

## Endotermia: Uma Abordagem dos Processos Vitais de Alta Energia

A endotermia é uma característica derivada dos mamíferos e das aves. A endotermia evoluiu independentemente nas duas linhagens, mas os custos e benefícios são os mesmos para ambas. Atividade sustentável requer alto nível de metabolismo aeróbio característico dos organismos endotérmicos. Já os ectotérmicos, apesar de poderem manter níveis elevados de atividade durante períodos de curta duração, dependem do metabolismo anaeróbio para fazê-lo e ficam exauridos após poucos minutos. Somente os endotérmicos podem manter a atividade em altos níveis de energia por períodos de tempo prolongados.

A endotermia é uma esplêndida maneira de tornar-se relativamente independente em relação a muitos dos desafios do meio ambiente físico, especialmente o frio. As aves e os mamíferos podem viver nos habitats mais frios da terra, desde que possam encontrar alimento em quantidade suficiente. Esta qualificação expressa o maior problema da endotermia: ela é energeticamente cara. Os endotérmicos necessitam garantir um suprimento permanente de alimento, e suas interações mais relevantes frequentemente se dão mais com o meio ambiente biológico – predadores, competidores e presas – do que com o meio ambiente físico, o que no caso dos ectotérmicos é predominante. Como a aquisição e o dispêndio de energia são fatores importantes na vida cotidiana dos endotérmicos, a elaboração de cálculos de orçamentos energéticos pode-nos ajudar a compreender as conseqüências de certos tipos de comportamento.

Quando todos os esforços de homeostase mostram-se inadequados, os endotérmicos dispõem ainda de mais dois métodos de lidarem com condições adversas: (1) aves e algumas espécies de mamíferos de grande porte podem migrar para áreas onde as condições são mais favoráveis; (2) muitas espécies de pequenos mamíferos e algumas de aves conseguem hibernar. Esse procedimento, provocando uma diminuição temporária da temperatura corporal, economiza energia e prolonga a sobrevivência – ao custo do abandono dos benefícios da homeotermia.

### 22.1 Termorregulação Endotérmica

Aves e mamíferos são endotérmicos. Regulam suas elevadas temperaturas corporais equilibrando com precisão a produção e a perda metabólicas de calor. Um organismo endotérmico consegue mudar a intensidade de sua produção de calor variando a taxa metabólica; e alterar a perda de calor variando as condições de isolamento térmico. Assim, um endotérmico mantém constante uma temperatura corporal elevada por meio do ajuste da produção de calor de modo a igualar as perdas de calor sofridas pelo seu corpo sob diferentes condições ambientais.

Os endotérmicos produzem calor metabólico de diversas maneiras. Além da produção obrigatória de calor derivada da

taxa metabólica basal ou de repouso, há o incremento de calor proveniente da alimentação, muitas vezes chamado de ação dinâmica específica ou efeito dinâmico específico do alimento. Essa produção adicional de calor após a ingestão de alimentos resulta aparentemente da energia utilizada para a assimilação das moléculas e síntese das proteínas, e varia dependendo do tipo de alimento que está sendo processado. É máxima para uma dieta de carne e mínima para de carboidratos.

A atividade do músculo esquelético produz grandes quantidades de calor. Isto é especialmente válido durante a locomoção, que pode resultar numa produção de calor que excede a taxa do metabolismo basal em 10 a 15 vezes. Esse calor muscular pode ser vantajoso para equilibrar a perda

de calor em um ambiente frio. Pode ser também um problema que requer mecanismos especiais de dissipação em ambientes quentes que estejam próximos ou ultrapassem a temperatura corporal do animal. As chitas (guepardo), por exemplo, apresentam um aumento rápido da temperatura corporal quando estão caçando uma presa, sendo em geral o superaquecimento a causa de uma chita interromper uma perseguição. O tremor de frio, decorrência da geração de calor pelas contrações de fibras musculares em um padrão assíncrono que não resulta em um movimento completo de todo o músculo, é um mecanismo importante de geração de calor.

Os endotérmicos vivem em geral sob condições nas quais as temperaturas ambientes são mais baixas do que as temperaturas corpóreas regulares dos próprios animais. A perda de calor para o ambiente é, assim, uma circunstância mais usual do que a de ganho. Equilibrar a produção e a perda de calor é uma das mais importantes funções reguladoras de um organismo endotérmico.

Todo material que retém ar é um isolante contra a troca direcional de calor. Pêlos e penas fornecem isolamento ao reterem ar, e um mamífero ou uma ave pode ajustar a espessura da camada de ar retido, por meio do levantamento e abaixamento dos pelos ou penas. Nós humanos temos arrepios de frio na pele dos braços e pernas quando sentimos frio porque a pequena quantidade de pêlos que ainda restam em nós colocam-se em uma posição vertical, em uma tentativa, que é ancestral nos mamíferos, de aumentar o isolamento térmico.

Essas respostas fisiológicas à temperatura são controladas por neurônios localizados no hipotálamo do cérebro. O termostato hipotalâmico controla também a regulação da temperatura nos organismos ectotérmicos, mas nestes animais as mudanças na temperatura hipotalâmica deflagram comportamentos termorreguladores (p. ex., orientação para a maximização de perda ou ganho de calor) ao invés de processos fisiológicos.

