

## Fisiologia de Répteis

Denis Vieira de Andrade e Augusto Shinya Abe\*

### Resumo

Os répteis atuais são representados por formas de filogenias distintas, que podem refletir em variados aspectos de sua fisiologia. O padrão funcional geral e a influência da temperatura corpórea e do padrão de atividade sobre a fisiologia dos répteis são descritos. Exemplos relacionados à atividade sazonal, à circulação central e à digestão são apresentados através de estudos de casos.

**Palavras-chave:** Temperatura corpórea, Atividade sazonal, Circulação central, Digestão, Metabolismo.

### Abstract

The extant reptiles are represented by phylogenetically distinct groups, fact which may reflect in their physiology. The general physiological pattern of the reptiles and how body temperature and activity pattern can rule their physiology are described. Examples of seasonal activity, central circulation and digestion are presented by study cases.

**Key words:** Body temperature, Seasonal activity, Central circulation, Digestion, Metabolism.



### Introdução

Os répteis estão agrupados em quatro ordens, a saber, Crocodylia, Chelonia, Squamata e Rynchocephalia, que são bastante distintas, tanto em suas origens como na morfologia. A diversidade entre as ordens varia consideravelmente, bem como suas origens e hábitos. Evidentemente, como os primeiros tetrápodos que conquistaram o ambiente terrestre, os répteis experimentaram múltiplos episódios de irradiação adaptativa ao longo de sua história, tendo ocupado os mais variados ambientes, inclusive retornado ao aquático. Assim, várias formas funcionais surgiram e evoluíram independentemente ao longo da história dos répteis, inclusive as que deram origem às aves e aos mamíferos. Embora com características e história tão heterogêneas, alguns aspectos funcionais são

comuns aos répteis atuais, enquanto que outros, apenas compartilhados por grupos restritos ou mesmo algumas espécies. Ainda assim, é difícil estabelecer para os répteis atuais um padrão fisiológico que os caracterize. De comum, os répteis são ectotérmicos, com fecundação interna e desenvolvimento direto, apresentam rins metanefros e respiração predominantemente pulmonar. Algumas destas características, porém, são compartilhadas também com outras classes de vertebrados tetrápodos. Estudos recentes vêm demonstrando o quanto a fisiologia dos répteis é heterogênea e pode apresentar grande plasticidade. Neste capítulo são abordados alguns tópicos da fisiologia dos répteis, sem a pretensão de uma visão abrangente sobre o tema.

*Aceito em setembro de 2005.*

\*Departamento de Zoologia Universidade Estadual Paulista UNESP Rio Claro, SP

### O padrão fisiológico reptiliano

Os vertebrados endotérmicos, como as aves e mamíferos, mantêm as temperaturas corpóreas constantes, independentes daquela do meio. A manutenção da temperatura constante e elevada, a 37-40°C em vertebrados endotérmicos, requer considerável quantidade de energia, suprida pelo metabolismo aeróbico. No metabolismo aeróbico o animal consome oxigênio, que é transportado pelo sangue, dos pulmões até os tecidos, onde irá utilizar um substrato, fornecido pelo alimento, produzindo gás carbônico, água e energia. No caso dos animais endotérmicos, a produção de energia deve ser o suficiente para manter a temperatura do corpo elevada. Este processo requer, mesmo que o animal esteja em repouso, o contínuo suprimento de oxigênio e da disponibilidade de substrato energético fornecido pelo alimento. O custo de manutenção da temperatura corpórea elevada é variável entre os vertebrados endotérmicos, sendo maior em animais de menor porte, especialmente em ambientes frios. Para evitar a perda de calor para o meio, os endotérmicos possuem uma camada de isolamento, de pena, pêlo ou camada de gordura sub-epidérmica. Em animais endotérmicos a diminuição do tamanho corpóreo é problemática, pois isto implica em um aumento da área superficial, pela qual o animal irá perder calor, em relação ao volume dos órgãos e tecidos internos que geram este calor metabolicamente. Desta forma, mamíferos e aves de pequeno tamanho enfrentam um desafio constante na obtenção de alimento para poder suprir suas necessidades metabólicas. Não é surpreendente, portanto, que poucas espécies de mamíferos tenham massa corpórea abaixo de determinado limite. Os menores mamíferos, por exemplo, pesam cerca de cinco gramas e necessitam comer quase que constantemente, quando ativos, para suprir suas

necessidades metabólicas. Por outro lado, os répteis não enfrentam os dilemas de fluxo de calor causados pelo aumento da razão entre superfície corpórea versus volume do corpo típicos de um pequeno tamanho corpóreo. Isto se reflete na alta diversidade de répteis com massas corpóreas pequenas e que exploram nichos que seriam muito difíceis ou mesmo impossíveis de serem ocupados por animais endotérmicos mais dispendiosos em termos energéticos (BENNETT, 1978). Em termos ecológicos, a possibilidade de explorar faixas de tamanho diferentes de outros grupos vertebrados faz com que os répteis sejam elementos importantes do ecossistema.

