, o deslocamento é obtido à custa da oscilação da cauda, o que é fruto da ação de um complexo conjunto de músculos. A musculatura empurra a coluna para mover a cauda da esquerda para a direita aplicando uma tração efetiva sobre a pele reforçada com colágeno. Possivelmente há grande contribuição de energia elástica na locomoção de peixes.

A locomoção de organismos mais simples na água já foi bastante estudada. No caso das medusas, a campânula se contrai pela ação de músculos em direções circunferenciais, expulsando a água do lúmen em um jato que empurra o animal para frente. A energia elástica de deformação armazenada na campânula permite que o lúmen se encha de água novamente com uma nova extensão dos músculos. Nas lulas, o mecanismo é semelhante, mas com uma propulsão mais rápida.

Com uma densidade próxima à da água, um animal tem mais energia disponível para a locomoção sem precisar desperdiçá-la para evitar que afunde. A **flutuabilidade** de um organismo pode se tornar **neutra** ou quase neutra por meio de mecanismos específicos, como a redução de substâncias pesadas, a substituição de íons pesados por mais leves, gorduras e óleos, ou flutuadores de gás de paredes rígidas e flutuadores de gás de paredes moles.

Flutuabilidade neutra significa que a densidade do corpo do animal é igual à da água onde ele se locomove.

- **Redução de substâncias pesadas**

Os sais de cálcio, carbonato ou fosfato de cálcio podem ser substituídos total ou parcialmente por sílica ou substâncias quitinosas. Os animais pelágicos, em geral, são desprovidos de conchas, ou **esqueletos**, que podem ser muito pesados. Os animais que preservam suas conchas vivem no fundo do mar, como acontece com os caramujos.

Os caranguejos nadadores são exemplo de uma exceção; eles nadam continuamente para evitar que afundem.

- **Substituição de íons pesados por íons mais leves**

Esse mecanismo é usado por algumas lulas que têm a cavidade celômica com densidade de 1,01 e, portanto, isotônica com a água do mar (densidade 1,026). Isso é conseguido através da retenção da amônia, resultante de seu próprio metabolismo. Por transporte ativo, o Na^+ é retirado da cavidade celômica permitindo maior concentração de H^+ (mais leve), que retém a amônia no fluido já caracteristicamente ácido.

- **Gorduras e óleos**

O depósito de gordura é o meio usado pelos elasmobrânquios, especialmente os tubarões, que podem ter um fígado com até um quinto da massa corporal. Como esses animais não possuem bexiga natatória, a densidade menor da gordura resulta em uma diminuição da densidade do corpo do animal. No tubarão negro espinhoso (*Carcharhinus obscurus*), a metade do óleo no fígado, que pode constituir 75% da massa do órgão, é esqualeno, com densidade de apenas 0,86. Esse fato auxilia muito na aquisição de uma flutuabilidade quase neutra. Isso se alia ao fato de os elasmobrânquios possuírem esqueletos cartilagosos, bem mais leves que os esqueletos ósseos. As arraias, que não são boas nadadoras e vivem no fundo do mar, possuem fígados pequenos e com menos gordura que os tubarões.

- **Flutuadores de gás de paredes rígidas**

Flutuadores de gás de paredes rígidas são vantajosos por manterem o volume, eliminando problemas relacionados às alterações de profundidade. As sépias, moluscos cefalópodes, utilizam uma concha interna que toma 10% de seu volume corporal como flutuador. Constituída de carbonato de cálcio e quitina, é uma estrutura de lâminas distantes 0,66 mm umas das outras e sustentadas por colunas. Entre as lâminas há nitrogênio gasoso a 0,8 atm e um pouco de oxigênio. Verificou-se experimentalmente que a concha resiste a grandes pressões, dessa forma a sépia tem uma grande liberdade de movimentação na coluna d'água. O flutuador de outro cefalópode, o nautilus, funciona da mesma forma que o da sépia; gás é armazenado nas câmaras de sua concha, cuja pressão interior fica em torno de 0,9 atm, sendo sua movimentação limitada apenas pela pressão que a concha pode suportar.

