

Bases do metabolismo energético e suas relações alométricas



<https://tudosobreplantas.wordpress.com/2011/09/15/o-papiro-de-ebers/>

Hipócrates (séc. 4 e 5 AC) – o calor corporal é inerente à vida e para a conservação do calor é necessária a respiração.

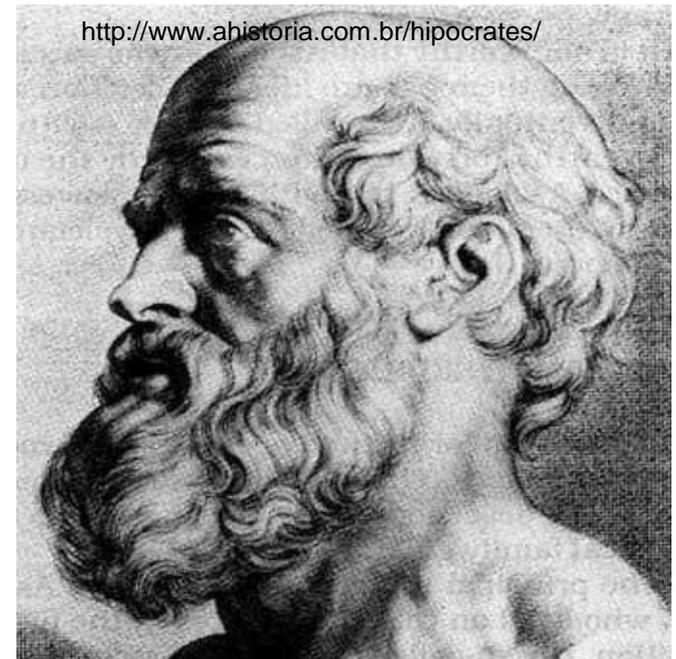
O “pneuma”, elemento vital contido no ar, é levado pela respiração até os pulmões e, destes, ao ventrículo esquerdo, de onde é transportado pelas artérias a todas as outras partes.

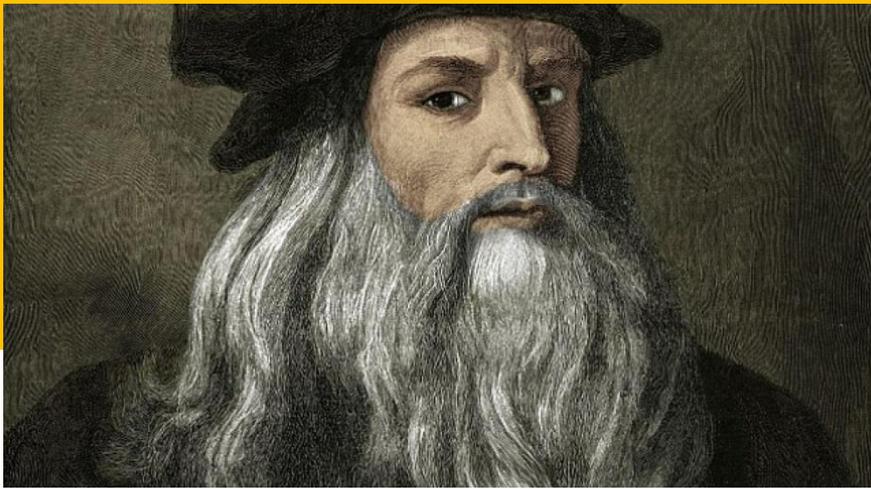
1150 AC

“O ar entra pelas narinas, alcança o pulmão e o coração, de onde é distribuído a todo o corpo pelos vasos sanguíneos”

“O sopro da vida e o sopro da morte”

<http://www.ahistoria.com.br/hipocrates/>





<https://hypescience.com/10-razoes-pelas-quais-leonardo-da-vinci-e-superestimado/>

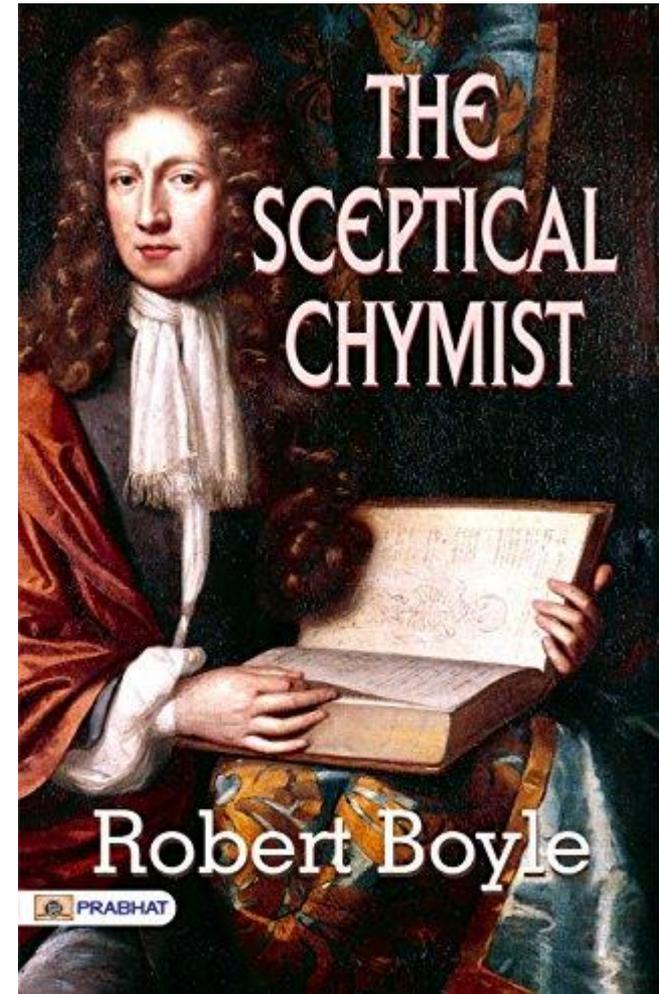
Robert Boyle (1627-1691) – experimentos de extração do ar de uma redoma de vidro

“A vida é impossível em uma atmosfera rarefeita”

John Mayow (1643-1679) – colocou ao mesmo tempo um camundongo e uma vela na redoma

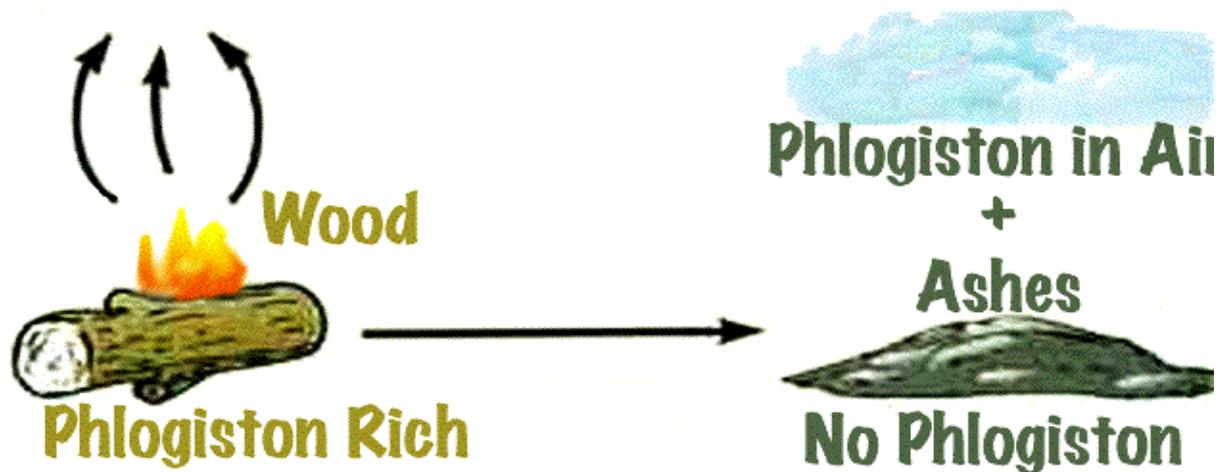
“a porção do ar que alimenta a chama é a mesma que mantém a vida”

“A chama de uma vela se apaga na ausência do ar”



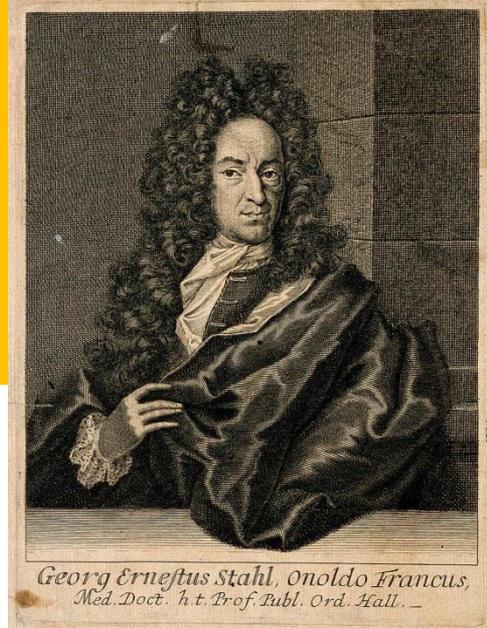
Georg Ernst Stahl (1723). Fundamenta chymiae.

Quando objetos inflamáveis queimam em recipientes fechados, a combustão é incompleta e a chama se extingue... Quando este ar é reservado e um novo objeto é inserido, novo fogo não pode ser gerado...



Similaridade entre a combustão e a respiração – ambos estariam envolvidos na produção de uma essência do fogo (phlogiston).

Ambos não poderiam ser mantidos em espaços restritos, uma vez que o ar estava saturado de “essência do fogo”.



*Georg Ernestus Stahl, Onoldo Francus,
Med. Doct. h. t. Prof. Publ. Ord. Hall. —*

https://en.wikipedia.org/wiki/Phlogiston_theory#/media/File:Georg_Ernst_Stahl_Line_engraving,_1715_-_Wellcome_V0005595.jpg

Década de 1750

Joseph Black descobre que ao aquecer carbonato de cálcio, “ar fixado” (CO_2) é produzido.

A fermentação e a respiração também produzem “ar fixado”.

1760-1770

Joseph Priestley – combustão, putrefação e respiração consomem ar “deflogistonado” vigorosamente, e reduzem o volume de ar em aproximadamente 20%!

Plantas produzem ar “deflogistonado”, e a vida pode ser mantida por mais tempo com ele...