Um corpo perfeitamente esférico tem a menor relação entre área superficial vs. volume possível. Para animais endotérmicos, qualquer forma que se desvie de uma esfera representa um aumento nos riscos de perda de calor metabolicamente produzido para o ambiente. Um cachorro encolhido com frio busca exatamente a diminuição no grau de exposição da superfície corpórea e a conseqüente redução da perda de calor para o ambiente. A evolução de corpos alongados e achatados em endotérmicos encontra, portanto, sérios obstáculos quanto a adequada manutenção da temperatura corpórea. Muito embora corpos achatados sejam incomuns em répteis, todas as serpentes e vários grupos de lagartos têm evoluído um corpo alongado e muitas vezes ápodo. Esse alongamento do corpo obviamente habilita estes animais a explorarem habitats e modos de vida inacessíveis para os endotérmicos.

Em aves e mamíferos a capacidade de manter a temperatura corpórea elevada é atribuída à divisão completa entre a circulação sistêmica e a pulmonar, que separa completamente o sangue arterial, oxigenado, do venoso, desoxigenado.

Ocorre que, nos mamíferos quando em repouso, o sangue venoso que retorna ao coração ainda possui aproximadamente 75% do seu conteúdo de oxigênio. Em animais endotérmicos a atividade intensa é predominantemente sustentada pelo metabolismo aeróbico. Para tanto, a musculatura esquelética de aves e mamíferos possui grande quantidade de mioglobina e de mitocôndrias, que pode ser caracterizada pela coloração vermelha (e.g. BENNETT, 1982).

Os répteis, como os demais vertebrados ectotérmicos, não produzem calor metabólico suficiente para a manutenção da temperatura corpórea elevada. Desta forma, procuram elevar a temperatura corpórea se expondo a fontes externas de calor, como o substrato aquecido, irradiação solar ou outra fonte térmica. Graças a este processo, o gasto energético para a manutenção da temperatura corpórea em condição de repouso é mínimo, quando comparado aos endotérmicos. A temperatura corpórea nos répteis é controlada e mantida em determinado patamar, freqüentemente bem acima da ambiental, por comportamento, com exposições à fonte de calor ou a locais mais frios (BENNETT, 1978). No entanto, para o controle da temperatura corpórea, em especial durante a fase de aquecimento, ajustes fisiológicos também operam, com a alteração do padrão de circulação do sangue (BAKER *et al.*, 1972). Por não utilizarem energia para a manutenção da temperatura corpórea, a taxa de conversão alimentar nos répteis é bem mais elevada que nas aves e mamíferos. O baixo custo energético de manutenção da condição basal é a razão principal dos répteis poderem suportar longos períodos de jejum. A capacidade aeróbica de produção de energia nos répteis é variável, mas sempre muito menor que a de aves e mamíferos (POUGH, 1980). A musculatura esquelética possui pouca mioglobina e menor concentração de

mitocôndrias quando comparada aos endotérmicos, daí sua coloração clara. Esta característica não permite aos répteis a manutenção de atividades intensas sustentadas aerobicamente (BENNETT, 1982). No entanto, os répteis são capazes de atividades intensas por curto período de tempo. Neste caso, recorrem ao metabolismo anaeróbico, em que o substrato energético estocado na musculatura na forma de glicogênio é utilizado na ausência de oxigênio. Quando utilizado anaerobicamente, o glicogênio se transforma em ácido láctico e não em gás carbônico e água, como no metabolismo aeróbico. O metabolismo anaeróbico nos ectotérmicos é bem menos dependente da temperatura que o aeróbico, mas a produção de energia é quase dez vezes menor para a mesma quantidade de glicogênio. Além disso, o acúmulo de ácido láctico na musculatura dos répteis provoca a fadiga, que requer longo período de recuperação. Durante a recuperação, o ácido láctico é reconvertido em glicogênio (neoglicogênese) no fígado e na musculatura esquelética, no caso dos répteis (GLEESON, 1991). Este processo é tanto mais demorado quanto maior for a concentração de ácido láctico na circulação e pode levar dias em répteis de grande porte (BENNETT *et al.*, 1985). A maior parte das atividades de rotina dos répteis é sustentada pelo metabolismo aeróbico e a anaerobiose reservada para casos extremos, como a fuga de um predador.

### **Temperatura corpórea e Variação no desempenho**

Na literatura pertinente são bastante comuns estudos que descrevem a gama de temperaturas experimentadas por diferentes espécies de répteis em diferentes contextos ecológicos (e.g. CLOUDSLEY-THOMPSON, 1971). Entretanto, quais são as vantagens e

desvantagens de se manter temperatura corpórea em determinado patamar? Funções biológicas resultam, em última instância, de interações físico-químicas sensíveis a temperatura e ao manter a temperatura corpórea em níveis que facilitem essas interações podem otimizar o desempenho do organismo. No entanto, diferentes funções biológicas possuem distintas sensibilidades à temperatura e algumas vezes podem atingir seu melhor desempenho em determinadas temperaturas (VAN DAMME *et al.*, 1991). Neste contexto, animais ectotérmicos, como os répteis, apresentam uma plasticidade bem maior do que os endotérmicos, de maneira que eles podem variar sua temperatura corpórea em função da atividade que está sendo realizada (ver LILLYWHITE, 1987). Assim, várias espécies de répteis aumentam voluntariamente sua temperatura corpórea durante processos infecciosos em um processo referido como febre comportamental e que pode ser parte importante da resposta imune destes animais (BURNS *et al.*, 1996).