### Mecanismos de Termorregulação Endotérmica

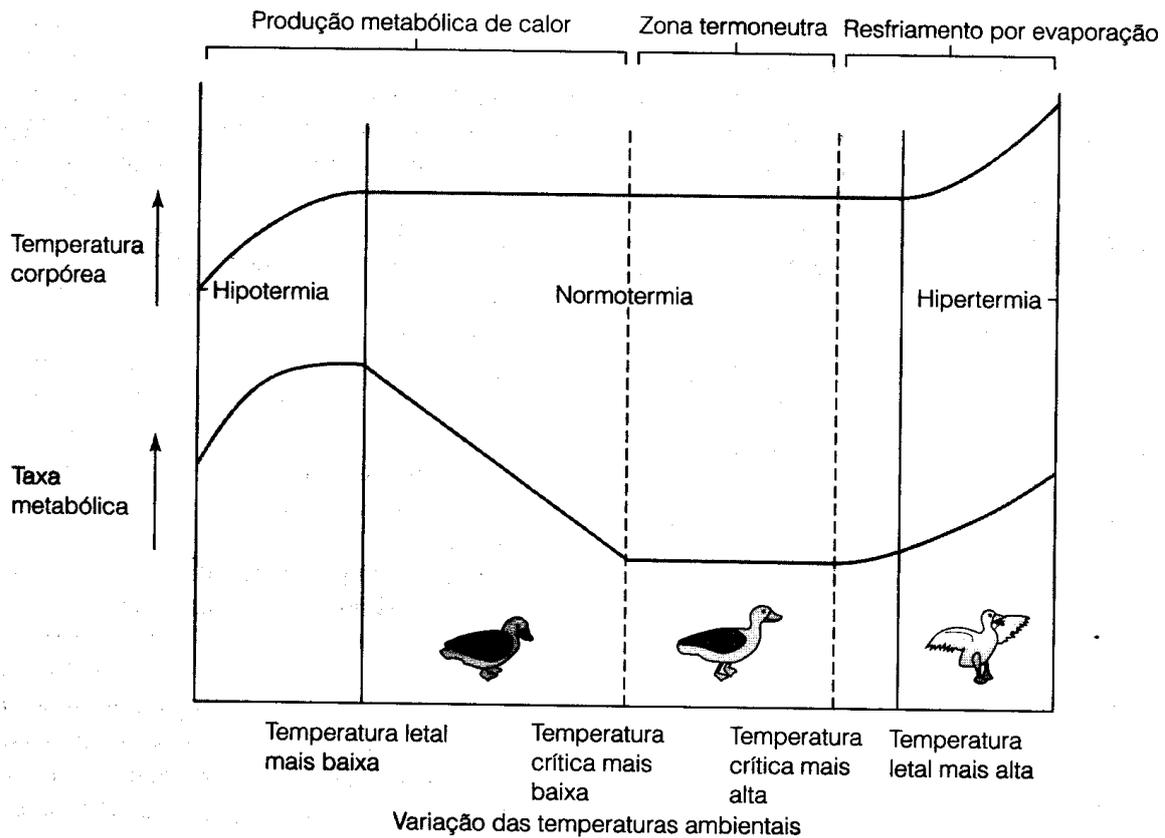
Temperatura corporal e taxa metabólica devem ser considerados simultaneamente para compreender-se como os endotérmicos mantêm suas temperaturas corporais em um nível estável face a temperaturas ambientais que podem variar de  $-70^{\circ}\text{C}$  a  $+40^{\circ}\text{C}$ . A maioria das aves e dos mamíferos funciona de acordo com o diagrama genérico da Figura 22-1.

Cada espécie de endotérmicos tem uma faixa definida de variação de temperatura ambiente, acima da qual a temperatura corporal consegue ser mantida estável por meio do uso de ajustes fisiológicos e posturais de perda e produção de calor. Essa faixa de temperatura ambiente chama-se **zona de tolerância**. Acima dessa faixa a habilidade que o animal tem para dissipar calor não é adequada; tanto a temperatura corporal como a taxa metabólica aumentam assim que a temperatura ambiente aumenta, até que o animal morre. A

temperaturas ambientes abaixo da zona de tolerância, a capacidade do animal para gerar calor a fim de contrabalançar a perda de temperatura é excedida, a temperatura do corpo cai, a taxa metabólica declina, e resulta a morte por frio. A zona de tolerância dos animais de grande porte geralmente são mais baixas do que aquelas dos animais menores, porque o calor é perdido pela superfície do corpo, e animais maiores tem menor razão superfície/massa do que os animais menores. Assim, eles retêm melhor o calor em temperaturas ambientes mais baixas, mas tem maior propensão ao superaquecimento em temperaturas altas. Da mesma forma, as espécies com bom isolamento térmico têm zonas de tolerância mais baixas do que aquelas com pouco isolamento térmico.

A **zona térmica neutra (ZTN)** é a faixa de temperaturas ambientes dentro da qual a taxa metabólica de um animal endotérmico situa-se em seu nível basal e a termorregulação é conseguida pela mudança na taxa de perda de calor. A zona térmica neutra é chamada também de zona de termorregulação física porque um animal ajusta sua perda de calor usando processos tais como afogar ou alisar seus pêlos ou penas, mudanças posturais como enovelar-se ou esticar-se, e mudanças no fluxo sanguíneo (vasoconstrição ou vasodilatação) em partes expostas do corpo (pés, pernas, face).