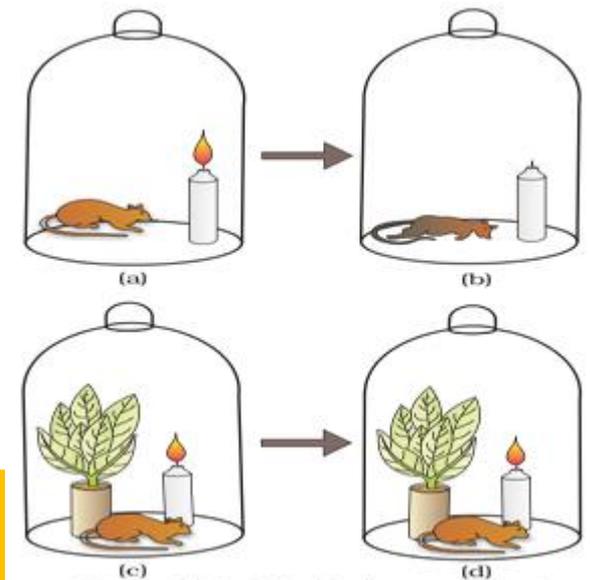
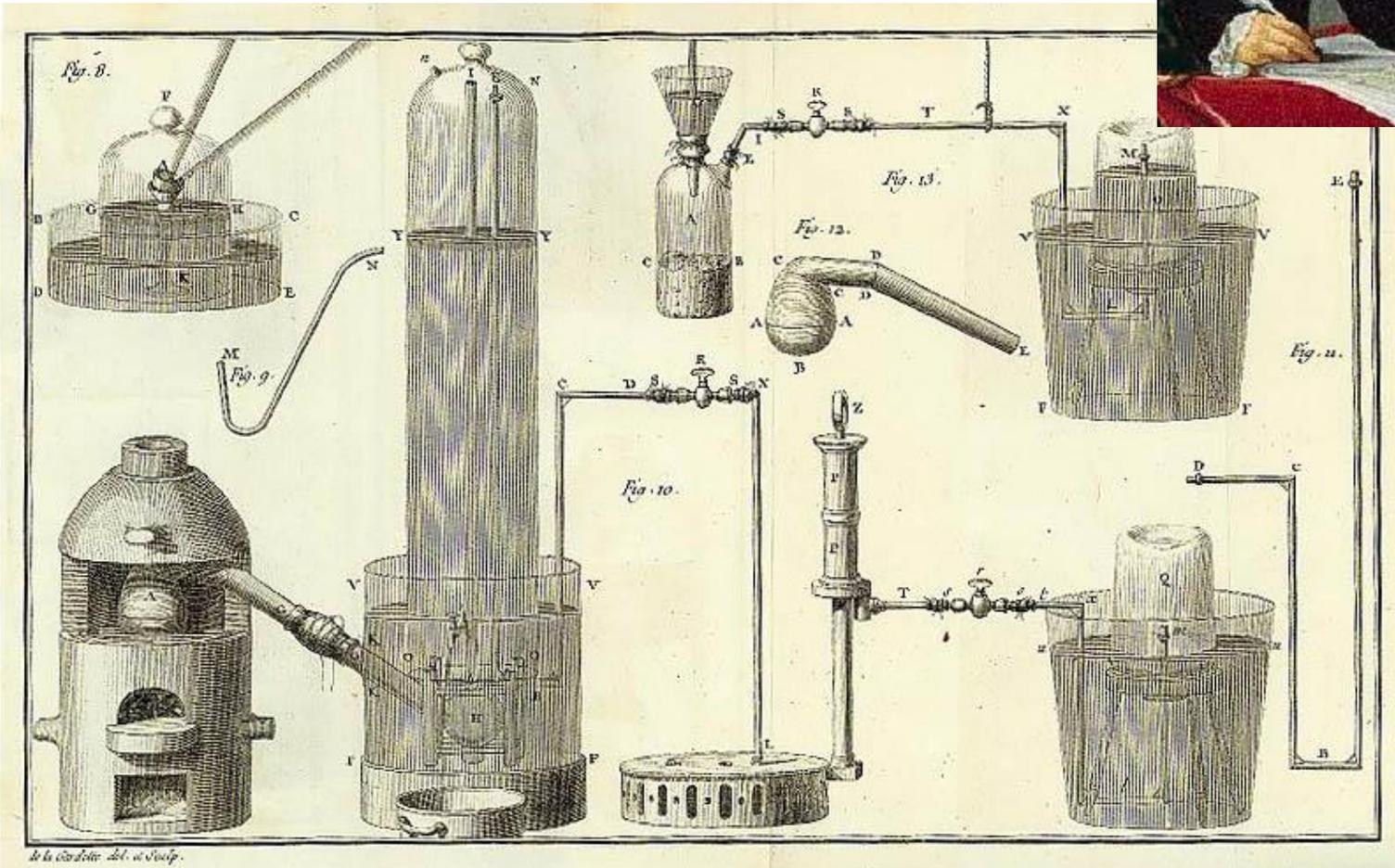
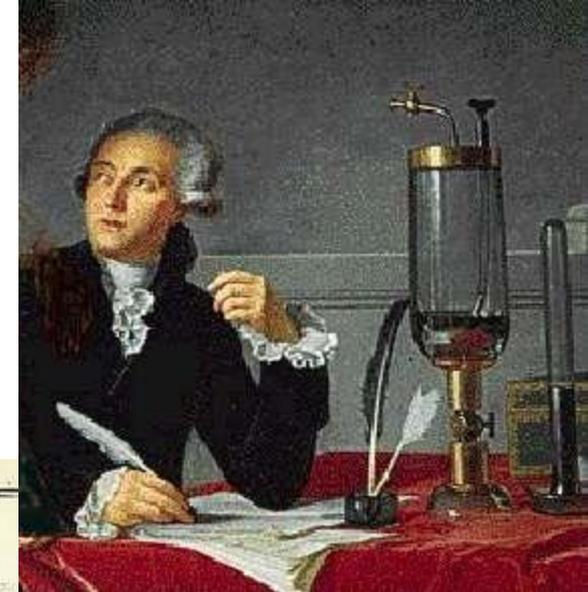
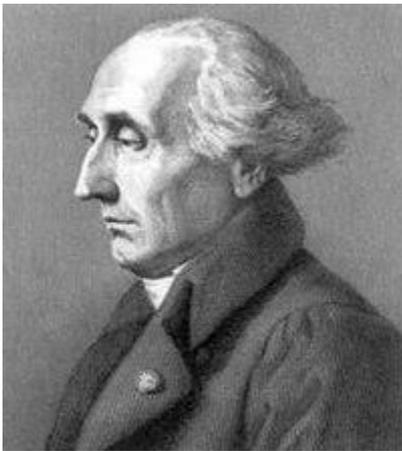


Figure 13.1 Priestley's experiment

“A cor escura do sangue venoso seria devida ao maior teor de flogisto e a cor vermelha do sangue arterial ao processo de deflogistificação, que ocorre nos pulmões...”

Lavoisier replicou os experimentos de Priestley e, em 1777, propôs que em lugar de perder “flogisto”, os corpos quando oxidam absorvem “oxigênio”, que constitui cerca de 20% do ar atmosférico.

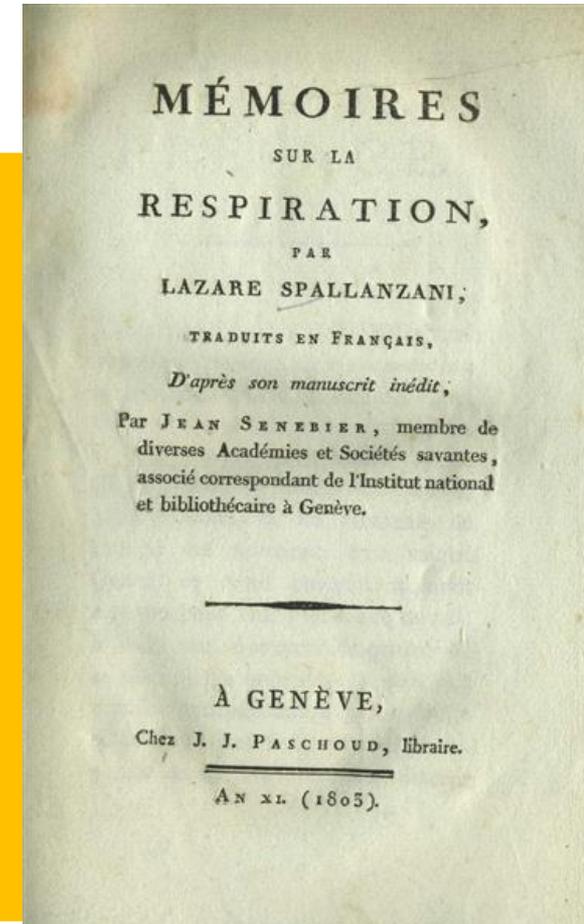




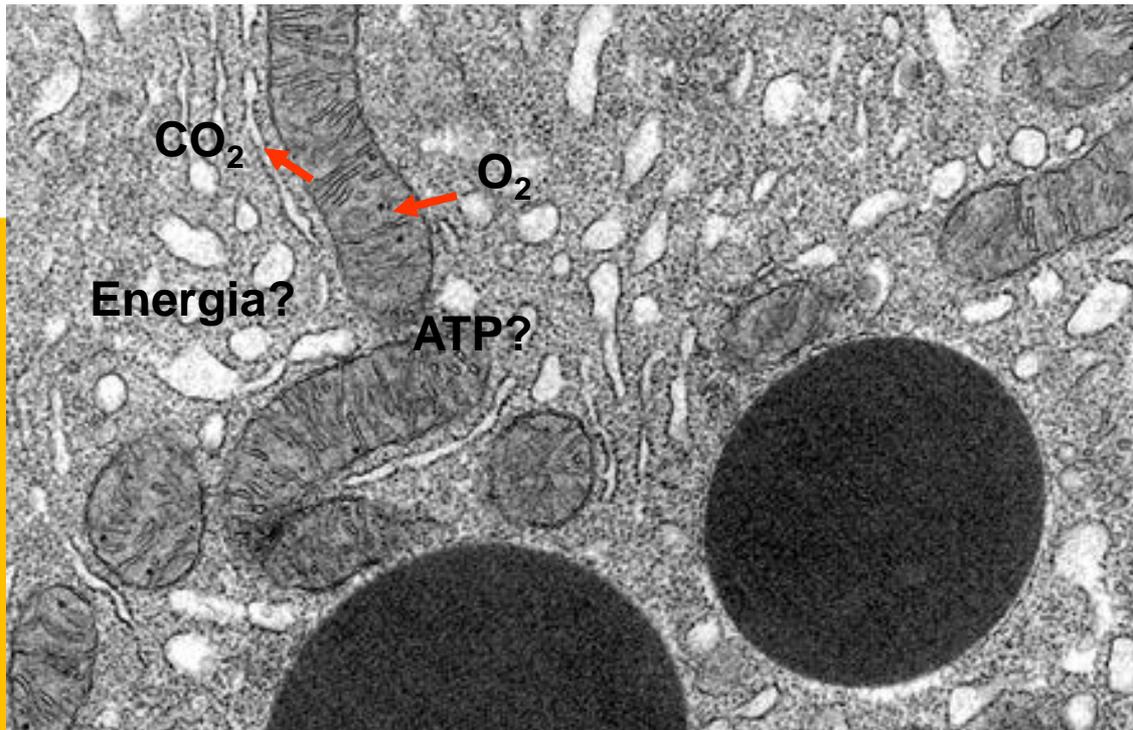
Joseph Louis Lagrange (1736-1813) demonstrou que se a combustão ocorresse somente nos pulmões, a liberação local de calor lesaria o parênquima pulmonar...

O consumo de oxigênio e a liberação de gás carbônico deveria se dar em todos os órgãos, enquanto nos pulmões ocorreria a troca de gases...

Spallanzani (1790) provou que tecidos isolados produziam CO_2 e consumiam O_2 .



Respiração interna (mitocondrial) - Oxidação de compostos contendo carbono para formar CO_2 é um processo que envolve consumo de O_2 !



Respiração externa – o processo através do qual o O_2 é transportado da atmosfera até as mitocôndrias, e o CO_2 é transportado das mitocôndrias até a atmosfera.

Os animais obtêm energia através da oxidação dos alimentos

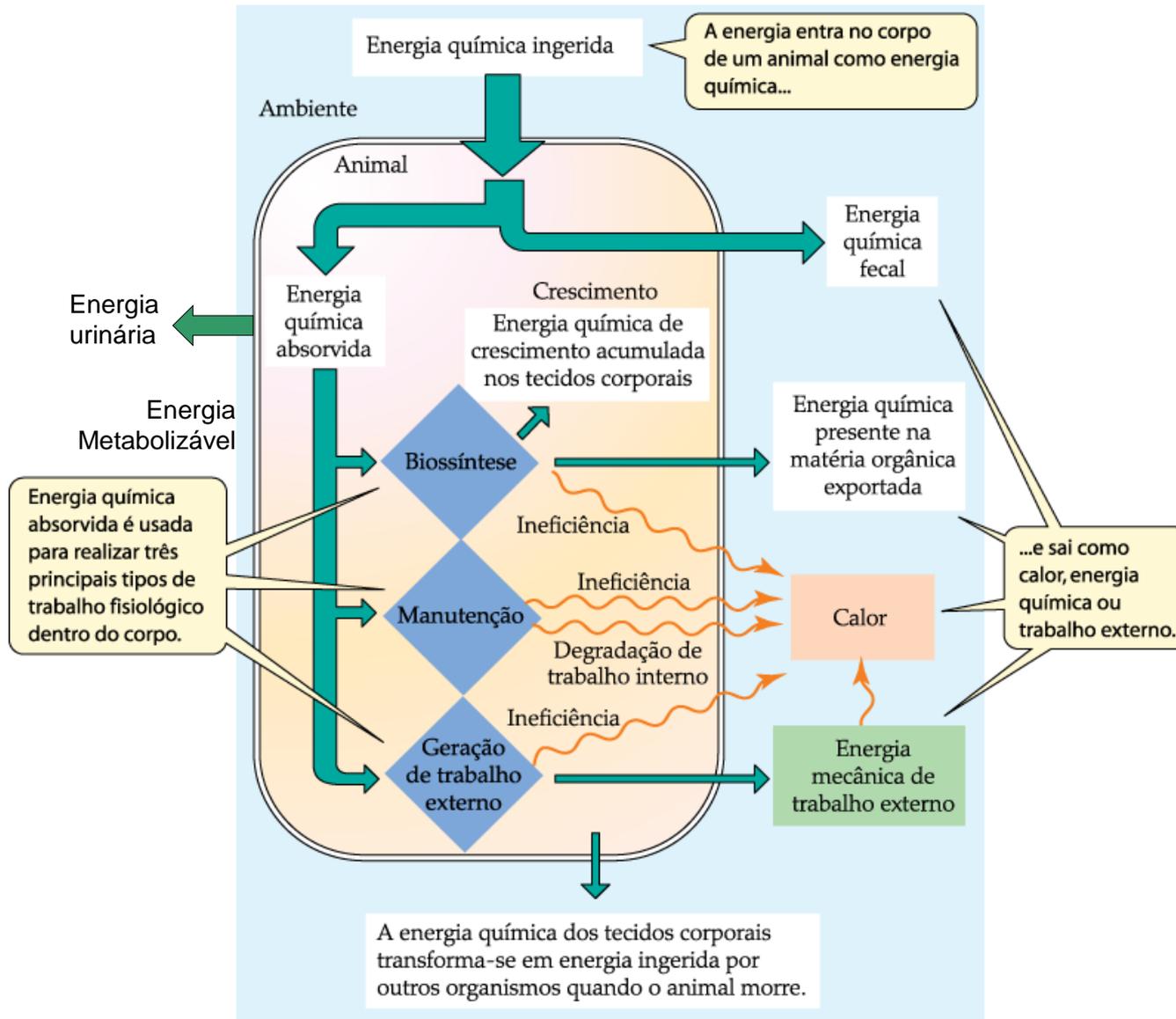
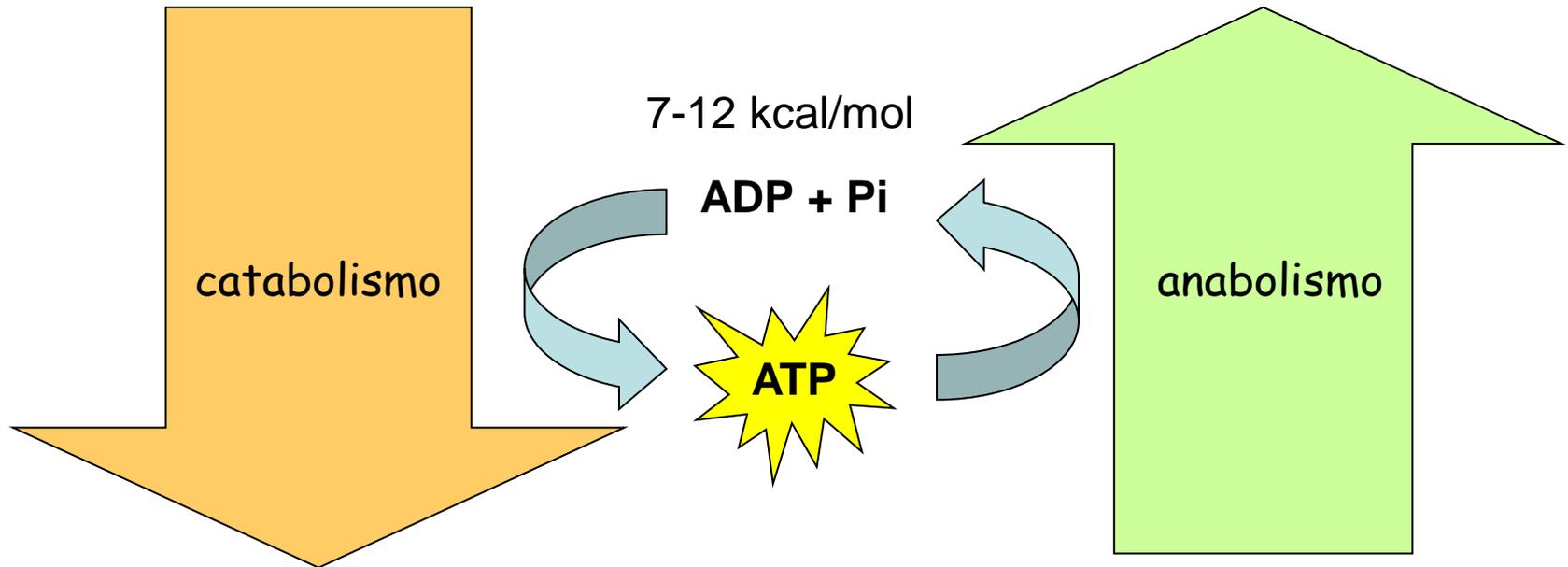