Os problemas enfrentados por algumas serpentes para digerir grandes massas de alimento também podem ser amenizados pela elevação da temperatura. Algumas espécies de serpentes elevam voluntariamente sua temperatura enquanto digerindo o alimento, em um processo conhecido como resposta termofílica pós-prandial (REGAL, 1966). Como demonstrado em jibóias, isto permite maior aumento do metabolismo durante a digestão levando a uma diminuição na duração do processo digestivo (TOLEDO *et al.*, 2003). Lagartos diurnos concentram suas atividades durante as horas mais quentes do dia, quando podem atingir temperaturas compatíveis com a atividade e o metabolismo elevado. Durante a inatividade, abrigados em locais mais frios, o metabolismo cai acompanhando a queda na temperatura corpórea, o que leva a

economia de energia (RISMILLER & HELDMAIER, 1991).

### **Atividade intermitente e a Fisiologia dos répteis**

Como a manutenção da temperatura corpórea nos répteis não depende de um metabolismo aeróbico constante e elevado, a maior parte das atividades funcionais pode estar sujeita a consideráveis variações. Assim, se nos mamíferos em repouso o sangue venoso que retorna ao coração pode conter 75% do seu conteúdo de oxigênio, mesmo mantendo a temperatura corpórea elevada, nos répteis esta queda no nível de oxigenação é bem menor. Como consequência, os répteis não precisam respirar com a mesma frequência que os mamíferos. Isto permite aos répteis ficar longo período sem respirar (apnéia), enquanto o teor de oxigênio do sangue vai caindo lentamente, pois o metabolismo basal é cerca de 20 vezes menor do que em um mamífero de tamanho similar (BENNETT, 1982). Este padrão, que intercala períodos ventilatórios aos de apnéia é denominado respiração episódica. O período de apnéia pode durar minutos ou até horas, dependendo da temperatura ambiente ou da espécie considerada. A respiração episódica permite que os répteis, mesmo os não aquáticos, permaneçam longo período submersos (POUGH, 1980).

Em consequência do aumento da temperatura corpórea o metabolismo basal dos répteis também se eleva, acelerando todo o processo. Algumas espécies podem ser ativas a temperatura corpórea de 40°C (BRATTSTROM, 1965), que é mais alta que a dos mamíferos, caindo durante o período de inatividade. A oscilação diária da temperatura corpórea pode exceder a 30°C, acarretando em considerável variação do metabolismo. Com a elevação da temperatura corpórea e do metabolismo a demanda de oxigênio aumenta e a ventilação pode mudar de episódica para contínua. A variação da

temperatura corpórea acarreta também em mudança do pH do sangue, que se torna tanto mais ácido quanto maior a temperatura. O controle do pH do sangue com a variação da temperatura corpórea é alcançado pela variação da ventilação pulmonar (GLASS & WOOD, 1983).

### **Ocupação de habitats e conseqüências fisiológicas da atividade sazonal**

A dependência dos répteis a fontes externas de calor para regulação da temperatura corpórea restringe sua distribuição geográfica e também os períodos do ano nos quais podem estar ativos (e.g. GREGORY, 1982). Como observado em outros animais ectotérmicos, a ocupação de habitats com pouca disponibilidade de temperaturas compatíveis com a atividade ocorre com poucas espécies de répteis mais especializadas. O padrão geral apresenta maior diversidade e abundância da fauna de répteis nas regiões tropicais quentes do globo, com progressivo depauperamento com o aumento da latitude (DARLINGTON, 1957). A dificuldade de ocupação de ambientes mais frios pode estar relacionada à diminuição no desempenho em decorrência da redução da temperatura corpórea, que tornam os répteis menos aptos a competir e sobreviver nestes ambientes. Além disso, temperaturas baixas durante as fases embrionárias podem comprometer seriamente o desenvolvimento e levar ao insucesso reprodutivo. Por exemplo, jibóias quando submetidas a temperaturas de 18-25°C durante a gestação dão origem a prole com diversas anormalidades (ANDRADE & ABE, 1998).

Em muitas regiões, no entanto, o clima pode ser significativamente diferente entre as diversas estações do ano. Nestas situações, a atividade dos répteis pode ser comprometida temporalmente e restringida aos meses nos quais a

disponibilidade de nichos térmicos permite a manutenção de temperaturas corpóreas compatíveis à atividade. Assim, várias espécies de répteis tornam-se inativos durante a estação fria do ano entrando em um estado hipometabólico (dormência, estivação, hibernação, torpor, etc.; GREGORY, 1982). Tal estratégia permite que estes animais sobrevivam durante um período no qual as condições ambientais poderiam prejudicar severamente o desempenho comportamental e fisiológico, comprometendo a própria sobrevivência (GREGORY, 1982).