Quanto maior for o animal e mais espesso o seu isolamento térmico, mais baixa é a temperatura que consegue suportar antes que seus processos físicos tornem-se inadequados para equilibrar suas perdas de calor. A **temperatura crítica inferior** é o ponto em que um animal precisa aumentar a produção metabólica de calor para manter estável a temperatura corporal. Na **zona de termogênese química** a taxa metabólica aumenta à proporção em que a temperatura ambiente cai. A qualidade do isolamento térmico determina quanta produção metabólica de calor adicional é necessária para compensar uma alteração na temperatura ambiente. Isto é, os animais com bom isolamento térmico têm curvas relativamente pouco acentuadas nos gráficos e aumento de metabolismo abaixo da temperatura crítica inferior, e animais com isolamento térmico escasso têm quedas mais pronunciadas (ver Figura 22-4). Muitas aves e mamíferos do Ártico e da Antártida são tão bem isolados termicamente que conseguem suportar as temperaturas mais baixas do mundo (cerca de  $-70^{\circ}\text{C}$ ) aumentando seu metabolismo basal apenas três vezes. Outros animais com bom isolamento térmico podem ficar expostos a temperaturas mais baixas que sua **temperatura letal inferior**. Atingido esse ponto, a produção metabólica de calor terá chegado à sua taxa máxima e mesmo assim será insuficiente para compensar a perda de calor para o ambiente. Nestas condições a temperatura corporal cai e porque as taxas de reações químicas que produzem calor metabólico são sensíveis a temperatura, e a produção de calor também cai. Tem início uma situação de retro-alimentação positiva, na qual a queda da temperatura corporal reduz a produção de calor, causando uma redução na temperatura corporal. Segue-se morte por **hipotermia** (temperatura corporal baixa).



▲ **Figura 22-1** Padrão generalizado de alterações da temperatura corpórea e da produção metabólica de calor de um homeotermo endotérmico em relação à temperatura ambiental. A temperatura corpórea normal varia, de certa forma, entre os diferentes mamíferos e aves.

Os endotérmicos são especialmente bons em manter estáveis as temperaturas corporais em ambientes frios, mas têm dificuldades em ambientes de temperatura elevada. A **temperatura crítica superior** representa o ponto em que a perda não evaporativa de calor atingiu seu ponto máximo, tendo sido usados todos os processos físicos de que o animal dispõe – exposição das áreas corporais com menor isolamento térmico e maior elevação possível do fluxo sanguíneo cutâneo.

Se esses mecanismos são insuficientes para compensar o ganho de calor, a única opção que os vertebrados têm é usar a evaporação da água para resfriar o corpo. A faixa de temperatura que vai da temperatura superior crítica à temperatura superior letal é a **zona de resfriamento evaporativo**. Alguns mamíferos suam, um processo pelo qual se libera água das glândulas sudoríparas na superfície do corpo. A evaporação do suor resfria a superfície corporal. Outros animais arquejam, respirando rápida e superficialmente, de modo que a evaporação de água dos sistemas respiratórios produz um efeito de resfriamento. Muitas aves usam um movimento ondulatório da região gular a fim de evaporar água para a termorregulação. Arquejar e movimentos gulares requerem atividade muscular, e parte do resfriamento por evaporação que se consegue é usado para compensar o inevitável aumento da produção de calor metabólico.

Ao chegar à **temperatura superior letal** o resfriamento por evaporação não consegue equilibrar o fluxo de calor

proveniente de um ambiente quente. A temperatura do corpo eleva-se, a taxa metabólica aumenta, e a produção de calor metabólico eleva a temperatura corporal ainda mais, causando um aumento da taxa metabólica. Esse processo pode levar a um aumento repentino da temperatura do corpo e a morte por **hipertermia** (temperatura corporal alta).

A dificuldade que os endotérmicos encontram para regular a temperatura corporal em ambientes de temperaturas elevadas pode ser uma das razões para as temperaturas corporais da maioria dos endotérmicos estarem dentro de uma faixa de variação entre 35 e 40°C. A temperatura do ar na maioria dos habitats raramente ultrapassa 35°C. Até as regiões tropicais têm temperaturas anuais médias inferiores a 30°C. Deste modo, as temperaturas corporais altas mantidas pelos endotérmicos asseguram que na maior parte das situações o gradiente térmico seja do animal para o ambiente. Temperaturas corporais ainda mais altas, em torno de 50°C por exemplo, poderiam garantir aos mamíferos que se mantivessem sempre mais quentes que o meio ambiente. No entanto, existem limites superiores para as temperaturas corporais executáveis. Muitas proteínas desnaturam-se quando próximas a 50°C. Durante o estresse calórico, certas aves e mamíferos conseguem suportar temperaturas corporais de 45 a 46°C por algumas horas, mas somente algumas bactérias, algas e alguns poucos invertebrados podem viver em temperaturas mais altas. Este é um outro caso em que a direção da evolução dos vertebrados

estabeleceu-se por um equilíbrio entre as necessidades biológicas e a realidade fisiológica.

### Custos e Benefícios da Termorregulação Endotérmica

Pode-se comparar tanto os benefícios como os custos da endotermia com os da ectotermia. Do lado positivo, a endotermia permite que aves e mamíferos mantenham elevadas temperaturas corporais quando a radiação solar não está disponível ou é insuficiente para aquecê-los – à noite, por exemplo, ou durante o inverno. A capacidade termorregulatória em aves e mamíferos é surpreendente: eles podem viver nos lugares mais frios da terra. Do lado negativo, a endotermia é energeticamente cara. Já chamamos a atenção para o fato de que as taxas metabólicas de aves e de mamíferos são de, aproximadamente, uma ordem de grandeza maior do que as de anfíbios e répteis. A energia necessária para sustentar essas altas taxas metabólicas provém do alimento, e os endotérmicos precisam de mais alimento que os ectotérmicos.