Figura 6.2 A utilização da energia por um animal

**Carboidratos, gorduras,
proteínas no alimento e
substratos armazenados**

**Manutenção das funções
vitais e síntese de
macromoléculas**



CO₂, H₂O, NH₃

**Moléculas precursoras
(aminoácidos, açúcares,
ácidos graxos, bases
nitrogenadas)**

Balanco energético



(gasto de ATP = síntese de ATP)

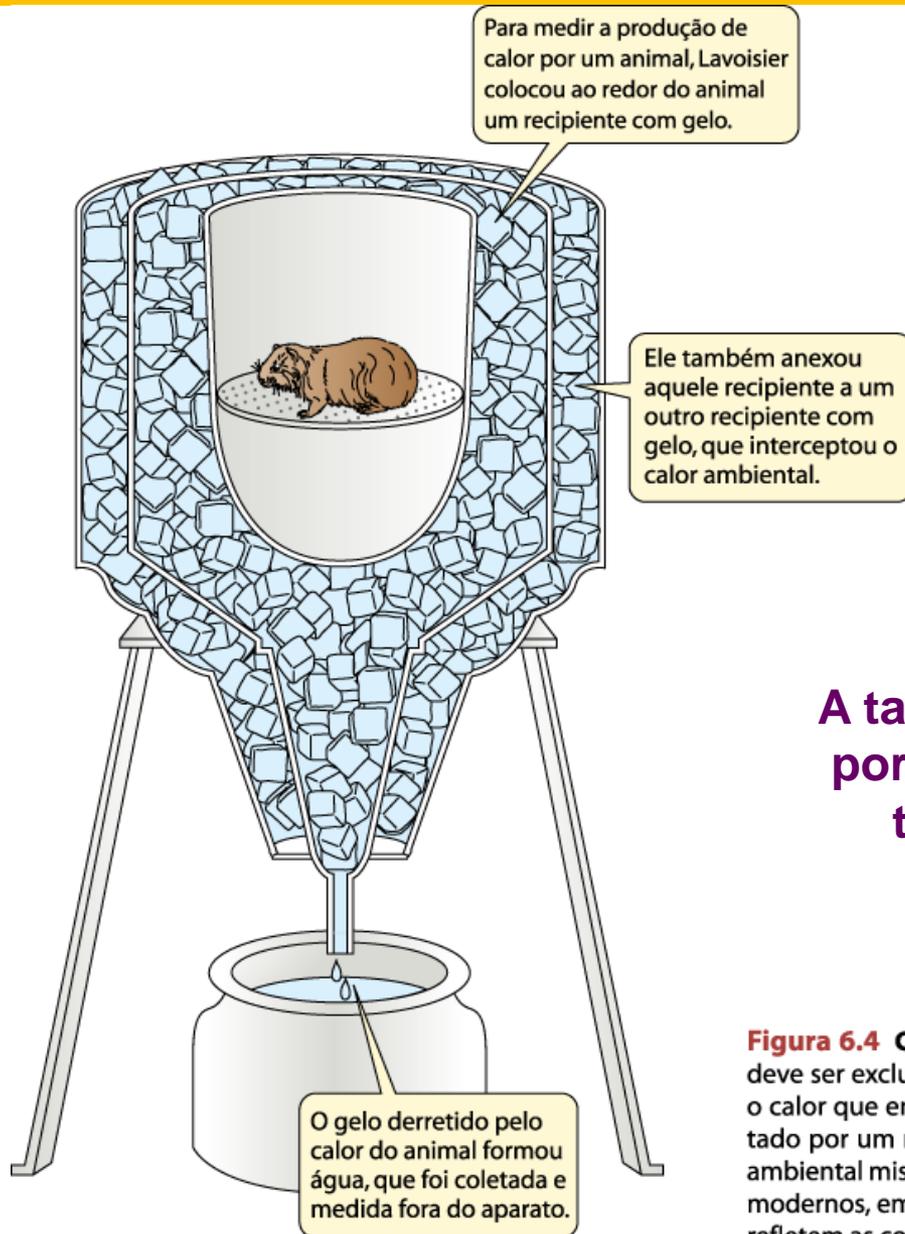
Metabolismo pode ser definido como o conjunto das reações químicas anabólicas e catabólicas ocorrendo em um organismo



Taxa metabólica representa a forma de quantificar a ocorrência de reações metabólicas por unidade de tempo;

Taxa metabólica é a taxa na qual o indivíduo converte energia química em trabalho e calor.

Como medir a taxa metabólica de um organismo?

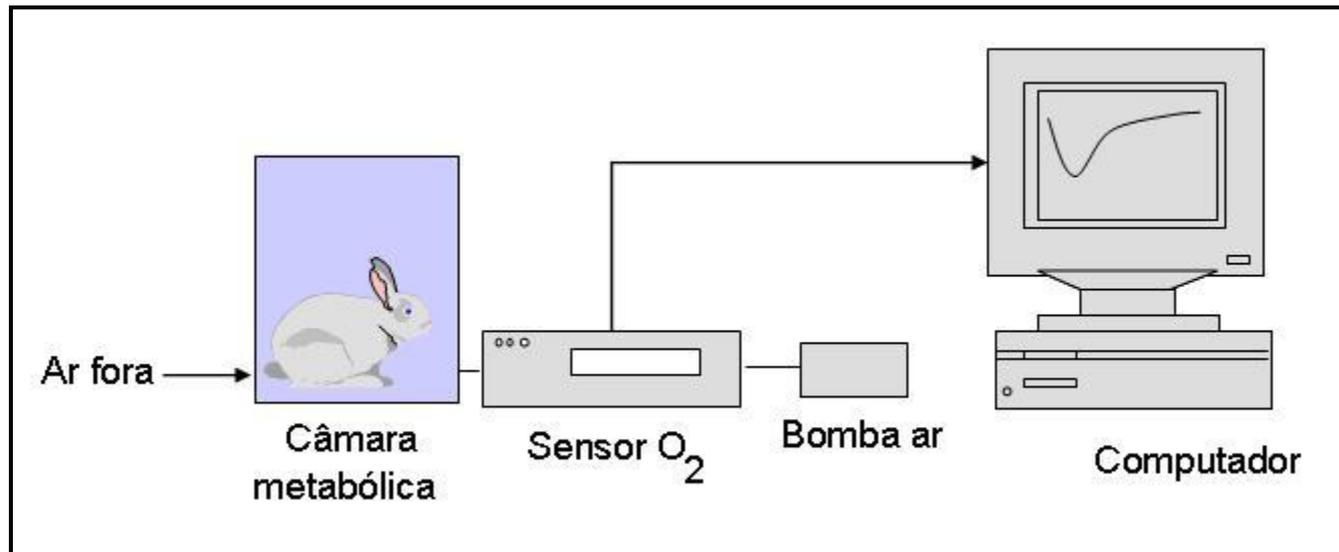


A taxa metabólica pode ser estimada, por exemplo, através da medida das taxas de transferência de calor

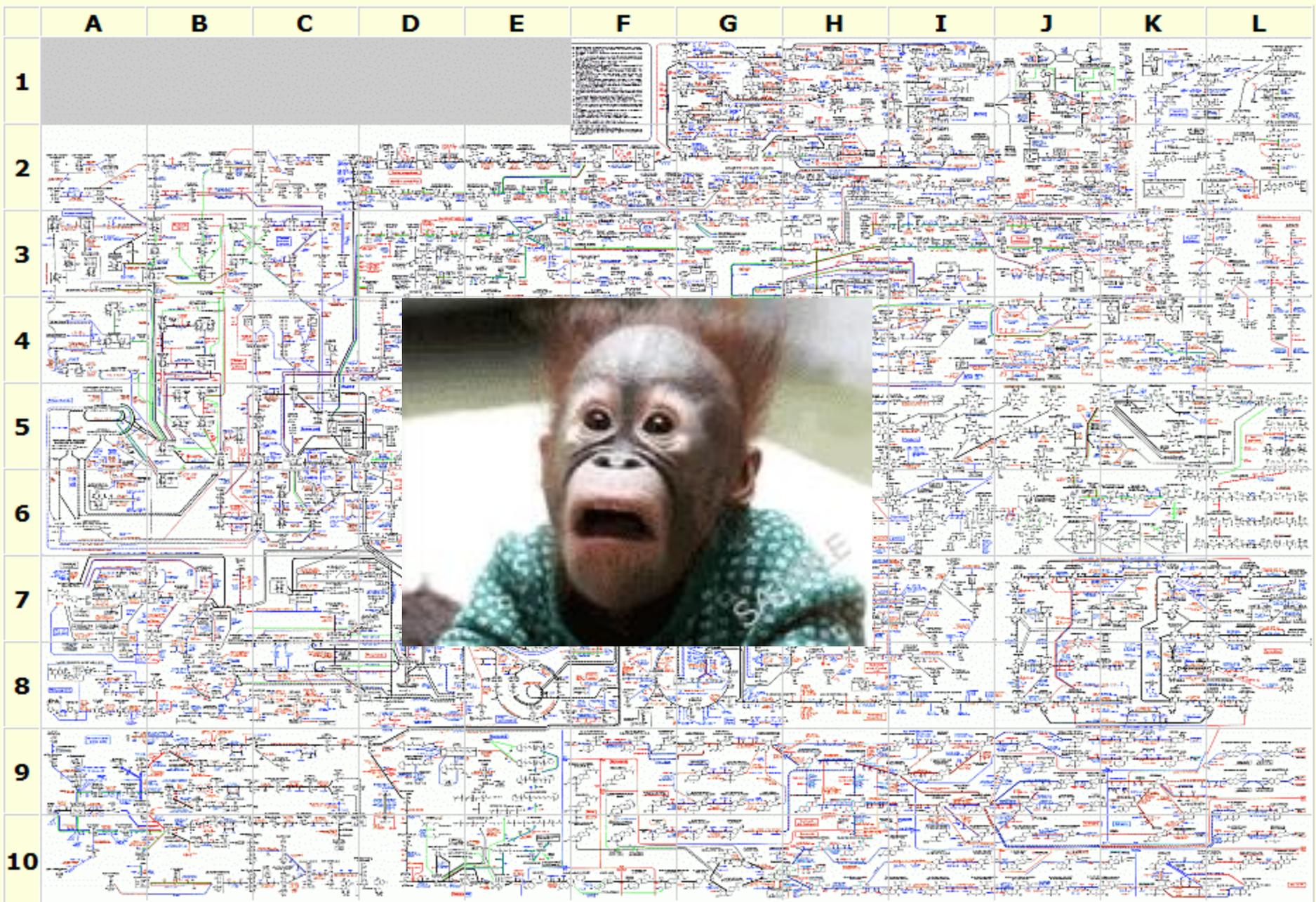
Lavoisier & Laplace (1780)

Figura 6.4 Calorímetro direto de Lavoisier O calor do ambiente em geral deve ser excluído da medida de calor do animal. No equipamento de Lavoisier, o calor que entraria a partir do ar que está em volta do calorímetro é interceptado por um recipiente externo preenchido por gelo, que impede que o calor ambiental misture-se com o calor animal no mesmo gelo. Os calorímetros diretos modernos, embora meçam o calor de uma forma diferente e mais precisa, ainda refletem as considerações fundamentais que Lavoisier introduziu.