Espécies que apresentam este padrão sazonal de atividade obviamente intercalam um período no qual crescem, acumulam reservas de gordura e se reproduzem (primavera/verão), com períodos de inatividade, abrigados em tocas, sem se alimentarem (GREGORY, 1982). Muito embora este padrão sazonal de atividade seja sobejamente conhecido, raros são os estudos que investigam suas conseqüências fisiológicas. Mesmo informações sobre a variação sazonal na temperatura corpórea ou do metabolismo são bastante escassos. Um caso relativamente bem estudado é o do lagarto teiú, *Tupinambis merianae*, que na região sul e sudeste do Brasil entra em dormência durante os meses frios do ano, geralmente de abril a agosto (ABE, 1995). Nestes animais, a temperatura corpórea que apresenta um ciclo diário muito bem definido durante a estação de atividade, com picos por volta de 38°C na metade do dia e em torno de 25°C durante a noite. A temperatura corpórea cai para patamares constantes, ao redor de 17°C, durante a estação de dormência. A taxa metabólica também se reduz a valores em torno de 35% daquela observada durante a estação de atividade. Também a sensibilidade do metabolismo a mudanças da temperatura corpórea reduz sensivelmente (ABE, 1995). Com a queda do metabolismo durante a dormência, obviamente a

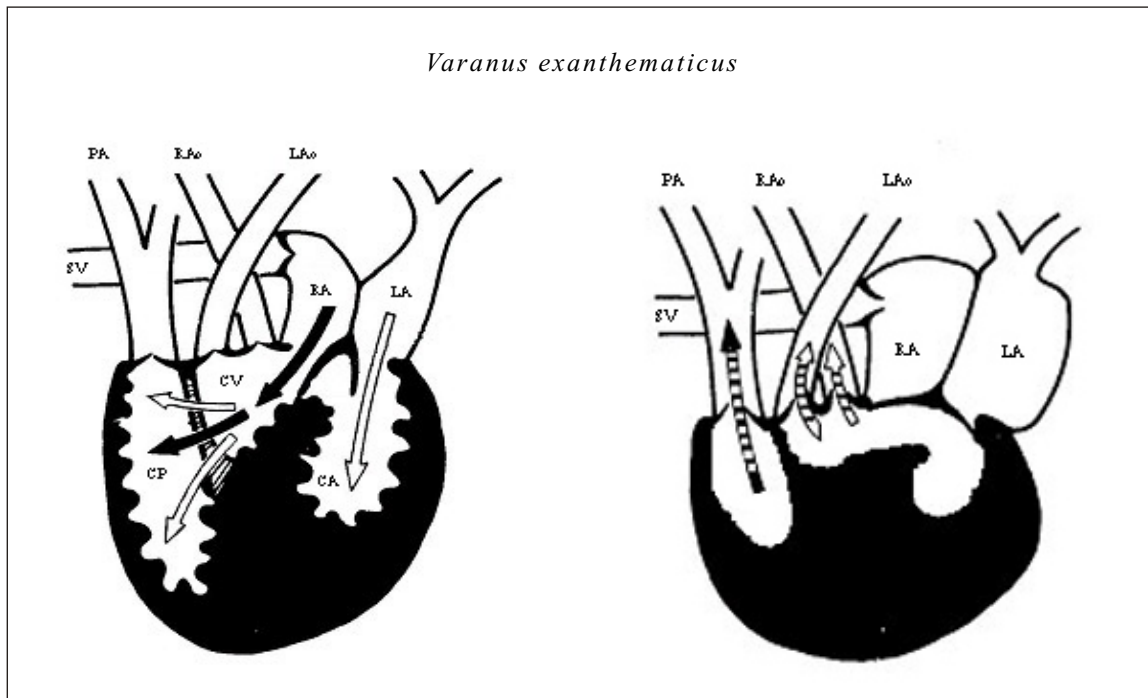
necessidade respiratória do teiú também diminui e vários ajustes fisiológicos ocorrem. Durante a dormência, a ventilação pulmonar se reduz muito, embora o grau de extração de oxigênio se mantenha constante. A frequência respiratória diminui e os movimentos respiratórios são agrupados em episódios. Também nas características do sangue operam alterações sazonais que viabilizam melhor adequação entre o transporte dos gases respiratórios e demanda metabólica. O sangue dos teiús ativos é mais rico em hemoglobina, transportando maiores quantidades de oxigênio para atender ao aumento da atividade metabólica. Por outro lado, o sangue de animais dormentes possui maior afinidade pelo oxigênio, facilitando sua extração do ar contido nos pulmões. Isto é especialmente vantajoso durante o período de dormência, quando os teiús respiram episodicamente, pois um sangue com maior afinidade permite a melhor captação do oxigênio, mesmo ao final de longos períodos de apnéia, quando a concentração deste gás nos pulmões é reduzida.