Claro, uma série de outras diferenças distinguem a ecologia e o comportamento de endotérmicos e de ectotérmicos. Essas também podem ser consideradas como custos ou benefícios dos diferentes métodos de termorregulação. Neste capítulo nos concentramos em como os endotérmicos usam a energia, como termorregulam em ambientes frios e quentes, e como controlam suas perdas e ganhos de água. Esses tópicos estão intimamente relacionados pelo fato das altas taxas metabólicas dos endotérmicos estarem associadas a controle homeostático mais preciso de seus ambientes internos do que é necessário para muitos ectotérmicos. Por exemplo, a elevação da temperatura corporal pode ser enfrentada por meio de resfriamento por evaporação (transpiração ou respiração arquejante), mas resfriamento evaporativo excessivo esgota os estoques de água e leva a outros problemas. O tamanho do corpo tem um papel importante na determinação dos problemas que os endotérmicos enfrentam e as respostas possíveis para eles.

Os mesmos tipos de habitats que são problemáticos para os ectotérmicos também o são para os endotérmicos, embora nem sempre pelas mesmas razões. Temperaturas baixas, por exemplo, tornam a termorregulação dos ectotérmicos difícil ou impossível, e podem representar um risco de congelamento. Os endotérmicos têm bom isolamento térmico e capacidade termogênica (de produção de calor) para sobreviverem a baixas temperaturas, mas necessitam de um suprimento regular e abundante de alimento para viabilizar isso. Na verdade, suas altas demandas de energia parecem moldar inúmeros aspectos da biologia dos endotérmicos, tais como a relação entre o tamanho do corpo, dieta e espaço vital (discutido no próximo capítulo).

## 22.2 Orçamentos Energéticos dos Vertebrados

Pode-se obter uma compreensão de quanto custa para um animal manter-se vivo por meio da elaboração do seu orça-

mento de energia. Um orçamento de energia, assim como um orçamento financeiro apresenta receitas e despesas, mas usa unidades de energia como padrão monetário. Os custos energéticos de diferentes atividades podem ser avaliados convertendo-se as entradas de energia (alimento) bem como as perdas (metabolismo, fezes e urina) a uma unidade comum de medida. Usaremos kilojoules (kJ) para esses cálculos. (Um kilojoule equivale a 0,24 kilocalorias. A kilocaloria é a unidade chamada Caloria que consta em rótulos descritivos do conteúdo nutricional de alimentos embalados.) Essa abordagem quantitativa do estudo da ecologia e do comportamento dá margem à esperança de compreendermos algumas das razões por que os animais comportam-se de certas maneiras e não de outras.

Estudos de morcegos vampiros (*Desmodus rotundus*) realizados por Brian McNab (1973) revelaram uma nítida relação entre ganho-gasto de energia, e a distribuição geográfica da espécie. Esses morcegos da subordem Microchiroptera habitam a região Neotropical e são especializados em alimentar-se exclusivamente de sangue. Seu padrão de atividade diária é simples: passam cerca de 21 horas em suas cavernas, voam à noite até um local de alimentação e voltam após terem-se alimentado. De modo geral um vampiro voa cerca de 10 quilômetros (ida-e-volta) a 20 quilômetros por hora para achar uma refeição. Deste modo, um morcego gasta meia hora por dia voando. O restante do tempo pode ser usado no ato de se alimentar.

O alimento do vampiro é conveniente para cálculos energéticos devido ao conteúdo calórico relativamente constante do sangue. Aqui está a informação para a elaboração de um orçamento energético:

- $I$  = energia ingerida (sangue). O sangue que um morcego bebe fornece a energia necessária para todos os seus processos vitais: manutenção, atividade, crescimento e reprodução.
- $E$  = energia excretada. Como em qualquer animal, nem todo o alimento ingerido é digerido e absorvido pelo morcego. A energia contida nas fezes e na urina é perdida.
- $I-E$  = energia assimilada. Esta é a energia que realmente é assimilada pelo corpo do morcego.
- $M$  = metabolismo de repouso. Este pode ser subdividido em  $M_d$  (metabolismo do morcego enquanto dentro da caverna) e  $M_f$  (metabolismo do morcego fora da caverna, mas não em vôo).
- $A$  = custo de atividade: uma meia hora de vôo por dia.
- $B$  = aumento da biomassa. Essa expressão designa o ganho que um morcego apresenta em seu orçamento energético. Pode ser estocado como gordura ou usado para crescimento ou para reprodução (produção de gametas, crescimento de um feto ou alimentação de um filhote).

Em sua forma mais simples o orçamento energético expressa-se como:

energia que entra = energia que sai  $\pm$  mudança da biomassa

O termo biomassa aparece como  $\pm$  porque o animal metaboliza uma certa quantidade de seus tecidos corporais quando o consumo de energia excede a quantidade de energia absorvida (Isto é o que quem está fazendo regime para emagrecer espera fazer para perder peso). Transformando essa equação geral nos termos gerais já definidos, temos:

$$I - E = M_d + M_f + A \pm B$$

Todos esses termos podem ser medidos e expressos em kilojoules por morcego por dia (kJ/morcego  $\cdot$  dia). Tais cálculos baseiam-se nos estudos de McNab e aplicam-se a um morcego vampiro brasileiro de 42 gramas.