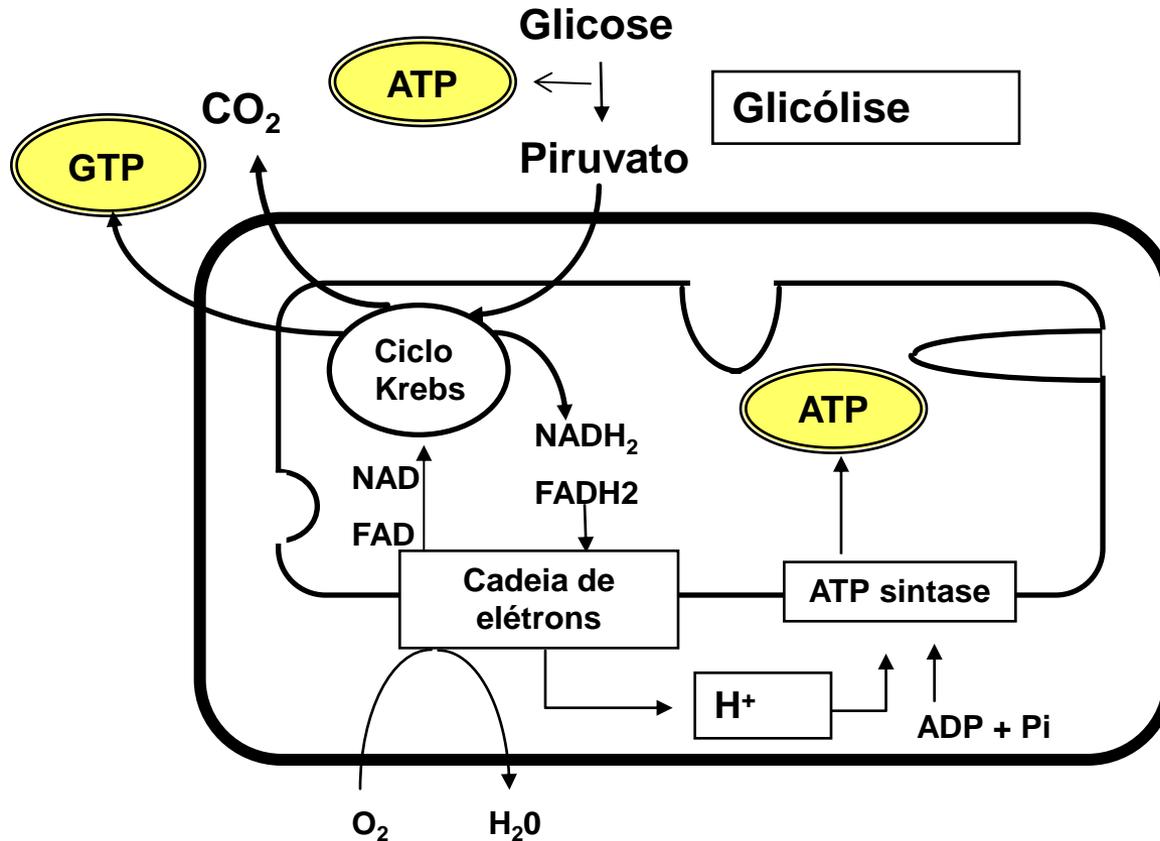
A quantidade de O_2 consumida (ou CO_2 liberada) por unidade de tempo pode também ser usada para estimar a taxa metabólica



Mas, como a síntese de ATP em um organismo encontra-se acoplada ao seu consumo de oxigênio?



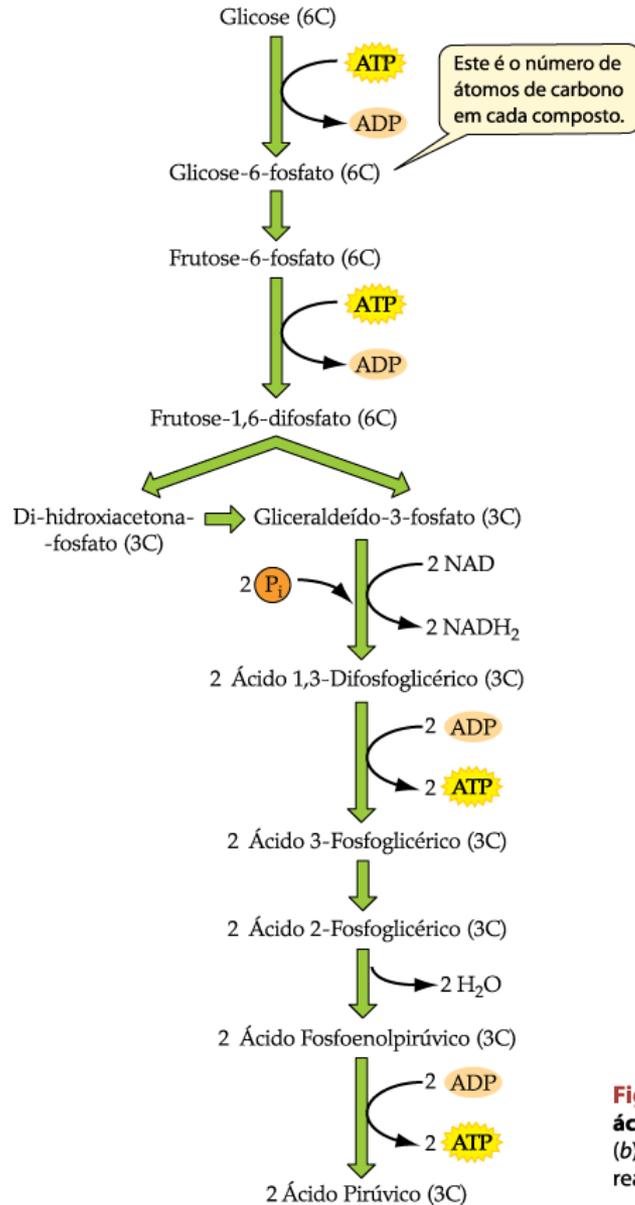
Uma versão muito mais compacta...



A oxidação biológica envolve desidrogenação

As células oxidam a glicose a CO₂ e H₂O, em passos que envolvem carreadores de elétrons especializados (Aceptores imediatos de elétrons)

(a) Glicólise



(b) Ciclo de Krebs

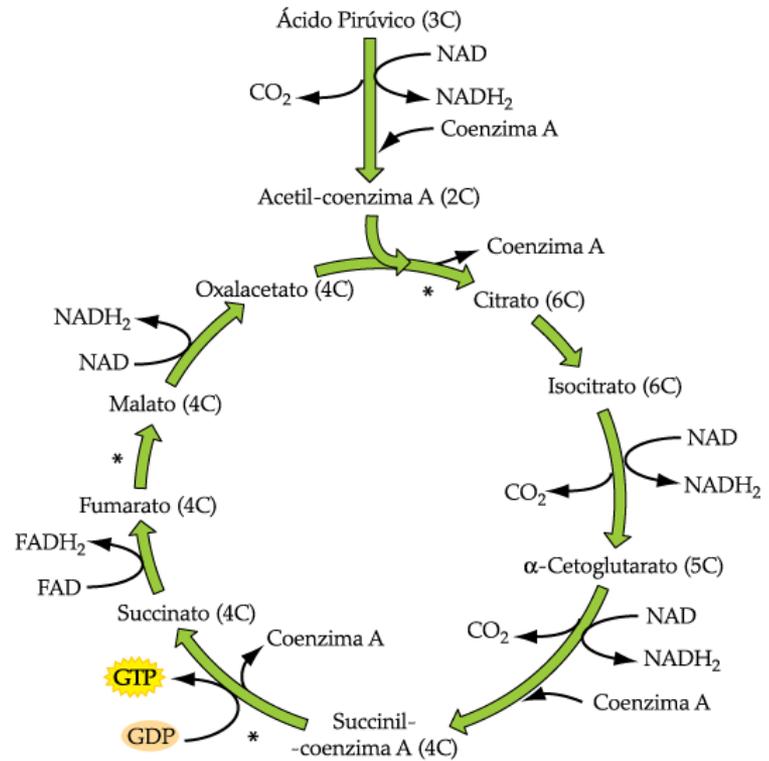
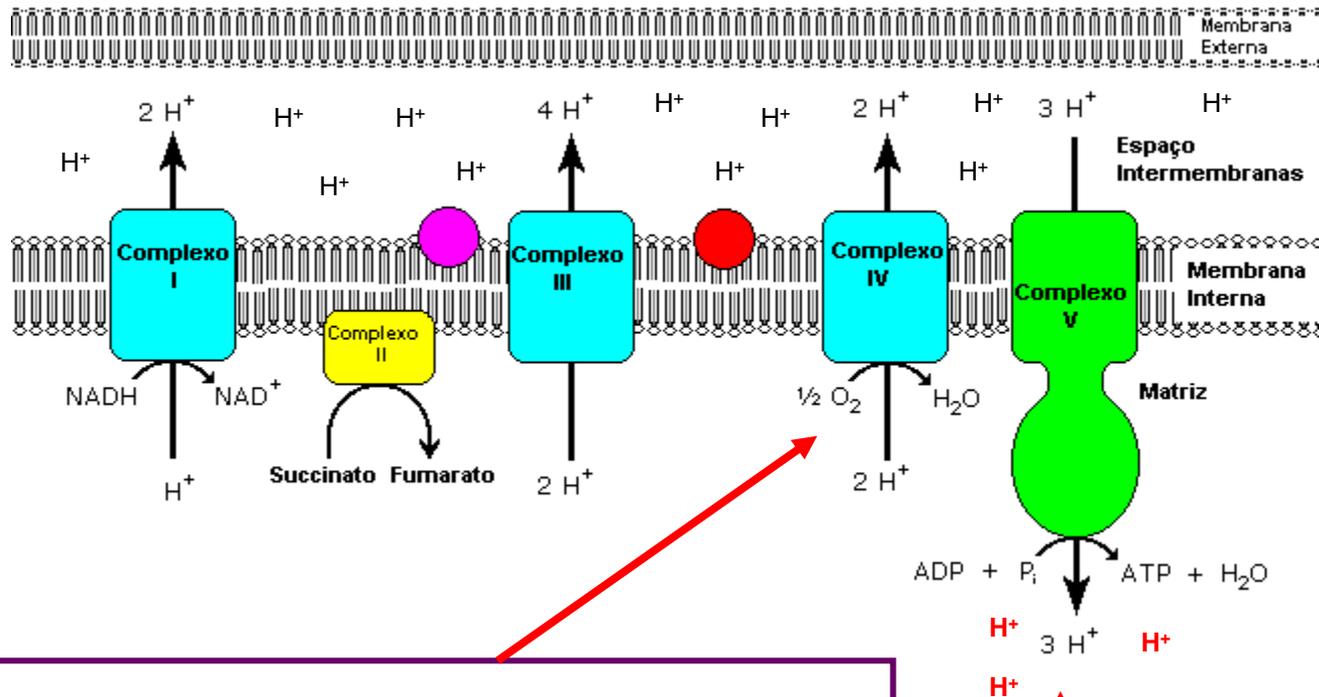
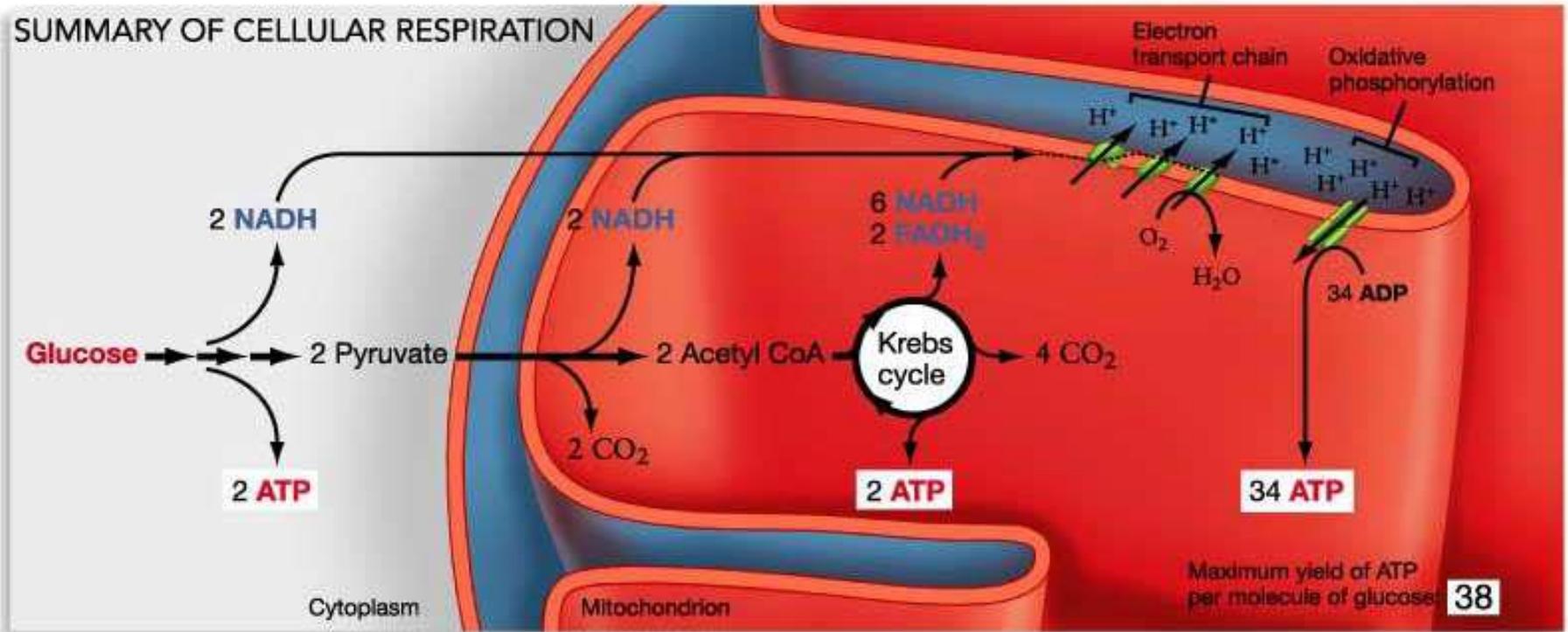


Figura 7.1 As principais reações da glicólise e do ciclo de Krebs (ciclo do ácido cítrico) Uma molécula de H₂O entra nas reações em cada asterisco (*) em (b). A expressão para a redução de NAD, NAD → NADH₂, é a forma abreviada; a reação real é NAD⁺ + 2 H → NADH + H⁺. P_i = fosfato inorgânico.