### **A circulação dupla em répteis Filogenia e Adaptação**

Nos répteis, como nos demais vertebrados, o sistema respiratório está intimamente relacionado ao circulatório. Assim, durante o período ventilatório, aumenta a perfusão pulmonar e quando da apnéia, diminui ou cessa o fluxo de sangue aos capilares pulmonares. Como nos répteis o período de apnéia pode ser prolongado, a circulação pulmonar pode ser desviada. Este desvio da circulação pulmonar (“shunt”) ocorre devido à divisão incompleta do ventrículo nos répteis em geral e ao Forame de Panizza, que se abre entre os dois troncos aórticos, nos crocodilianos, que possuem o ventrículo completamente dividido (Fig.1), como nas aves e mamíferos.

Assim, durante o período ventilatório, os capilares pulmonares estão abertos facilitando a circulação do sangue. Nestas condições, durante a diástole, o sangue venoso entra pelo átrio direito, segue para o ventrículo, que é formado por três câmaras intercomunicantes, mas que podem ser separadas do ponto de vista funcional, o *cavum venosum*, *cavum arteriosum* e *cavum pulmonale*. Do átrio direito o sangue vai para o *cavum venosum* e daí para o *cavum pulmonale*, de onde é bombeado para os pulmões durante a sístole. Dos pulmões o sangue retorna ao *cavum arteriosum*, na diástole seguinte, e é bombeado para as aortas através do *cavum venosum*. Portanto, pelo *cavum venosum* passam tanto sangue venoso, durante a diástole, como sangue arterial, durante a sístole (Fig.1). No entanto, septos internos presentes no ventrículo podem impedir, em variados graus, na dependência da espécie, a mistura de sangue arterial e venoso durante o período ventilatório. Em alguns lagartos, como os do gênero *Varanus*, a separação funcional das duas circulações, pulmonar e sistêmica, é grande a ponto de apresentarem pressões muito distintas nos dois circuitos.

Durante o período de apnéia, os capilares pulmonares diminuem seu calibre, criando uma resistência ao fluxo de sangue para o circuito. Durante a diástole, o trajeto do sangue venoso que retorna ao coração é o mesmo do período ventilatório: átrio direito, *cavum venosum* e daí para o *cavum pulmonale*. Porém, durante a sístole, como há uma resistência no circuito pulmonar devido a vasoconstrição dos capilares, o sangue é bombeado para as aortas e segue pela circulação sistêmica, desviando da pulmonar, sem ser oxigenado (e.g. HEISLER & GLASS, 1985). Como mencionado, o metabolismo dos répteis é baixo e o teor de oxigênio do sangue demora muito mais tempo a ser utilizado pelos tecidos. Quando estão assoalhando, por



**Figura 1.** Desvio da circulação intracardíaca em *Varanus exanthematicus*, mostrando o circuito do sangue durante a diástole e a sístole: CP *cavum pulmonale*, CV *cavum venosum*, CA- *cavum arteriosum*, RA *átrio direito*, LA *átrio esquerdo*, PA *artéria pulmonar*, RAo *arco aórtico direito*, LAo *arco aórtico esquerdo*. A separação entre a CP e CV é feita pela prega muscular hachurada. (Fonte: HEISLER & GLASS, 1985).

exemplo, quando os répteis se expõem ao sol, o fluxo de sangue para a superfície corpórea em aquecimento aumenta, maximizando a captação de calor. Nestas condições, o sangue tem como função primordial o transporte de calor, mais que a troca de gases ao nível dos pulmões. Portanto, a circulação pulmonar pode ser desviada nesta condição em que os períodos de apnéia podem ser longos. No entanto, de tempos em tempos, o réptil respira para oxigenar o sangue.

#### **Frequência alimentar e Fisiologia digestiva**

Como mencionado, os animais endotérmicos pagam um alto preço por sua relativa independência do meio na regulação da temperatura corpórea. Suas taxas metabólicas são elevadas e o sistema cárdio-respiratório deve acomodar o transporte dos gases respiratórios em quantidades compatíveis com seu nível de atividade metabólica. Ademais, um metabolismo elevado também

demandam um grande aporte de energia, a qual deve ser suprida através da alimentação. Assim, endotérmicos são caracterizados pela ingestão freqüente de quantidades relativamente altas de alimento. Em contraste, os répteis necessitam de quantidades muito menores de alimento para suprir suas necessidades metabólicas, o que também contribui para sua alta taxa de incorporação de biomassa. Além disso, a biologia alimentar dos répteis pode ser radicalmente diferente em termos de freqüência alimentar. A baixa demanda energética dos répteis faz com que a maioria destes animais possa atravessar longos períodos de jejum sem grandes complicações. De fato, o padrão de alimentação de diversas espécies de serpentes que caçam de espreita consiste na ingestão de presas relativamente grandes seguido de longos períodos de jejum (GREENE, 1983). Isto, em casos extremos, pode significar apenas um ou dois eventos alimentares ao longo do ano.