- **Energia ingerida** – Em uma única refeição um vampiro pode consumir 57 por cento de sua massa corporal em sangue que contém 4,6 kJ/g. De modo que a ingestão de energia é:

$$42 \text{ g} \cdot 57\% \cdot 4,6 \text{ kJ/g de sangue fluido} = 110,1 \text{ kJ}$$

- **Energia excretada** – Um vampiro excreta 0,24 g de uréia na urina, mais 0,95 g de fezes todos os dias. A uréia contém 10,5 kJ/g e as fezes contêm 23,8 kJ/g. Assim, a energia excretada é:

$$0,24 \text{ g uréia} \cdot 10,5 \text{ kJ/g} + 0,95 \text{ g de fezes} \cdot 23,8 \text{ kJ/g} = 2,5 \text{ kJ} + 22,6 \text{ kJ} = 25,1 \text{ kJ}$$

- **Energia assimilada** – A energia que um morcego realmente assimila do sangue é igual à energia ingerida (110,1 kJ) menos a que é excretada (25,1 kJ). Assim, a ingestão de energia por um vampiro é de 85,0 kJ/dia:

$$110,1 \text{ kJ} - 25,1 \text{ kJ} = 85,0 \text{ kJ}$$

- **Metabolismo de repouso** – Em um habitat tropical, 20°C é uma aproximação razoável da temperatura que um morcego encontra tanto dentro como fora da caverna. Quando em repouso num laboratório a 20°C, a taxa metabólica de um vampiro é de 3,8 cm<sup>3</sup> de O<sub>2</sub>/g  $\cdot$  hora. Os termos do metabolismo podem ser calculados e convertidos em joules, usando-se o equivalente energético do oxigênio (20,1 J/cm<sup>3</sup> de O<sub>2</sub>):

$$M_d = 42 \text{ g} \cdot 3,8 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/\text{g} \cdot \text{hora} \cdot 20,1 \text{ J/cm}^3 \text{ O}_2 \cdot 22 \text{ horas/dia} = 70,6 \text{ kJ}$$

$$M_f = 42 \text{ g} \cdot 3,8 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/\text{g} \cdot \text{hora} \cdot 20,1 \text{ J/cm}^3 \text{ O}_2 \cdot 1,5 \text{ horas/dia} = 4,8 \text{ kJ}$$

- **Atividade** – O metabolismo de um morcego voando a 20 km/h é de 11,4 cm<sup>3</sup> de O<sub>2</sub>/g  $\cdot$  hora. O custo de um vôo de ida e volta da caverna ao local de alimentação é:

$$A = 42 \text{ g} \cdot 11,4 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/\text{g} \cdot \text{hora} \cdot 20,1 \text{ J/cm}^3 \text{ O}_2 \cdot 0,5 \text{ h} = 4,8 \text{ kJ}$$

- **Mudança da biomassa** – As quantidades calculadas até agora são valores fixos que o morcego não pode evitar a não ser que mude seu comportamento. A alteração da biomassa é um valor variável. Se a energia assimilada é maior do que os custos fixos, esse ganho de energia pode ir para o aumento da biomassa. Os custos fixos que excedem a energia assimilada refletem-se em uma perda de biomassa. Para a situação descrita há um ganho de energia:

$$I - E = M_d + M_f + A \pm B$$

$$110,1 \text{ kJ} - 25,1 \text{ kJ} = 70,6 \text{ kJ} + 4,8 \text{ kJ} + 4,8 \text{ kJ} \pm B$$

$$B = 4,8 \text{ kJ/morcego} \cdot \text{dia}$$

Esses cálculos mostram que os vampiros podem viver e crescer nas condições pressupostas. O que acontece se mudarmos algum desses pressupostos? McNab ressalta que os limites Norte e Sul da distribuição geográfica dos vampiros estão de acordo com as isotermas de inverno de 10°C (Figura 22-2). Isto é, a temperatura mínima fora da caverna durante o mês mais frio do ano é 10°C; não se encontram morcegos em regiões onde a temperatura mínima é inferior a isto. Seria uma coincidência ou 10°C seria a temperatura mais baixa que os morcegos podem suportar? O cálculo de um orçamento energético para um vampiro em condições mais frias que 10°C fornece-nos uma resposta.

As cavernas têm uma temperatura bastante estável que em geral não varia do verão para o inverno. Podemos considerar que a temperatura mantenha-se constante a 20°C na caverna habitadas por nossos hipotéticos vampiros. Neste caso, alteram-se apenas as condições que um morcego encontra no ambiente externo à caverna. Em razão dos limites da capacidade estomacal a ingestão não pode crescer além de 57 por cento da massa corporal, valor considerado nos cálculos anteriores. Por causa disto, só precisamos recalcular  $M_f$ ,  $A$  e  $B$ .

- **Metabolismo fora da caverna** – A 10°C o morcego precisa aumentar sua taxa metabólica a fim de manter a temperatura corporal, e as medições laboratoriais indicam que a taxa metabólica de repouso sobe para 6,3 cm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/g  $\cdot$  hora:

$$= 42 \text{ g} \cdot 6,3 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/\text{g} \cdot \text{hora} \cdot 20,1 \text{ J/cm}^3 \text{ O}_2 \cdot 1,5 \text{ h} = 8,0 \text{ kJ}$$

- **Atividade** – O custo da atividade não sofre alterações porque a taxa metabólica do morcego durante o vôo (11,4 cm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/g  $\cdot$  h) é mais alta do que a taxa metabólica de repouso necessária para mantê-lo aquecido (6,3 cm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/g  $\cdot$  h). Só  $M_f$  muda, aumentando de 4,8 para 8,0 kJ, e a soma dos custos energéticos passa a ser de 83,4 kJ/morcego  $\cdot$  dia.