O O₂ é o acceptor final de elétrons da cadeia respiratória!

A síntese de ATP encontra-se acoplada à energia proveniente da dissipação do gradiente de prótons gerado pela proteínas da cadeia respiratória!



<http://www.marilia.unesp.br/Home/Instituicao/Docentes/FlaviaGoulart/GLICOLISE.pdf>

RENDIMENTO MÁXIMO: 36/38 moléculas de ATP por molécula de glicose oxidada.

Porém, existem animais capazes de sobreviver por longos períodos em anóxia...



Bivalves intertidais experimentam anóxia rotineiramente, e dependem muito do metabolismo anaeróbico quando emersos.

Chrysemys picta pode sobreviver por mais de 126 dias em água anóxica a 3°C!

Ciprinídeos podem sobreviver por meses em água anóxica, principalmente a baixas temperaturas.

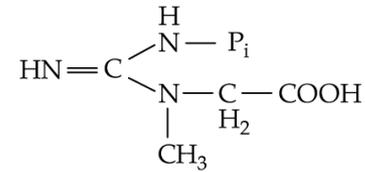


Como isto é possível?

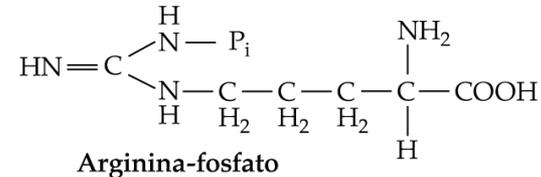
Existem outras vias de síntese de ATP...



(a)



Creatina-fosfato



Arginina-fosfato

(b)

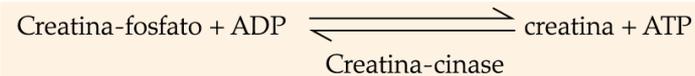
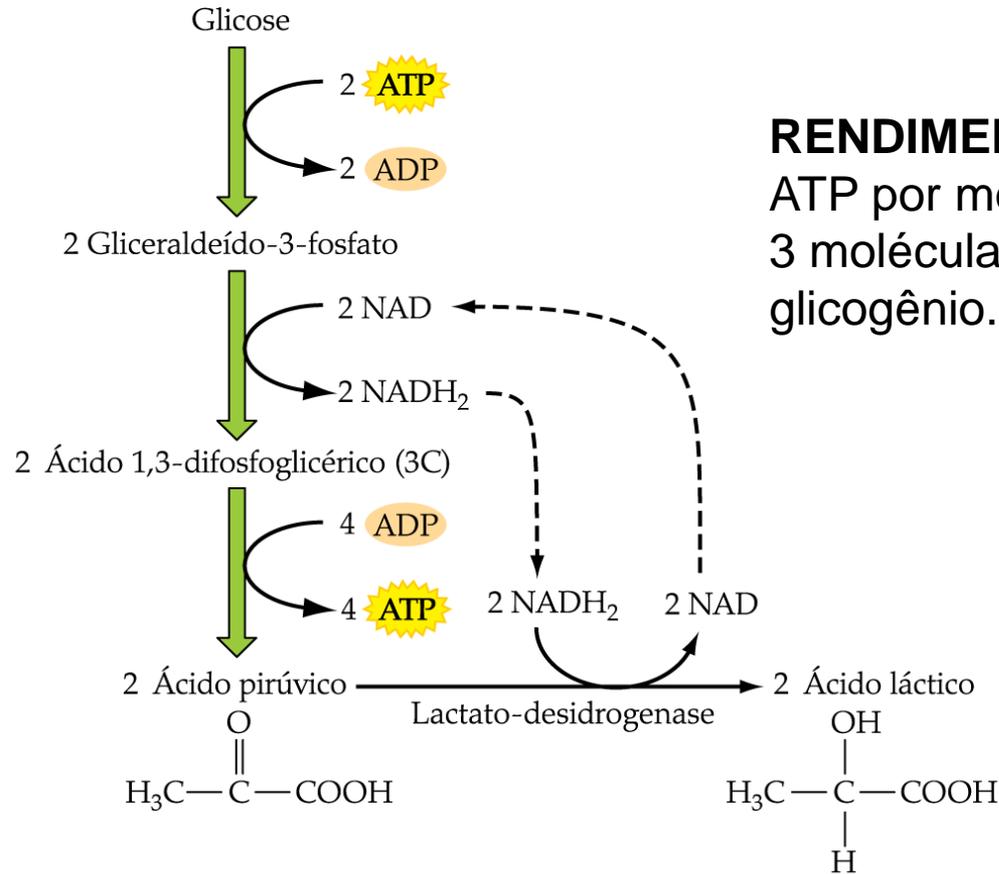


Figura 7.5 Dois fosfogênicos importantes e as reações que eles sofrem (a) Creatina-fosfato e arginina-fosfato. (P_i = fosfato inorgânico). (b) As reações reversíveis pelas quais estes fosfogênicos se formam a partir de ATP ou doam seus grupos fosfatos ao ADP para produzir ATP. As reações são catalisadas pelas creatina-cinase e arginina-cinase.

Hill, et al. 2012. Fisiologia Animal. Artmed.

Fermentação (catabolismo parcial de substratos energéticos independente do O_2). No caso dos vertebrados, ocorre redução do ácido pirúvico em ácido láctico concomitante à oxidação do NADH em NAD.

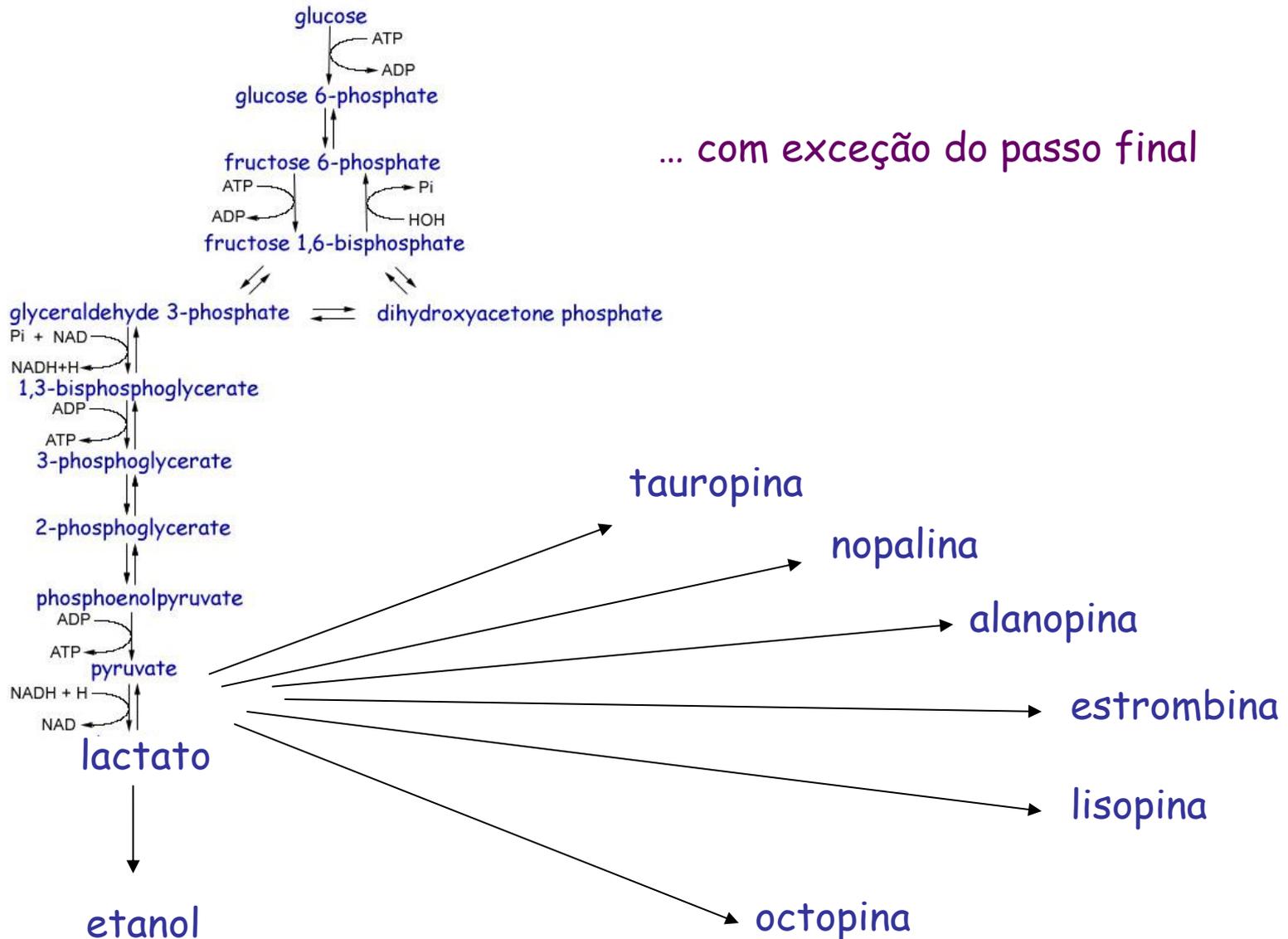
O equilíbrio redox tem que ser mantido!



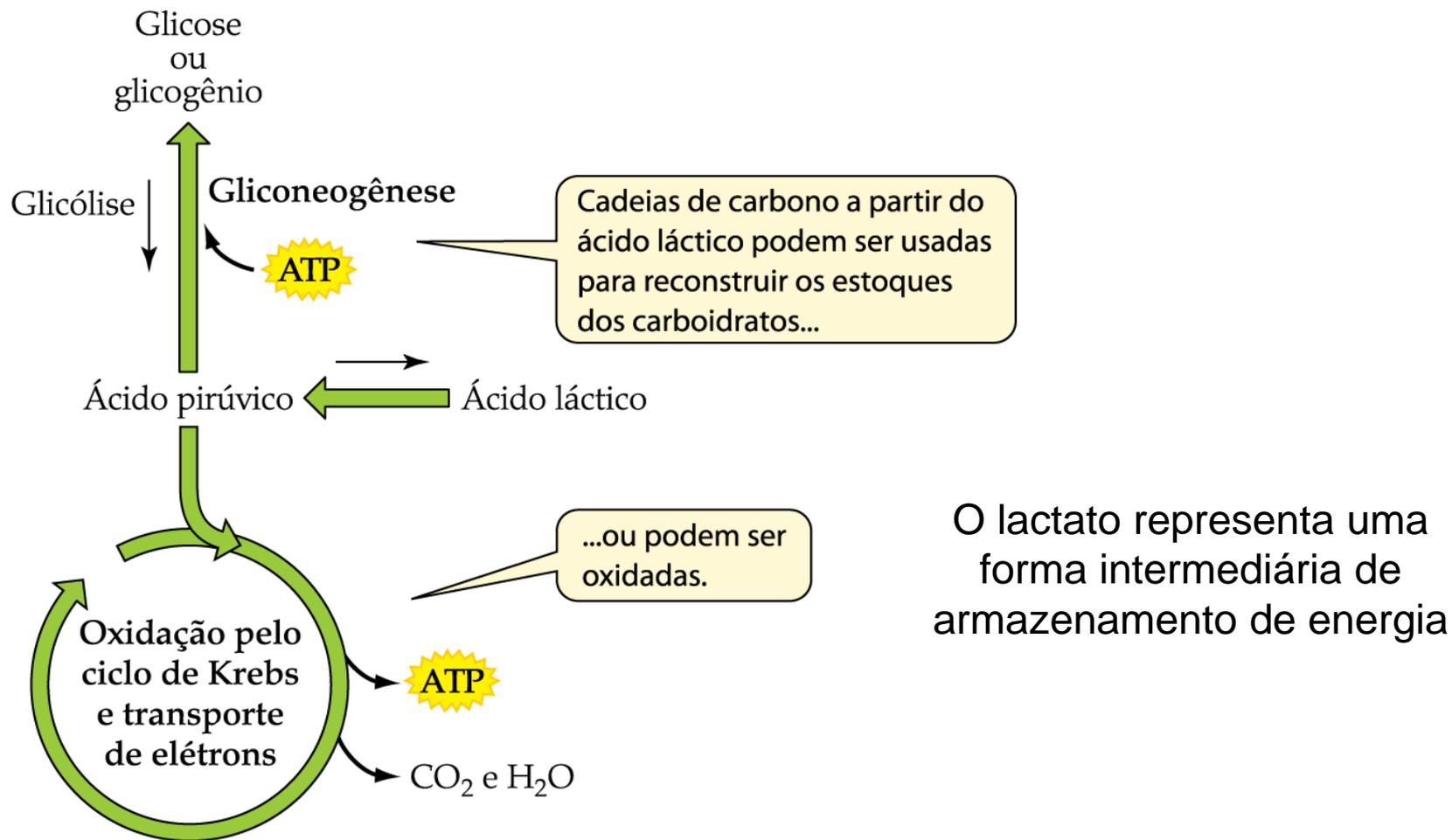
RENDIMENTO MÁXIMO: 2 moléculas de ATP por molécula de glicose oxidada. 3 moléculas de ATP, se for a partir do glicogênio...