Nestas condições, a manutenção da funcionalidade do aparelho digestório seria despropositada devido à ocorrência tão esporádica da alimentação. Répteis que se alimentam desta forma, portanto, experimentam uma reorganização estrutural cíclica do intestino em resposta à tomada de alimento. Durante o jejum todo o aparelho digestório diminui de tamanho e entra em um estado de repouso, o que deve diminuir consideravelmente o custo de manutenção em comparação com a manutenção de um aparato constantemente funcional (SECOR & DIAMOND, 1995; 2000). Entre um e dois dias após a alimentação, as células do intestino delgado aumentam de tamanho, principalmente devido à absorção de água e lipídeos, e tornam-se funcionais (STARCK & BEESE, 2002). Ademais, outros órgãos, como fígado e coração, também sofrem considerável hipertrofia durante a digestão do alimento (ANDERSEN *et al.*, 2005).

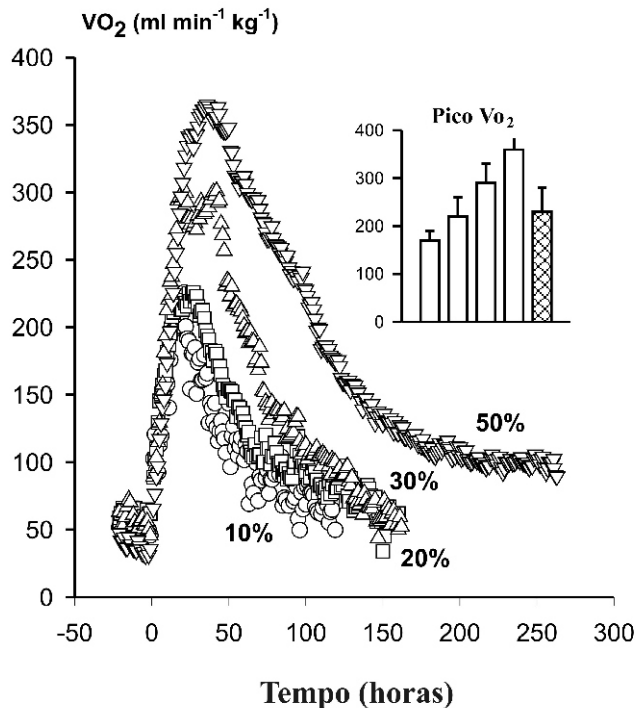
Também a taxa metabólica dos répteis sofre grandes aumentos após a ingestão do alimento fenômeno denominado de Ação Dinâmica Específica (ou SDA, de “Specific Dynamic Action”). Embora tal efeito tenha sido descrito nos principais grupos reptilianos, é nas serpentes, em particular naquelas que sofrem a reorganização intestinal comentada acima, que este efeito se torna exacerbado. Nestes animais a taxa metabólica medida nos primeiros dias da digestão pode ser elevada várias vezes acima do nível de repouso/jejum. Além disso, o metabolismo pode permanecer elevado por cerca de 10 a 15 dias. Todo esse processo digestão é afetado por um grande número de fatores incluindo o tamanho e natureza do alimento, temperatura, tamanho da serpente, etc. (ANDRADE *et al.*, 2004). Para diversas espécies de serpentes, o aumento metabólico que se segue à ingestão do alimento é o maior entre todas as

atividades por ela desempenhadas, representando seu ápice em desempenho metabólico (ANDRADE *et al.*, 1997; SECOR & DIAMOND, 1997). Estes aumentos, não raro, atingem valores de sete a 12 vezes acima da taxa metabólica de repouso, o que rivaliza com o incremento metabólico máximo passível de ser aerobicamente sustentado por animais endotérmicos (Fig.2). Em serpentes pítons e cascavéis, o aumento do metabolismo durante a digestão pode, inclusive, elevar endogenamente a temperatura corpórea dos animais alguns graus acima da temperatura ambiente (TATTERSAL *et al.*, 2004).

Obviamente, esta resposta metabólica pós-prandial implica em considerável dispêndio de energia e calcula-se que a digestão de uma massa de alimento qualquer represente de 4-20% do conteúdo energético deste alimento para os animais que se alimentam freqüentemente. Para espécies que se alimentam esporadicamente de presas grandes e que exibem um alto grau de reestruturação intestinal, o custo da digestão pode variar de 12-30% de todo o conteúdo energético do alimento (ver SECOR, 2001). Na natureza, foi estimado que no balanço energético global de duas espécies de Viperidae norte americanas (*Crotalus cerastes* e *Agkistrodon piscivorus*) cerca de 40% de todo o gasto anual em energia se deve aos custos associados à digestão do alimento (SECOR & NAGY, 1994; MCCUE & LILLYWHITE, 2002).