Como a energia assimilada permanece em 85,0 kJ/morcego  $\cdot$  dia, apenas 1,6 kJ fica disponível para aumento da biomassa. As conjecturas nesses cálculos introduzem um



▲ **Figura 22-2** Distribuição geográfica do morcego vampiro, *Desmodus rotundus*. A área na qual estes morcegos são encontrados (sombreada) se aproxima muito a isoterma 10°C, para a média mínima de temperatura durante o mês mais frio do ano (linha pontilhada), no limite norte sua distribuição (no México) e no limite sul (no Uruguai, na Argentina e no Chile). As posições das isotermas 10°C e dos morcegos, em uma distribuição altitudinal, nas montanhas dos Andes, não são conhecidas e são indicadas por pontos de interrogação.

certo grau de incerteza, e provavelmente 1,6 kJ não é estatisticamente diferente de 0 kJ. De forma que, a 10°C, o morcego usa toda sua energia somente para manter-se vivo. Um morcego vampiro conseguiria sobreviver sob tais condições, mas não haveria nenhum excedente de energia para crescimento ou reprodução. Se a temperatura fora da caverna fosse inferior a 10°C, o morcego teria um balanço de energia negativo e iria perder massa corporal a cada refeição. A concordância entre nossos cálculos e a distribuição geográfica real dos morcegos sugere que a energia pode ser um fator significativo como limitante de sua propagação para o norte e para o sul.

Cálculos adicionais revelam ainda mais a respeito das forças seletivas que moldam a vida dos morcegos vampiros. Embora um estômago de morcego possa conter um volume

de sangue igual a 57 por cento de sua massa corporal, não lhe é possível voar levando essa carga. A carga máxima de vôo é 43 por cento da massa corporal. Por isso, antes de poder decolar para iniciar o vôo de volta para sua caverna, o vampiro precisa reduzir o peso aumentado com a refeição. Os vampiros fazem isso excretando água rapidamente. Cerca de dois minutos após ter começado a comer, o vampiro começa a emitir um jato de urina diluída. Experiências revelam que um vampiro produz urina a uma taxa máxima de 0,24 ml/g de massa corporal por hora. Deste modo, na hora e meia que leva para alimentar-se, pode excretar cerca de 15 g de água – o que é mais do que suficiente para permitir-lhe voar (Busch 1988).

Embora a excreção rápida de água resolva o problema imediato do morcego, ela introduz um outro. O morcego fica

com o estômago cheio de alimento rico em proteína, que irá render uma grande quantidade de uréia. Para excretar essa uréia o morcego precisa de água para formar urina. Mas durante o tempo que o vampiro leva para voltar à sua caverna, o que lhe ocorre é uma diminuição ao invés de uma sobra de água. Os vampiros, diferentemente de outros mamíferos, raramente bebem água, dependendo, em vez disso, do fluido sanguíneo para suprir suas necessidades de água. À maneira de outros mamíferos adaptados a condições de escassez de água, os morcegos vampiros possuem rins capazes de produzir urina altamente concentrada a fim de conservar água. Em virtude de sua ecologia e de seu comportamento não usuais, pode-se considerar que o vampiro vive no seu deserto particular habitando em meio a uma floresta tropical.

### 22.3 Animais Endotérmicos no Ártico

Assim como o balanço energético do morcego vampiro revelou, a maioria dos animais endotérmicos (especialmente os de pequeno porte), gasta a maior parte da energia que consomem apenas para manterem-se aquecidos – mesmo nas condições moderadas dos climas tropicais e subtropicais. Não obstante, os endotérmicos provaram-se bastante adaptáveis ao estender suas respostas termorreguladoras de modo a permiti-los habitar até regiões árticas e antárticas. Nem mesmo o tamanho corporal reduzido é um obstáculo insuperável para viverem nessas áreas: aves pequenas como “redpolls” e “chickadees”, pesando não mais que 10 g conseguem atravessar o inverno no Alasca central.

Uma temperatura corpórea estável em frio extremo pode ser conseguida pela produção de calor ou diminuindo da perda de calor. Um exame detalhado da opção de aumentar a produção de calor, não parece ser particularmente atraente. Qualquer aumento significativo da produção de calor iria requerer um aumento na ingestão de alimentos. Este método coloca dificuldades ecológicas óbvias nos habitats terrestres, árticos e antárticos, aonde a produção primária é extremamente baixa, em especial durante os períodos mais frios do ano. Para a maior parte dos animais polares as quantidades de alimento necessárias não estariam disponíveis, e as taxas metabólicas da maioria dos endotérmicos polares são similares àquelas das espécies aparentadas em regiões temperadas.