- **Flutuadores de gás de paredes moles**

Os gases podem ser muito vantajosos para a flutuabilidade neutra; no entanto, há alguns problemas estruturais devido à sensibilidade dos flutuadores moles às alterações de pressão. Para a caravela (*Physalia sp.*), um celenterado colonial, a situação é mais simples, pois seu flutuador fica fora da água. Com a pressão interna no flutuador igual à pressão atmosférica, o abastecimento com gás é mais fácil do que para animais com flutuadores submersos. Aproximadamente 15% do gás no interior do flutuador é monóxido de carbono e quase todo o restante é nitrogênio, com uma pequena fração de oxigênio e dióxido de carbono. Diversos sifonóforos (do mesmo grupo da caravela) utilizam flutuadores de gás com alta concentração de monóxido de carbono, e as espécies que ficam sob a água possuem aberturas de forma que o gás possa escapar quando sobem à superfície.

Nos animais que vivem submersos e em grandes profundidades, o gás dos flutuadores tem de ser secretados a uma pressão alta. A quantidade de gás necessária para encher o flutuador aumenta com o aumento da pressão externa, e é preciso evitar que esse gás escape do flutuador. À medida que o animal se desloca para a superfície, a pressão externa diminui, forçando a expansão do flutuador, que pode romper-se no caso de uma diferença de pressão muito grande.

Muitos peixes teleósteos possuem um órgão conhecido como bexiga natatória ou bexiga de ar como flutuador, como ilustrado na Figura 7.6. Consiste em um órgão abdominal abaixo da coluna vertebral com forma variável entre as diversas espécies que a possuem, mas com volume de 5% do corpo. Sua presença está mais ligada aos hábitos do animal do que à sua posição taxonômica. Predadores, como os tubarões, que precisam ter grande mobilidade, não a possuem, pois isso restringiria seus movimentos. A bexiga natatória pode fornecer flutuabilidade neutra perfeita, dessa forma o peixe não precisa gastar energia de locomoção para não afundar.

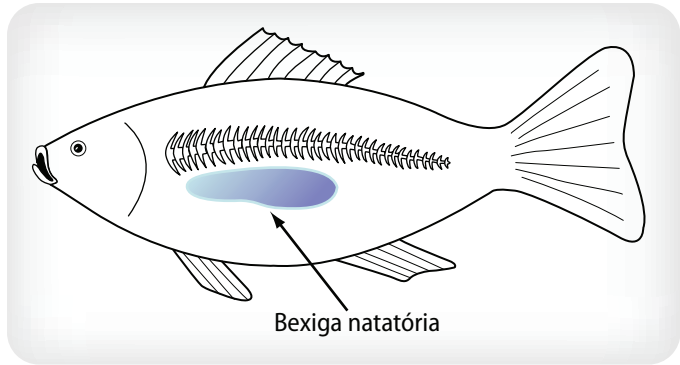


Figura 7.6 – Bexiga natatória: localizada abaixo da coluna vertebral. É muito variável na forma, porém tem um volume próximo de 5% do total em diferentes espécies.

A alteração volumétrica da bexiga quando o peixe nada para baixo (a pressão aumenta) não é muito problemática, pois ele não ficará muito mais pesado do que a água. Para solucionar a necessidade de subir na coluna d'água e controlar o aumento do volume da bexiga natatória, alguns peixes têm a bexiga ligada ao esôfago (peixes fisóstomos, do grego *physa* = “bexiga”, *stoma* = “boca”) o que permite o escape de gás. No entanto, há espécies com a bexiga selada (fisósclitos, do grego *klitos* = “fechado”), e essas só podem subir até um limite. Se forem trazidos das águas profundas, sua bexiga é expandida e evertida pela boca ou até rompida. Os gases são mantidos na bexiga de ar a altíssimas pressões, como nos peixes encontrados a mais de 4.000 metros de profundidade (400 atm), o que é conseguido por estruturas muito especializadas.

Na bexiga, há uma glândula secretora de gás irrigada de sangue por uma rede de vasos chamada de *rete mirabile*, que funciona como um sistema multiplicador de contracorrente.

A artéria e a veia da glândula secretora de gás se dividem em um número grande de **capilares retos, paralelos e intercalados**. Os capilares venosos e arteriais ficam encostados uns nos outros; à medida que o sangue venoso sai da bexiga, os gases vão passando por difusão para os capilares arteriais que os leva de volta à bexi-

Em uma enguia verifica-se os surpreendentes 100.000 capilares de cada tipo com uma superfície de contato de 100 cm² cada.

ga. Embora a quantidade de gás seja maior no sangue arterial, a tensão de oxigênio é maior no sangue venoso. Isso ocorre porque a glândula de gás produz ácido láctico, que diminui a afinidade do oxigênio pela hemoglobina; assim, com a tensão do ácido o oxigênio passa para os capilares arteriais. Essa ação do ácido láctico é conhecida como **Efeito Root**.