Finalmente, o aumento metabólico durante a digestão implica na ocorrência de diversos ajustes cardio-respiratórios que garantam o adequado transporte dos gases respiratórios e a regulação do pH do sangue e fluidos corpóreos. Por exemplo, pode haver um aumento na eficiência do sangue em transportar o oxigênio captado nos pulmões para os tecidos metabolicamente ativos (OVERGAARD & WANG, 2002), bem como um aumento no grau de





**Figura 2.** Aumento metabólico em cascavéis após a ingestão de presas (ratos) com massa equivalente a 10, 20, 30 e 50% da massa corpórea das serpentes. Barras brancas no gráfico interno indicam o aumento máximo do metabolismo durante a digestão destas presas (crescente da esquerda para a direita). A barra quadriculada indica o aumento metabólico máximo durante exercício muscular forçado. Note que o aumento metabólico pode ser superior ao eliciado pelo exercício físico. Tempo 0 indica o momento da alimentação. (Fonte: ANDRADE *et al.*, 1997).

irrigação sanguínea do intestino (STARCK & WIMMER, 2005). A digestão é acompanhada pela secreção de grande volume de ácido para o estômago (ver SECOR, 2003), o que poderia levar a uma alcalinização do sangue, ou seja, a uma alcalose metabólica. Para prevenir que isto ocorra, várias espécies de répteis compensam a secreção de ácido para o estômago através do acúmulo de  $\text{CO}_2$  provocado por uma hipoventilação relativa dos pulmões, ou seja, a alcalose metabólica potencial durante a digestão é combatida por uma acidose respiratória (WANG *et al.*, 2001). Este parece ser um processo regulatório cuidadosamente controlado, tanto assim que se bloquearmos a secreção de ácido para o estômago durante a digestão de jibóias, os ajustes compensatórios para a regulação do pH deixam de ocorrer (ANDRADE *et al.*, 2004).

### Tendências atuais e Perspectivas futuras

Os estudos recentes em fisiologia de répteis têm dado especial enfoque aos mecanismos de controle das funções cárdio-respiratórias e digestórias, entre outras (STARCK & BEESE, 2002; ANDERSEN *et al.*, 2005). Estes estudos vêm comprovando a grande variedade ou a dinâmica do sistema funcional dos répteis. Outrora, procurava-se buscar um “padrão” funcional reptiliano, baseando-se em grupos restritos, ou mesmo em poucas espécies, como foi o caso dos quelônios. Os dados atualmente disponíveis apontam para a grande variedade funcional, compatível com a diversidade dos répteis. Mesmo em grupos historicamente próximos, como jibóias e pítons, as funções cardíacas podem ser bem distintas (T. WANG in prep.).

A disponibilidade crescente de

equipamentos de maior resolução e menor tamanho, permitindo metodologias menos invasivas, capazes da tomada de medidas em condições mais naturais, tem-se mostrado promissora (ver TATTERSALL, 2004). Dado o padrão intermitente e sazonal de atividade, alguns dados, tomados em longo prazo, podem mostrar realidades funcionais muito distintas daquelas medidas em condições agudas, em experimentos de curta duração. Tal procedimento pode ser rotineiramente conduzido em endotérmicos, em que o padrão funcional é muito mais constante. Todavia, nos répteis, com todas as variações mencionadas, os dados hoje disponíveis podem estar mostrando apenas uma fração do amplo repertório funcional destes animais.

### Referências Bibliográficas

- ABE, A.S. Estivation in South American amphibians and reptiles. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, v.28: 1241-1247. 1995.
- ANDERSEN, J.B.; ROURKE, B.C.; CAIOZZO, V.J.; BENNETT, A.F. & HICKS, J.W. Postprandial cardiac hypertrophy in pythons. *Nature*, v.434: 3738. 2005.
- ANDRADE, D.V. & ABE, A.S. Abnormalities in a clutch of *Boa constrictor amarali*. *The Snake*, v.28: 28-32. 1998.
- ANDRADE, D.V.; CRUZ-NETO, A.P. & ABE, A.S. Meal size and specific dynamic action in the rattlesnake *Crotalus durissus* (Serpentes: Viperidae). *Herpetologica*, v.53: 485-493. 1997.
- ANDRADE, D.V.; TOLEDO, L.F.; ABE, A.S. & WANG, T. Ventilatory compensation of the alkaline tide during digestion in the snake *Boa constrictor*. *Journal of Experimental Biology*, v.207: 1379-1385. 2004.
- BAKER, L.A.; WEATHERS, W.W. & WHITE, F.N. Temperature induced peripheral blood flow in lizards. *Journal of Comparative Physiology*, v.80: 313-323. 1972.
- BENNETT, A.F. Activity metabolism in the lower vertebrates. *Annual Review of Physiology*, v.40: 447-469. 1978.
- BENNETT, A.F. The energetic of reptilian. In: GANS, C. & POUGH, F.H. (eds.). *Biology of the Reptilia*. Physiology. Londres: Academic Press, 1982. v. 13. p.155-199.
- BENNETT, A.F.; SEYMOUR, R.S.; BRADFORD, D.F. & WEBB, G.J. Mass-dependence of anaerobic metabolism in the salt-water crocodile, *Crocodylus porosus*. *Journal of Experimental Biology*, v.118: 161-171. 1985.
- BRATTSTROM, B. H. Body temperature of reptiles. *American Midland Naturalist*, v.73: 376-422. 1965.
- BURNS, G.; RAMOS, A. & MUCHLINSKI, A. Fever response in North American snakes. *Journal of Herpetology*, v.30: 133-139. 1996.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. *The temperature and water relations of reptiles*. Watford, Mellow Publishing Co, 1971. 159p.
- GLASS, M.L. & WOOD, S.C. Gas exchange and control of breathing in reptiles. *Physiological Review*, v.63: 232-259. 1983.
- GLEESON, T.T. Patterns of metabolic recovery from exercise in amphibians and reptilians. *Journal of Experimental Biology*, v.160: 187-207. 1991.
- GREENE, H.W. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes *American Zoologist*, v.23: 431-441. 1983.
- GREGORY, P.T. Reptilian hibernation. In: GANS, C. & POUGH, F.H. (eds.). *Biology of the Reptilia*. Physiology D. Physiological ecology. London, Academic Press, 1982, vol.13, p.53-154.
- HEISLER, N. & GLASS, M.L. Mechanisms and regulation of central vascular shunt in reptiles. In: JOHANSEN, K. & BURGGREN, W. (eds.).