Figura 7.3 Glicólise anaeróbica A redução do ácido pirúvico é catalisada pela enzima lactato-desidrogenase (LDH) e permite que o equilíbrio redox seja mantido na ausência de O₂. A produção líquida de ATP é de duas moléculas de ATP por molécula de glicose, se o combustível inicial é a glicose, como mostrado aqui. Se o glicogênio é utilizado como combustível, há um rendimento líquido de três ATP por unidade de glicose catabolisada.

A via da glicólise é filogeneticamente muito antiga e muitas de suas características são altamente conservadas

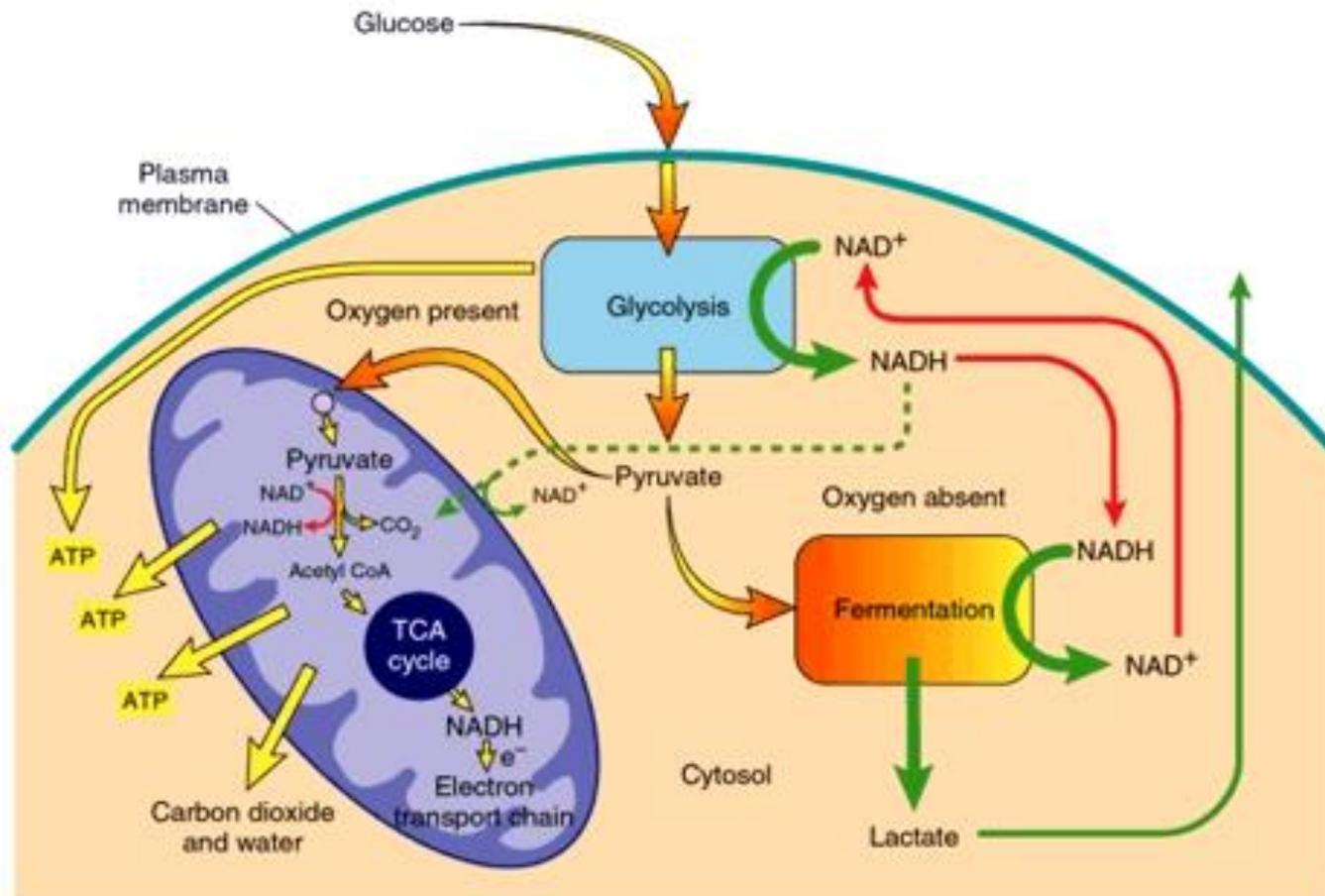


Qual o destino do lactato?



O lactato representa uma forma intermediária de armazenamento de energia

Figura 7.4 Principais vias pelos quais o ácido láctico é metabolizado quando o O₂ está disponível Alguns carbonos do ácido láctico também podem ser incorporados em aminoácidos e proteínas, por meio de intermediários do ciclo de Krebs.



Metabolismo aeróbio – oxidação completa dos substratos energéticos a CO₂ e H₂O, na presença do O₂. **SUBSTRATOS:** Lipídeos, glicose e proteínas.

Metabolismo anaeróbio – oxidação parcial dos substratos energéticos, na ausência de O₂. **SUBSTRATOS:** PCr-ATP e glicose.

Propriedades comparativas dos mecanismos de síntese de ATP em vertebrados

Mecanismo de síntese de ATP	Síntese total ATP por episódio (moles)	Taxa de aceleração no início do uso	Taxa máxima de síntese ($\mu\text{mol/g}\cdot\text{min}$)	Taxa de retorno da capacidade plena de síntese após uso
Catabolismo aeróbio	~ 200	Lenta	30 com glicogênio 20 com ácidos graxos	—
Glicólise anaeróbia	1,5	Rápida	60	Lenta
Uso de fosfagênios	0,4	Rápida	96-360	Rápida

Modificada a partir de Hill, et al. 2012. Fisiologia Animal. Artmed.



<http://speedtheif.blogspot.com.br/2013/03/cheetah-speed-lord.html>

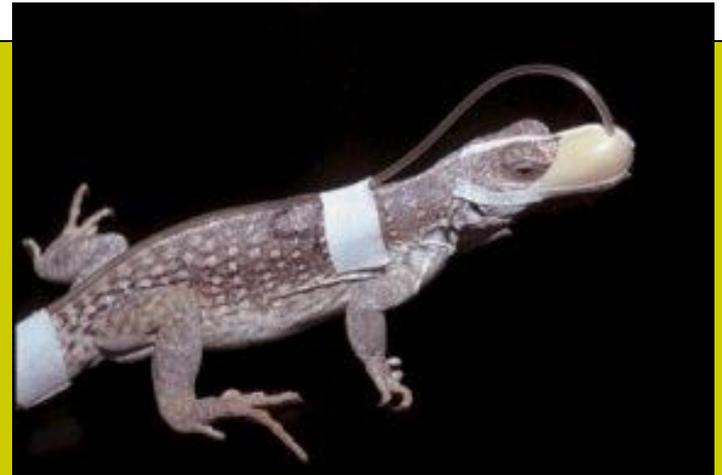
http://www.biodiversityexplorer.org/mammals/carnivora/lycaon_pictus.htm

As taxas de consumo de energia mudam em diferentes situações...



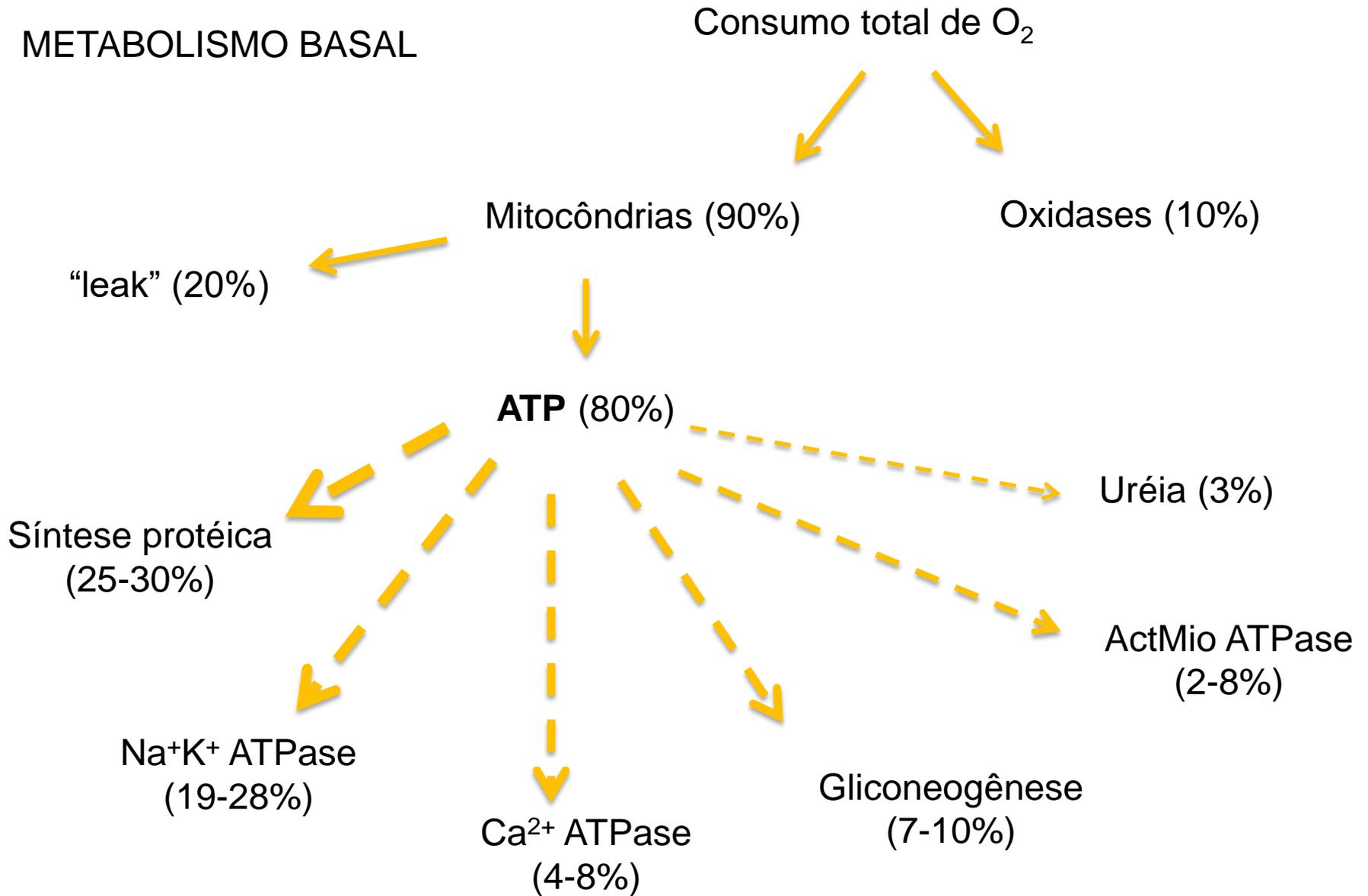
Taxa metabólica basal – taxa estável de metabolismo energético, medida em aves e mamíferos sob condições de repouso absoluto, dentro da zona de termoneutralidade e livre de processos de digestão de alimentos e absorção de nutrientes.