O sistema multiplicador de contracorrente é muito vantajoso, pois mantém os gases na bexiga através de simples difusão, sem gasto de energia. Além dele, várias camadas de guanina cristalizada revestem a bexiga natatória, impedindo a difusão dos gases para o seu exterior.

7.5 Custo energético do deslocamento animal

Avaliar o custo energético do correr, nadar e voar implica conhecimento do consumo de oxigênio durante a movimentação. Cada tipo de ambiente tem grande influência em como o movimento acontece. Temos de compreender as principais diferenças de se locomover na terra, na água ou no ar, relacionadas ao suporte proporcionado ao corpo do animal e à resistência que o meio apresenta aos movimentos. A maioria dos animais que nadam tem flutuabilidade próxima de neutra. Aqueles que correm/caminham tem de sustentar seus corpos, mas com o apoio dos pés no solo. Já os voadores sustentam totalmente o corpo num fluido pouco viscoso e pouco denso.

- **O caminhar**

O tipo de locomoção mais conhecido é a locomoção terrestre dos seres humanos. O gasto energético aumenta linearmente com o aumento da velocidade, exceto a velocidades altas, quando as curvas tendem a inclinar-se. Estudos feitos com atletas mostram como é mais dispendiosa a corrida do que a caminhada. É interessante notar que, quando em uma caminhada rápida, a aproximadamente 8,5 km/h, as pessoas optam pela corrida, pois nessa velocidade a marcha se torna mais dispendiosa do que correr.

A mudança de velocidade pode ser escolhida de acordo com a economia energética. Um cavalo pode se mover em marcha, trote

ou galope, mas o custo mínimo para se movimentar em uma dada distância é praticamente o mesmo nas três formas de locomoção quando se mede esse custo em experimentos em que o cavalo é livre para escolher sua velocidade; dessa forma os animais poupam energia autorregulando sua velocidade. Isso pode ser verificado calculando o consumo de oxigênio por unidade de massa corporal na corrida em uma determinada distância, como mover 1 kg de massa por 1 km ($\text{litros de O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ km}^{-1}$), tal como representado no gráfico da Figura 7.7.

A Figura 7.7 mostra que à medida que o tamanho do animal aumenta, o custo da corrida se torna menor, ou seja, para a corrida é mais vantajoso, em termos metabólicos, possuir um tamanho maior.

Mesmo para animais que têm formas bem diferentes, mas tamanhos aproximados, o gasto energético por unidade de massa é muito semelhante, como num rato e uma ave, por exemplo. O fato de uma espécie ser quadrúpede e outra bípede não influencia na sua taxa metabólica durante a corrida. Vale salientar também que aqui estamos considerando apenas o custo da locomoção. Devemos lembrar que enquanto um animal se locomove também há gasto de energia para manter seus órgãos funcionando, logo o custo total do metabolismo durante a locomoção é maior.

• Natação e voo

As relações entre gasto energético e tamanho corporal para nadar e voar são similares às observadas na corrida. No entanto, há uma particularidade no voo que chama atenção: o consumo mínimo de oxigênio por distância percorrida ocorre a uma velocidade ideal. Se a velocidade aumentar ou diminuir, o consumo de oxigênio se eleva. Em condições de laboratório, o voo de um papagaio consome menos O_2 na velocidade de 35 km/h; no entanto, o melhor custo/benefício entre gasto energético e distância percorrida é a 40 km/h. Para uma dada distância percorrida, voar é