- Cardiovascular shunts. *Phylogenetic, ontogenetic, and clinical aspects*. Copenhagen: Munksgaard, 1985. p.334-353.
- LILLYWHITE, H.B. Temperature, energetics, and physiological ecology. In: SIEGEL, R.A., COLLINS, J.T. & NOVAK, S.S. (ed.). *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. New York: McGraw-Hill, 1987. p.422-477.
- McCUE, M.D. & LILLYWHITE, H.B. Oxygen consumption and the energetics of island-dwelling Florida cottonmouth snakes. *Physiological and Biochemical Zoology*, v.75: 165-178. 2002.
- OVERGAARD, J. & WANG, T. Increased blood oxygen affinity during digestion in the snake *Python molurus*. *Journal of Experimental Zoology*, v.8: 3327-3334. 2002.
- POUGH, F.H. Blood oxygen transport and delivery in reptiles. *American Zoology*, v.20: 173-185. 1980.
- REGAL, P.J. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. *Copeia*, v.1966: 588-590. 1966.
- RISMILLER, P.D. & HELDMAIER, G. 1991. Seasonal changes in daily metabolic patterns of *Lacerta viridis*. *Journal of Comparative Physiology B* v.161: 482-488. 1991.
- SECOR, S.M. Regulation of digestive performance: a proposed adaptive response. *Comparative Biochemistry and Physiology*, v.128: 565-577. 2001.
- SECOR, S.M. Gastric function and its contribution to the post-prandial metabolic response of the Burmese python *Python molurus*. *Journal of Experimental Biology*, v.206: 1621-1630. 2003.
- SECOR, S.M. & DIAMOND, J. Adaptive responses to feeding in Burmese pythons: Pay before pumping. *Journal of Experimental Biology*, v.198: 1313-1325. 1995.
- SECOR, S.M. & DIAMOND, J. Determinants of the postfeeding metabolic response of Burmese pythons, *Python molurus*. *Physiological Zoology*, v.70: 2022-2031. 1997.
- SECOR, S.M. & DIAMOND, J. Evolution of Regulatory Responses to Feeding in Snakes. *Physiological and Biochemical Zoology*, v.73: 123-141. 2000.
- SECOR, S.M. & NAGY, K.A. Bioenergetic correlates of foraging mode for the snakes *Crotalus cerastes* and *Masticophis flagellum*. *Ecology*, v.75: 1600-1614. 1994.
- STARCK, J.M. & BEESE, K. Structural flexibility of the small intestine and liver of garter snakes in response to feeding and fasting. *Journal of Experimental Biology*, v.205: 1377-1388. 2002.
- STARCK, J.M. & WIMMER, C. Patterns of blood flow during the postprandial response in ball pythons, *Python regius*. *Journal of Experimental Biology*, v.208: 881-889. 2005.
- TATTERSALL, G.; MILSOM, W.K.; ABE, A.S.; BRITO, S.P. & ANDRADE, D.V. The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. *Journal of Experimental Zoology*, v.207: 579-585. 2004.
- TOLEDO, L.F.; ABE, A.S. & ANDRADE, D.V. Temperature and meal mass effects on the post-prandial metabolism and energetics in a boid snake *Physiological and Biochemical Zoology*, v.76: 240-246. 2003.
- VAN DAMME, R.; BAUWENS, D. & VERHEYEN, R.F. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology*, v.5: 507-517. 1991.
- WANG, T.; BUSK, M. & OVERGAARD, J. The respiratory consequences of feeding in amphibians and reptiles. *Comparative Biochemistry and Physiology*, v.128: 535-549. 2001.