Taxa metabólica padrão (standard) - taxa estável de metabolismo energético, medida em outros animais sob condições de repouso absoluto, a uma determinada temperatura corpórea, e livre de processos de digestão de alimentos e absorção de nutrientes.



custo de manutenção

METABOLISMO BASAL



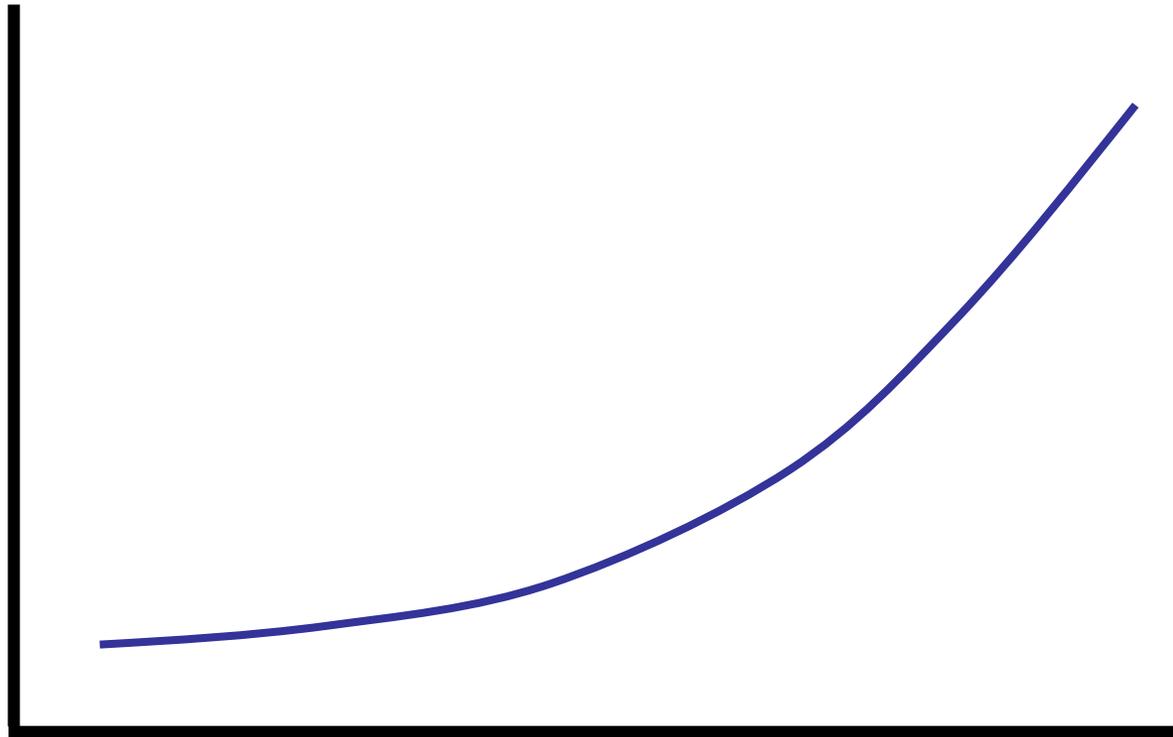
Demanda relativa de energia entre processos é similar nos vertebrados (Rolfe & Brown, Physiol. Rev. , 1999).

Como as diferenças de tamanho afetam as taxas de consumo de oxigênio?

Animal	Massa corpórea (kg)	V_{O_2} basal ($LO_2 \cdot h^{-1}$)	V_{O_2} basal específico ($LO_2 \cdot kg^{-1} h^{-1}$)
Mussaranho	0,0048	0,0355	7,40
Rato da colheita	0,0090	0,0225	2,50
Rato canguru	0,0152	0,0273	1,80
Rato	0,025	0,041	1,65
Esquilo do chão	0,096	0,09	1,03
Rato	0,290	0,25	0,87
Gato	2,5	1,70	0,68
Cachorro	11,7	3,87	0,33
Ovelha	41,7	9,59	0,22
Homem	70	14,76	0,21
Cavalo	650	71,10	0,11
Elefante	3.833	268,00	0,07

Schmidt-Nielsen(1996)

Taxa metabólica total (ml O₂/h)

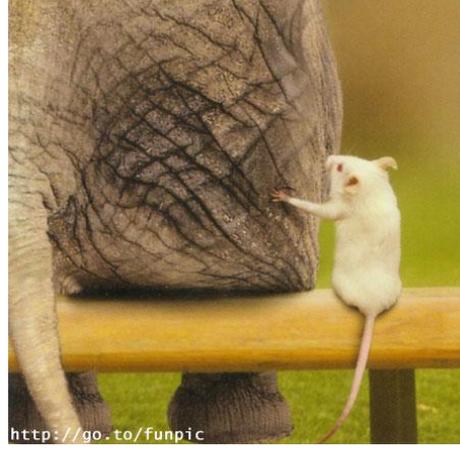
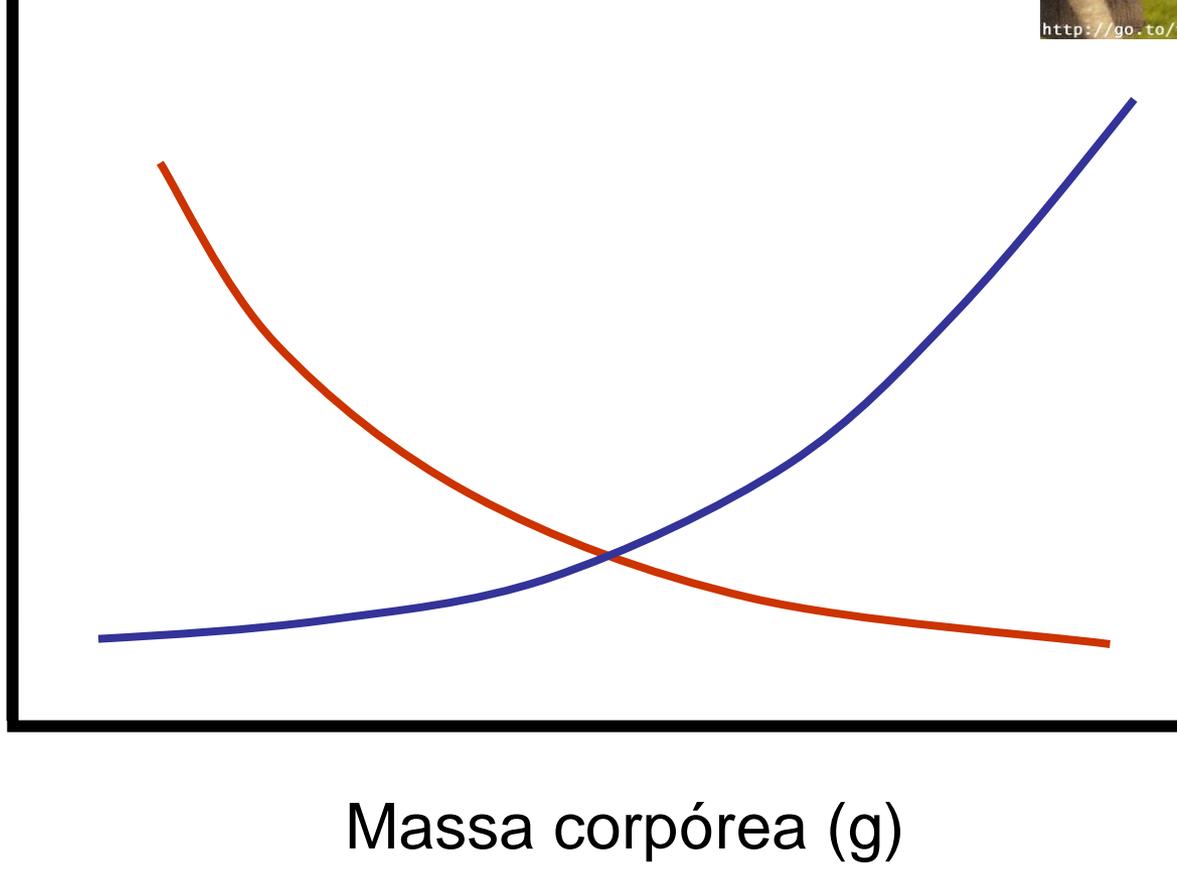


Massa corpórea (g)



**Taxa metabólica específica (ml O₂/g.h)
(por unidade de massa corpórea)**

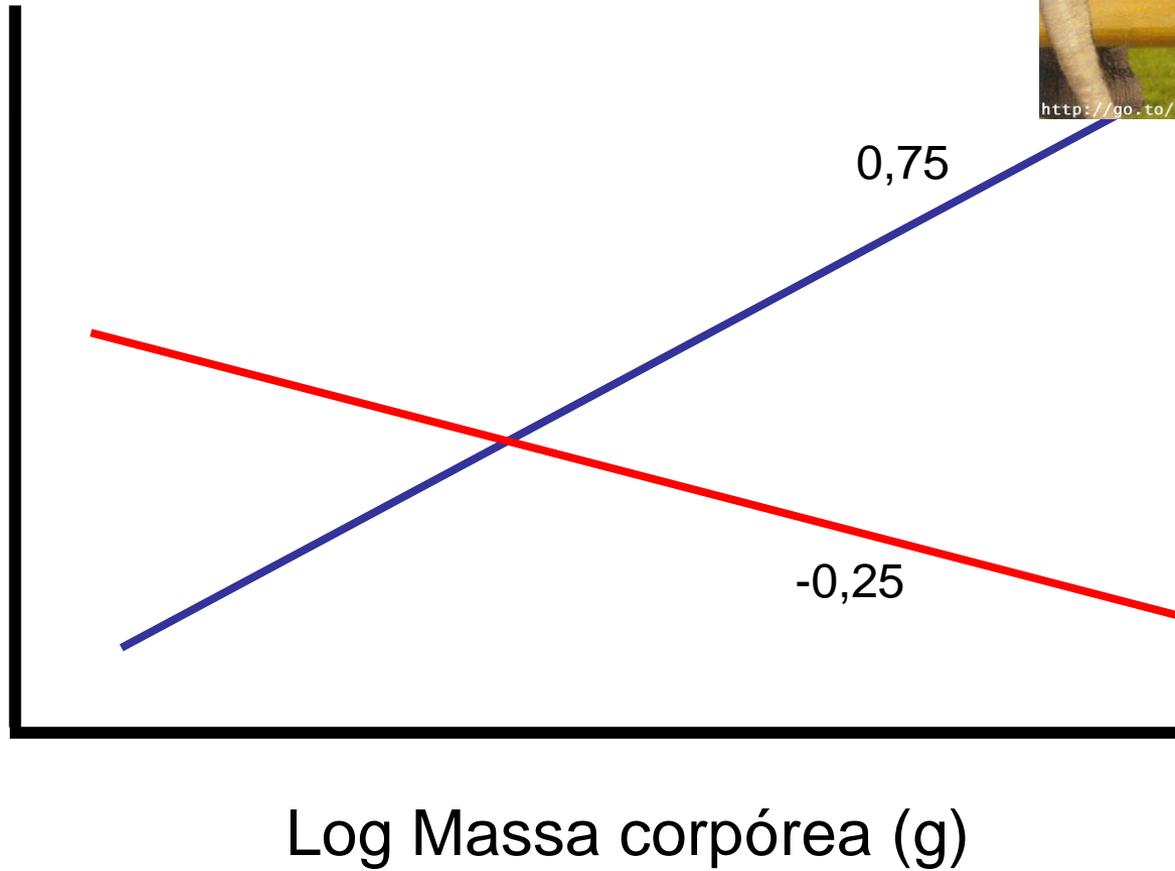
Taxa metabólica total (ml O₂/h)



**Log Taxa metabólica específica (ml O₂/g.h)
(por unidade de massa corpórea)**

Log Taxa metabólica total (ml O₂/h)

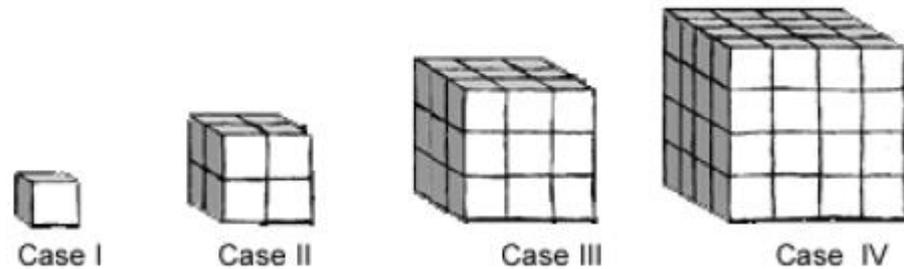
Lei de Kleiber (1932)



<http://go.to/funpic>

Como explicar tal fenômeno?

Isometria: similaridade geométrica

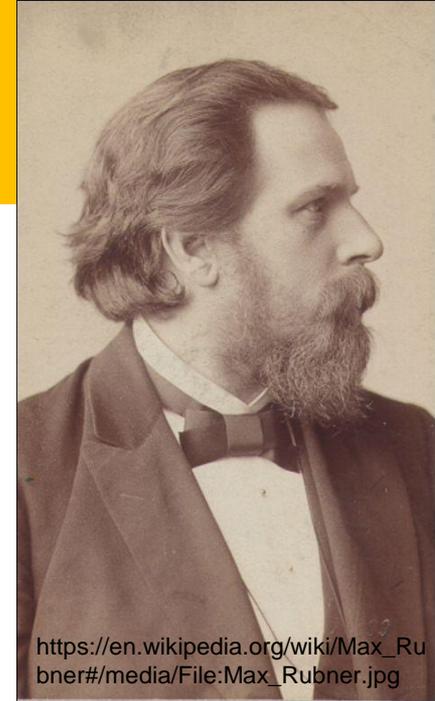


Comprimento (L)	1	2	3	4
Área da face (L^2)	1	4	9	16
Volume (L^3)	1	8	27	64
Área de superfície ($L^2 \times 6$ faces)	6	24	54	96
Área de superfície/Volume	6	3	2	1,5

Com o aumento do tamanho, a razão entre área de superfície e volume decresce!

Regra de superfície de Rubner (1883)

Um cão menor tem uma superfície corpórea maior, em relação à massa, que um cão grande!



Mas cães pequenos e grandes devem manter a mesma temperatura corpórea!

Como os cães pequenos perdem calor a uma taxa mais alta (graças à sua superfície relativa maior), eles devem manter uma taxa metabólica maior por unidade de massa!