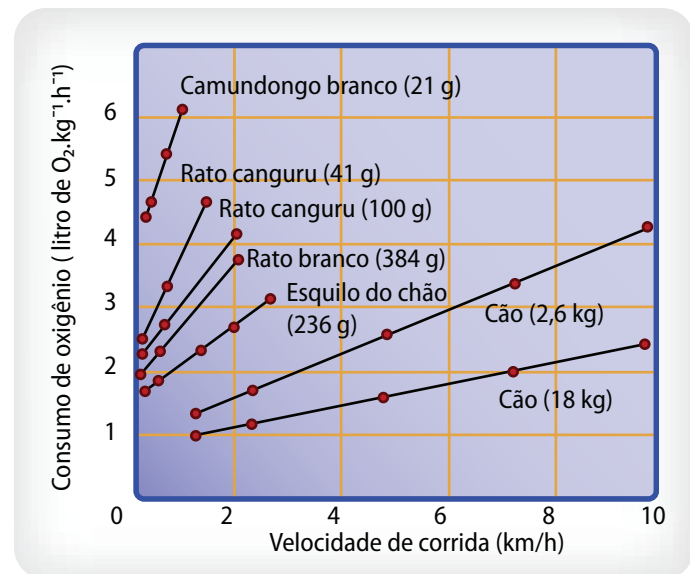


Figura 7.7 – O consumo de oxigênio para diferentes mamíferos ao correr aumenta linearmente com o aumento da velocidade. O aumento por unidade de peso corporal é menor quanto maior for o animal. (Adaptado de: SCHMIDT-NIELSEN, 2002. p. 204).

menos dispendioso do que correr até certo ponto do percurso. Isso é fundamental para aves migratórias, que podem voar milhares de quilômetros sem parar.

Os peixes usam menos energia ao nadar do que os pássaros quando voam, pois se movem lentamente, têm corpos hidrodinâmicos muito adaptados à alta viscosidade e densidade da água e possuem flutuabilidade quase neutra. Animais que são pouco adaptados para nadar, como um pato, têm um gasto energético maior. Sua taxa metabólica ao nadar se assemelha à de um animal de igual tamanho correndo. Para os seres humanos, que não possuem o corpo desenhado para nadar, o consumo de O_2 é 5 a 10 vezes maior do que para um peixe.

7.6 Bioeletricidade

O uso de descargas elétricas por animais pode ter três funções principais: orientação e localização de inimigos ou presas; comunicação intraespecífica; defesa e confundir/matar a presa.

A eletorrecepção não demanda a existência de órgãos geradores de eletricidade, e sim a presença de células que despolarizam na presença de flutuações de campos elétricos ao redor do animal. Esse processo é denominado eletorrecepção passiva e está presente no ornitorrinco, um monotremado, em alguns anfíbios e mais comumente, nos peixes. Os eletorreceptores podem ser encontrados espalhados pela superfície do animal ou concentrados em áreas específicas. Podem ainda ser classificados como tuberosos (encontrados apenas em peixes elétricos) e ampulares (encontrados em peixes elétricos e não elétricos). Os receptores ampulares se concentram em estruturas na forma de ampolas internas que se comunicam com o meio externo por canais preenchidos por um gel, os quais terminam em poros na pele. Nas arraia marinha e nos tubarões existem as Ampolas de Lorenzini, bem desenvolvidas, enquanto nos peixes eletrossensíveis dulcícolas os órgãos são menos desenvolvidos e são denominados microampolas. A eletorrecepção é vantajosa em águas onde a visibilidade é precária ou em animais com hábitos noturnos. A vantagem que a eletorre-

cepção oferece é a capacidade de localizar organismos que estejam protegidos por barreiras que impedem a sua visibilidade; todavia, a desvantagem da eletorrecepção é o seu baixo alcance, que geralmente não ultrapassa poucos metros.

A eletorrecepção ativa é feita pela interferência que os campos elétricos do meio ambiente provocam em um campo elétrico produzido por órgãos elétricos existentes nos corpos dos animais; esses animais são denominados eletrogênicos, podendo gerar campos elétricos elevados ou fracos. Espécies fracamente elétricas utilizam seus campos elétricos para a eletrolocação (reconhecimento do ambiente e localização) e eletrocomunicação (troca de informações com conspecíficos). Os campos elétricos fortes, por outro lado, são utilizados para atordoar as presas ou para a defesa contra predadores. Como produtores de campos fracos, temos os peixes Gymnotiformes, que compreendem aproximadamente 30 espécies na América do Sul, entre elas as tuias e os sarapós; como exemplos de produtores de campos intensos temos a arraia-elétrica (*Torpedo*), o bagre elétrico do gênero *Malapterurus* e o poraquê (*Eletrophorus electricus*), da América do Sul; este libera descargas de até 600 V, suficiente para matar até um ser humano. Suas descargas são produzidas por dois órgãos elétricos (Figura 7.8), que tomam 40% da massa do animal, com **células musculares modificadas**, os **eletrócitos**. Estes são planos, com pouco ou nenhum sarcômero e organizados em colunas, por volta de 70 em cada órgão elétrico, contendo de 5 a 10 mil eletroplacas com eletrócitos. Embora não se contraíam, os eletrócitos todos respondem simultaneamente ao comando nervoso, alterando seu potencial de membrana para 150 milivolts. Sua disposição em série, como se várias baterias fossem conectadas, resulta na soma dos potenciais em centenas de volts, com uma corrente elétrica de cerca de 1 A (Ampere). Já na arraia-elétrica gigante (*Torpedo sp.*) a corrente é de 50 A, pois possui por volta de 2.000 colunas em paralelo em cada órgão elétrico. Com uma voltagem de apenas 50 V (baixa por estar em ambiente marinho, com alta condutividade) a arraia produz, ainda assim, uma potência de 2.500 W.