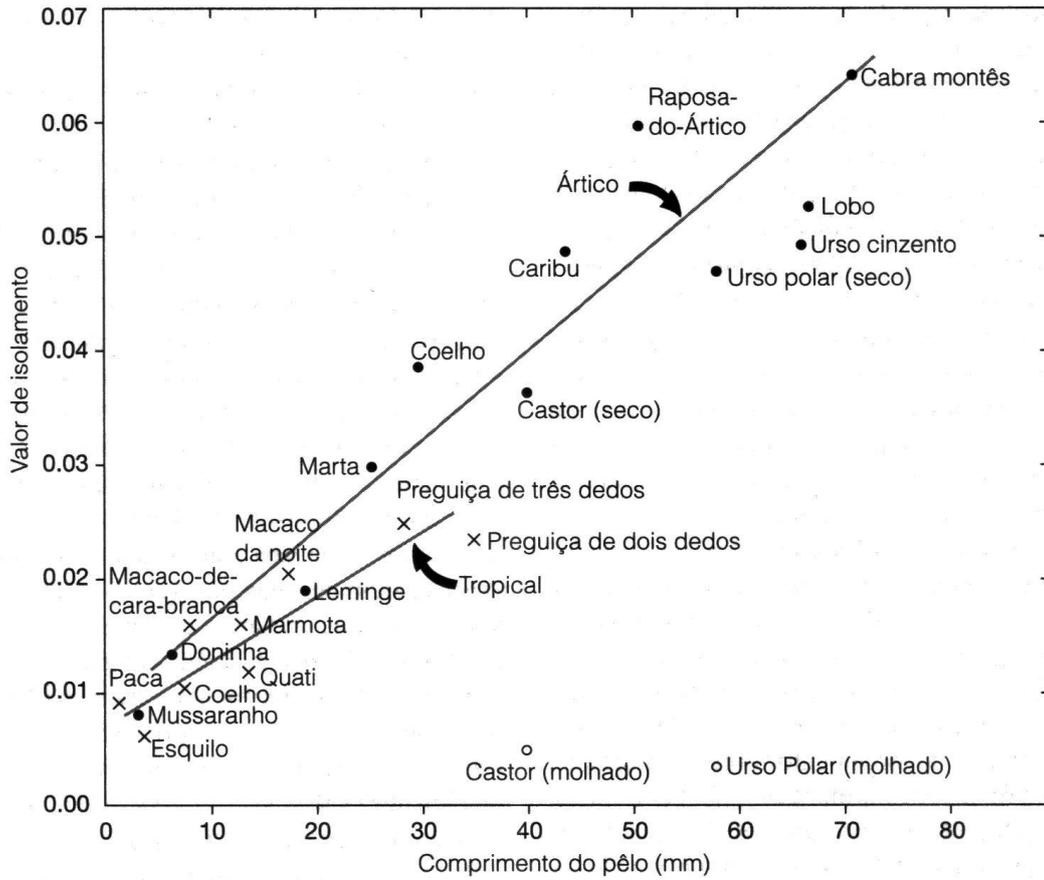
Devido a não possuírem a opção de aumentar significativamente a produção de calor, conservar o calor no interior de seus corpos é o principal mecanismo termorregulador dos endotérmicos polares. A efetividade da pelagem como isolamento térmico nos mamíferos árticos é de duas a quatro vezes maior que a dos mamíferos tropicais. No Ártico, os valores de isolamento térmico das espécies estão intimamente relacionados com o comprimento do pelo (Figura

22-3). Espécies pequenas como a das menores doninhas e leminges têm pelos de apenas 1 a 1,5 centímetros de comprimento. Presume-se que a espessura de seu pelo é limitada porque um pelo mais longo iria interferir nos movimentos de suas pernas. Mamíferos de grande porte (caribu, urso polar, urso cinzento, carneiros “dall” e raposa-do-ártico) têm pelos de 3 a 7 centímetros de comprimento. Não existe motivo óbvio para seus pelos não serem mais longos; aparentemente não existe necessidade de maior isolamento térmico. A capacidade de isolamento térmico de pelames de mamíferos tropicais de pelo curto é similar às que foram medidas em pelos de mesmo comprimento nas espécies árticas. Os mamíferos de pelo comprido dos trópicos, como as preguiças, têm menos isolamento térmico do que os mamíferos do Ártico com pelos de comprimentos similares.

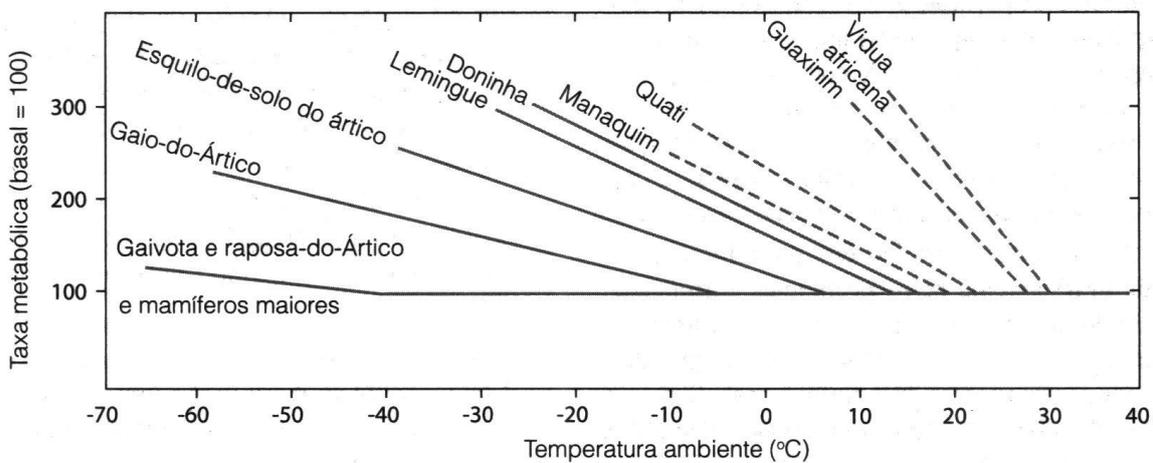
Uma comparação das temperaturas críticas inferiores dos mamíferos tropicais e do Ártico ilustra a efetividade do isolamento térmico proporcionado (Figura 22-4). Os mamíferos tropicais têm temperaturas críticas inferiores entre 20 e 30°C. Como as temperaturas do ar caem abaixo de suas temperaturas críticas, esses animais já não ficam dentro de suas zonas termoneutras e precisam aumentar suas taxas metabólicas para manter as temperaturas corporais normais. Por exemplo, um guaxinim tropical aumentou sua taxa metabólica em aproximadamente 50 por cento acima de seu nível padrão a uma temperatura ambiental de 25°C.