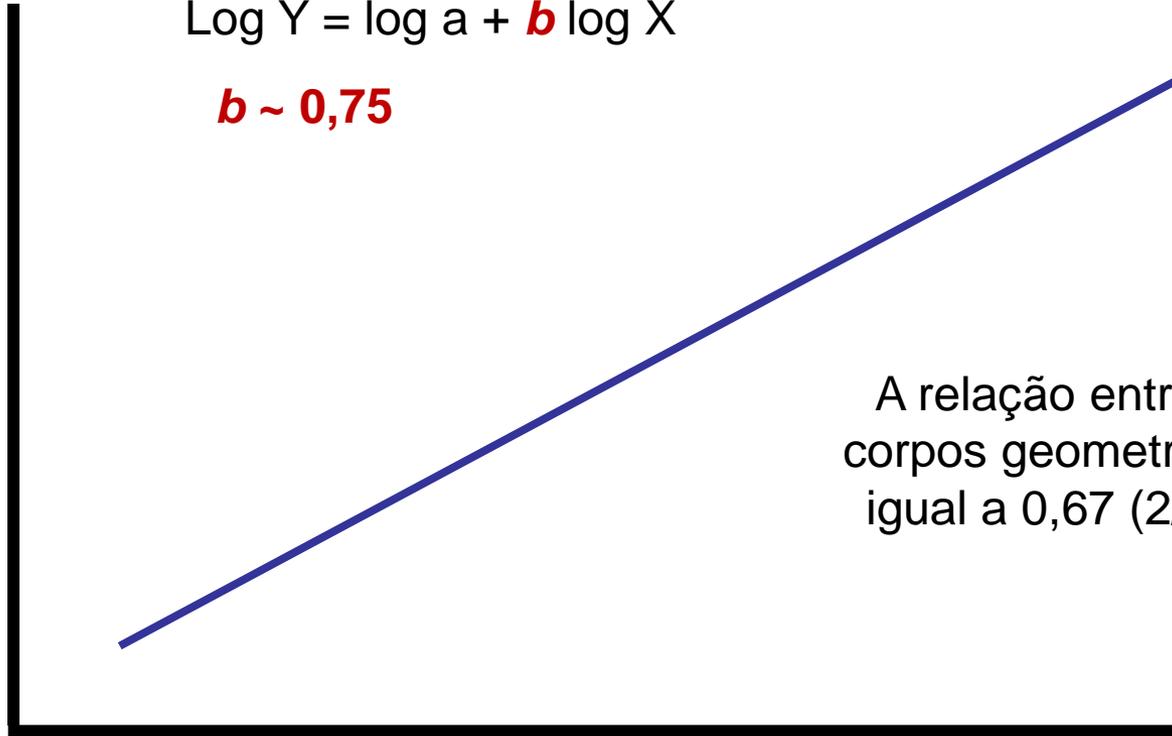


2 problemas com a regra de superfície de Rubner

Log Taxa metabólica total (ml O₂/h)

$$\text{Log } Y = \log a + b \log X$$

$$b \sim 0,75$$



Log Massa corpórea (g)

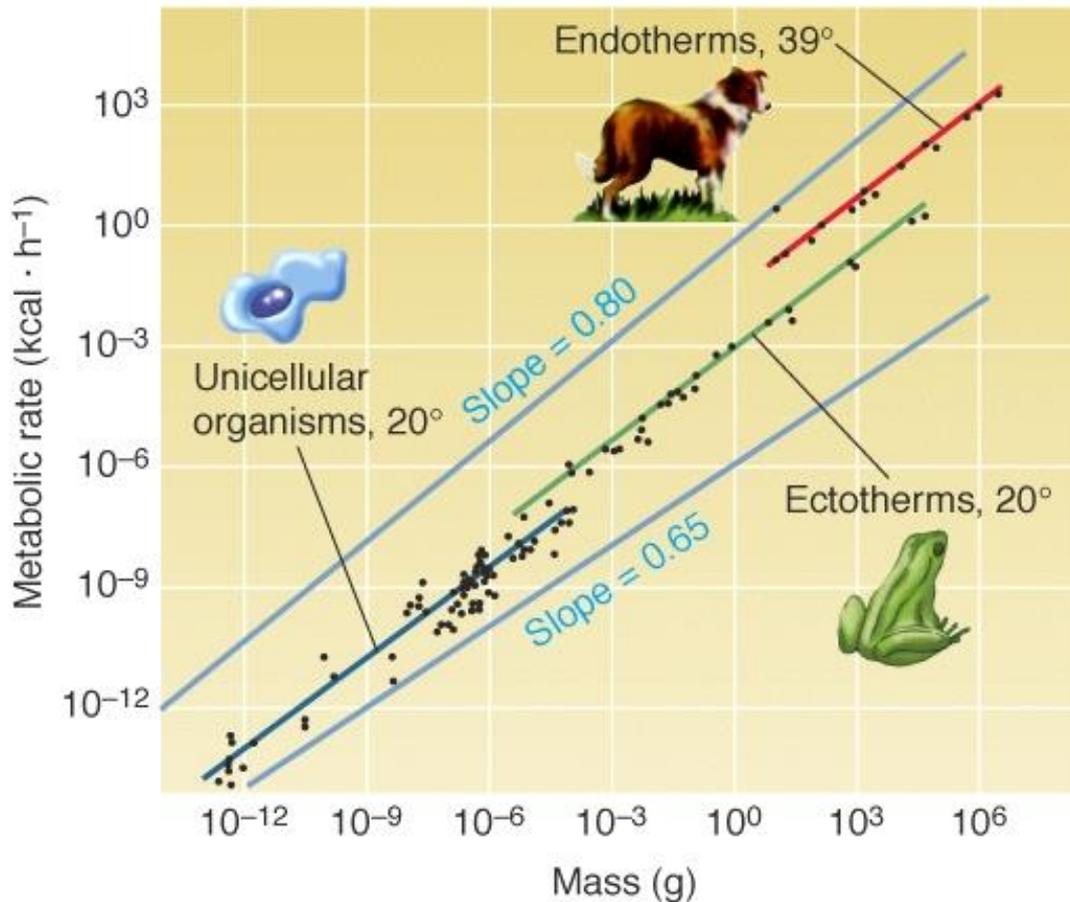
A relação entre área e volume de corpos geometricamente similares é igual a 0,67 (2/3) e não 0,75 (3/4)!



<http://go.to/funpic>

O impacto do padrão isométrico de crescimento é minimizado por mudanças nas proporções estruturais e funcionais (alometria).

Relação alométrica entre taxa metabólica e massa corpórea



$$\text{Log } Y = \text{log } a + b \text{ log } X$$

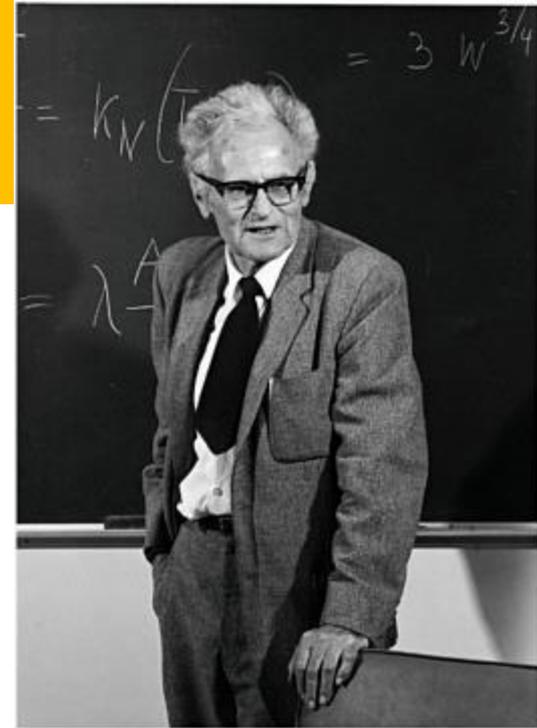
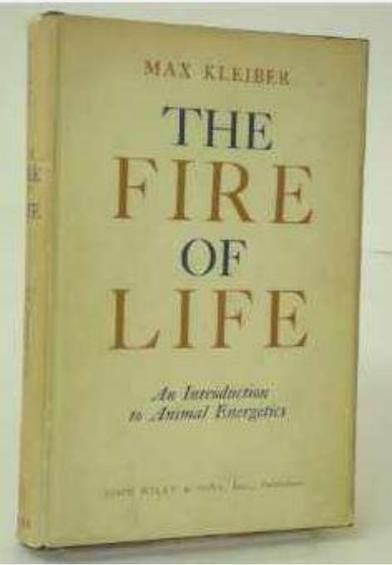
$$b \sim 0,75$$

http://www.bio.miami.edu/tom/courses/bil265/bil265goods/02_energetics.html

Organismos em geral caem na mesma reta!

Embora permaneça sem uma explicação convincente, o efeito da massa corpórea sobre a taxa de consumo de energia é inegável!

Max Kleiber (1893-1976)



<https://www.nap.edu/read/11634/chapter/4#52>

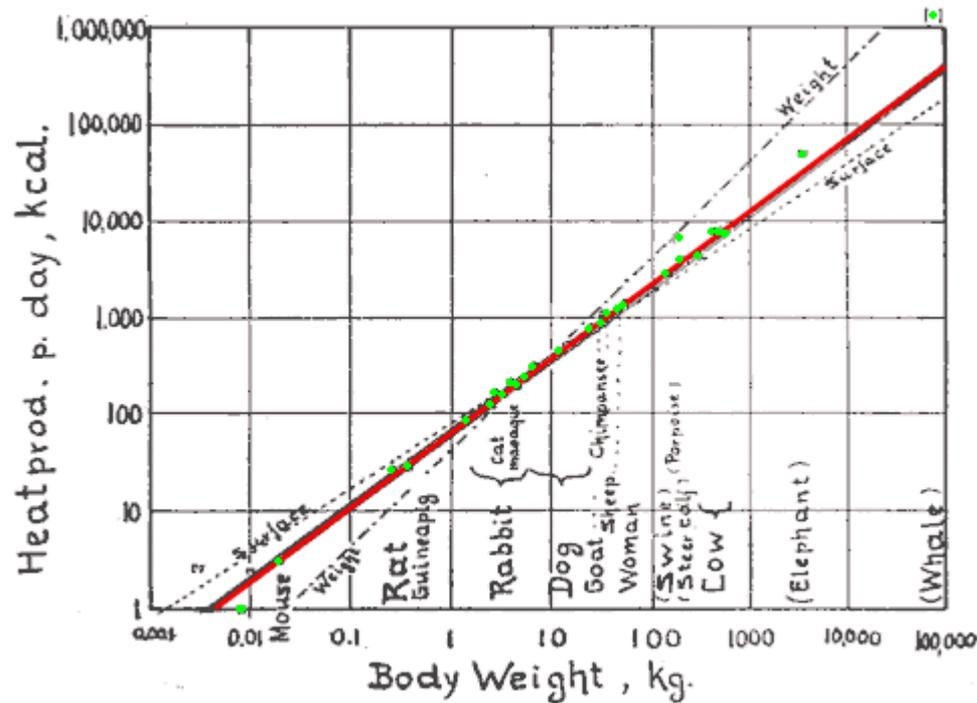
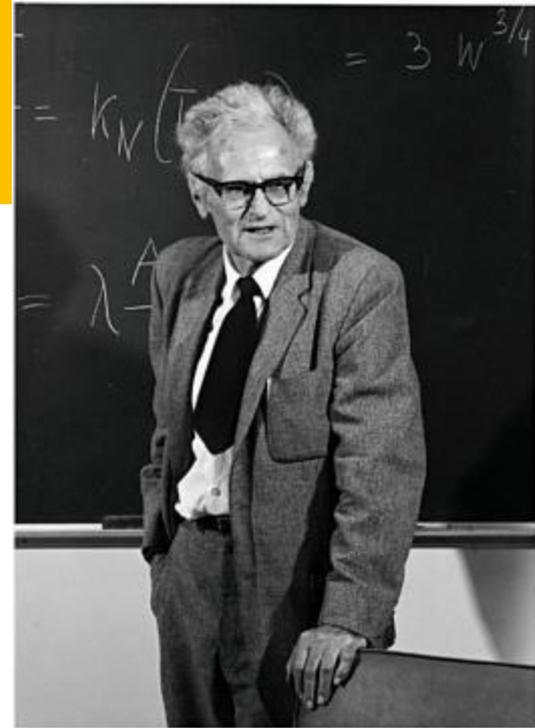
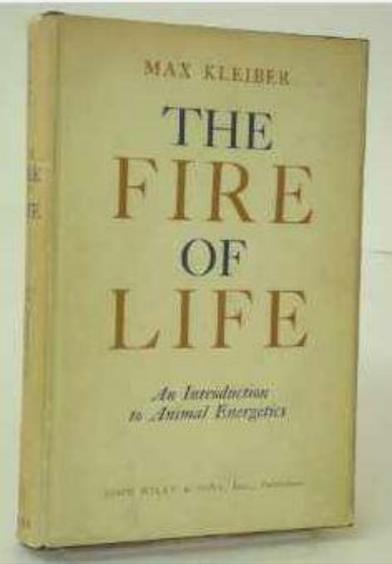


Fig. 1. Log. metabol. rate/log body weight

Max Kleiber (1893-1976)



<https://www.nap.edu/read/11634/chapter/4#52>

“Se um boi fosse projetado com a taxa metabólica específica de um rato, para dissipar calor na mesma velocidade em que é gerado, a temperatura superficial do boi teria que estar acima do ponto de ebulção. Inversamente, se dermos ao rato a taxa metabólica específica de um boi, seria necessária uma pelagem de ao menos 20 cm de espessura para a manutenção da T°C corpórea!” Kleiber (1961)