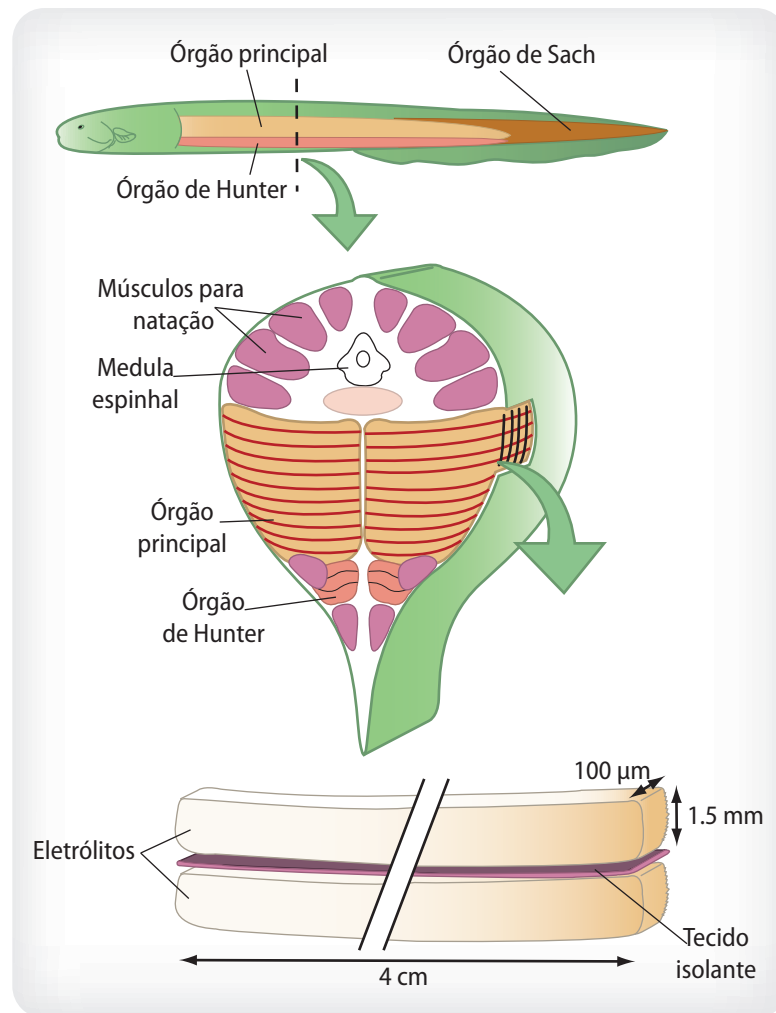


Figura 7.8 – Órgãos elétricos do poraquê, localizados em duas grandes massas nas laterais da cavidade abdominal. (Adaptado de: HILL; WYSE; ANDERSON, 2008. p. 502).

Resumo

Todas as funções de um ser vivo dependem de movimentação, desde as funções realizadas por uma célula até os complexos mecanismos de locomoção de um vertebrado. Os tipos de movimento principais são o ameboide, por cílios e flagelos e por músculos. O movimento ameboide é usado na locomoção de protozoários e fagocitose (também em algumas células animais). Cílios e flagelos são estruturas responsáveis pela locomoção de seres unicelulares, como o protozoário, além de outras funções, como transporte de substâncias em órgãos. Os músculos são as principais estruturas envolvidas no movimento dos animais, sendo divididas em três

tipos principais: liso, esquelético e cardíaco, de acordo com sua forma, localização e função. Os mais estudados são os músculos esqueléticos, usados na locomoção. Sua forma e seu volume variam muito de acordo com o hábito do animal em questão.

Diferenças significativas ocorrem no gasto energético, de acordo com o meio em que os animais se locomovem (terra, água ou ar). No entanto, cada espécie parece trabalhar para um máximo de eficiência energética, mantendo uma ótima relação custo/benefício (gasto energético *versus* distância percorrida) através de regulação da velocidade de movimento e adaptações das estruturas corporais. As células musculares podem ser envolvidas e modificadas para funções muito diversas da locomoção, como a produção de descargas elétricas.

Referências

CARLSON, B. A. Electric signaling behavior and the mechanisms of electric organ discharge production in mormyrid fish. **Journal of Physiology-Paris**, v. 96, n. 5-6, p. 405-441, set./dez. 2002.

HILL, R. W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M. A. **Animal physiology**. 2. ed. Sinauer Associates, 2008.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal**: adaptação e meio ambiente. 5. ed. São Paulo: Santos Ed., 2002.

SNYDER, G. K.; CARELLO, C. A. Body mass and the energy efficiency of locomotion: lessons from incline running. **Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol**, v. 150, n. 2, p. 144-150, jun. 2008.

ZAKON, H. H.; SMITH, G. T. Weakly electric fish: behavior, neurobiology, and neuroendocrinology. **Hormones, Brain and Behavior**, p. 349-374, 2002.

Autores



Odival Cezar Gasparotto

Bacharel em Ciências Biológicas na modalidade Médica pelo Centro Universitário Herminio Ometto de Araras (1980), mestrado (1986) e doutorado (1993) em Ciências (Fisiologia Humana) pela Universidade de São Paulo (USP - São Paulo), e Pós-Doutorado pela Universidade de Gröningen na Holanda (1997), na área de Fisiologia do Comportamento. Como professor da Universidade Federal de Santa Catarina tem atuado no ensino de graduação presencial e a distância, ministrando disciplinas de fisiologia, prática pedagógica e informática para diversos cursos. Na Pós-Graduação ministra curso e orienta projetos na área da Neurobiologia do Estresse e suas consequências fisiológicas e comportamentais. Atua principalmente nos seguintes temas: estresse psicossocial, ansiedade, depressão e neuroimunologia. O investimento mais recente tem sido na análise de padrões eletrofisiológicos da atividade cerebral e suas correlações com os comportamentos e perfis psicológicos.



Marília N. Siebert

Graduada em Ciências Biológicas pela UFSC nas modalidades Licenciatura e Bacharelado, e mestre em Bioquímica, pelo Programa de Pós-Graduação em Bioquímica da UFSC.



Mariana Coutinho Hennemann

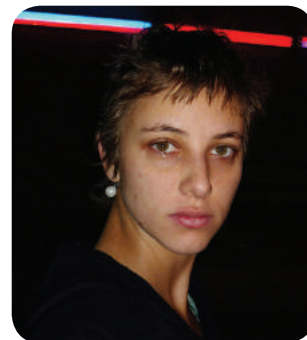
Graduada em Ciências Biológicas pela UFSC nas modalidades Licenciatura e Bacharelado, e mestre em Ecologia pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFSC. Já desenvolveu trabalhos nas áreas de Gerenciamento Costeiro (resíduos sólidos no ambiente marinho), Limnologia e Biologia Marinha (qualidade da água). Atualmente trabalha com Ecologia de pequenos cetáceos.

Carolina Marin Rocha Coelho

Graduada em Ciências Biológicas pela UFSC na modalidade Bacharelado. Mestranda (2011-2013) no Programa de Pós-Graduação em Biociências e Biotecnologia da UFSC.

**Ninna Granucci**

Graduada em Ciências Biológicas pela UFSC na modalidade Bacharelado e mestranda pelo Programa de Pós-Graduação em Biotecnologia e Biociências da UFSC.

**Bruna Luiza da Silva**

Graduada em Ciências Biológicas pela UFSC nas modalidades Licenciatura e Bacharelado.

**Fabiana Coelho Mariano da Silva**

Graduada em Ciências Biológicas pela UFSC nas modalidades Licenciatura e Bacharelado.