Os mamíferos árticos são muito melhor isolados termicamente; uma combinação de isolamento com taxas metabólicas de repouso relativamente altas podem proporcionar a espécies pequenas como a doninha e o leminge temperaturas críticas inferiores que ficam entre 10 e 20°C em condições de ar parado. Mamíferos de maior porte têm zonas de neutralidade térmica que alcançam níveis bem abaixo do ponto de congelamento. Devido a seu isolamento térmico eficiente aves e mamíferos árticos conseguem manter taxas metabólicas de repouso a temperaturas ambientais mais baixas do que as das espécies tropicais, e apresentam aumentos menores no metabolismo (isto é, declives menos acentuados) abaixo da temperatura crítica inferior. A raposa-do-ártico, por exemplo, tem uma temperatura crítica inferior de -40°C, e a -70°C (aproximadamente a mais baixa temperatura do ar já medida) elevou sua taxa metabólica somente 50 por cento acima de seu nível padrão. Sob tais condições a raposa está mantendo uma temperatura corpórea aproximadamente 110°C acima da temperatura do ar. Aves árticas são igualmente impressionantes. O gaio cinza do ártico tem temperatura crítica inferior abaixo de 0°C em ar parado e pode suportar -60°C com um aumento de 150 por cento em sua taxa metabólica. A gai-vota ártica, assim como a raposa-do-ártico, têm temperatura crítica inferior próxima de -40°C e pode suportar -70°C com um modesto aumento de metabolismo.

A vida aquática nas regiões frias adiciona mais um fator de estresse para os endotérmicos. Por causa da alta capaci-



▲ **Figura 22-3** Valores de isolamento da pelagem dos mamíferos do Ártico. No ar (círculos escuros), o isolamento é proporcional ao comprimento do pêlo. Pelagem de animais tropicais (x) apresentam, aproximadamente, os mesmos valores de isolamento que as dos mamíferos árticos com pelos curtos, mas animais tropicais de pelos longos, tais como as preguiças, tem menos isolamento do que os mamíferos árticos com pelos do mesmo comprimento. A imersão na água reduz bastante o valor de isolamento do pêlo, mesmo para os mamíferos semi-aquáticos, tais como o castor e o urso polar (círculos claros).



▲ **Figura 22-4** Temperaturas críticas mais baixas para as aves e os mamíferos. Linhas cheias, aves e mamíferos do Ártico; linhas pontilhadas, aves e mamíferos dos trópicos. A taxa metabólica basal para cada espécie é considerada como sendo de 100 unidades, para facilitar a comparação entre as espécies. O limite inferior da zona de termoneutralidade é a interseção da taxa metabólica basal (linha horizontal) e o aumento da taxa metabólica na zona de termogênese química. Os declives das linhas mostram como rapidamente aumenta a produção de calor metabólico assim que a temperatura ambiente cai. As linhas para os animais tropicais são mais íngremes do que para os animais árticos.

dade e condutividade térmicas da água, um animal aquático pode perder calor a uma taxa de 50 a 100 vezes maior do que seria a taxa se o mesmo animal estivesse se locomovendo, à mesma velocidade, no ar. Mesmo uma quantidade pequena de água é um escoadouro infinito de calor para um endotérmico; toda a matéria que constitui seu corpo poderia ser convertida em calor sem conseguir elevar significativamente a temperatura da água. O que fazem então os endotérmicos para viabilizar a própria existência em ambientes tão adversos?

Pêlos e penas podem proporcionar esplêndido isolamento térmico aos endotérmicos terrestres e às espécies semi-aquáticas que são capazes de sair da água e secar-se fora. Coberturas externas, no entanto, são de valor limitado para animais inteiramente aquáticos; quando o ar armazenado entre os pelos ou penas é substituído por água e a maior parte da capacidade de isolamento térmico se perde. O isolamento térmico do pêlo do castor e do urso polar chega a quase zero quando inteiramente molhado (veja Figura 22-3). Na água, a gordura é um isolante térmico bem mais eficiente do que o pêlo e mamíferos inteiramente aquáticos possuem espessas camadas da mesma. Esta gordura forma a principal camada de isolamento térmico; a temperatura da pele é aproximadamente idêntica à temperatura da água, e existe um gradiente abrupto através da camada de gordura, de modo que a superfície interna da mesma fica a igual temperatura do interior do corpo do animal.

O isolamento térmico proporcionado pela camada de gordura é tão eficiente que pinipédios e cetáceos precisam de mecanismos especiais de dissipação de calor a fim de evitar superaquecimento quando empreendem atividades muito vigorosas, ou se arriscam em águas quentes ou na terra firme. Essa dissipação de calor é conseguida por meio de desvios do sangue para redes capilares na pele exterior à camada de gordura e para o interior de membranas interdigitais, que não são revestidas por gordura. A perfusão seletiva dessas redes capilares permite que uma foca ou toninha ajuste suas perdas de calor para compensar está produção de calor. Quando necessário conservar energia, um sistema de contracorrente de calor nos vasos que suprem essas membranas entra em operação; quando é preciso drenar o excesso de calor o sangue é desviado do sistema de contracorrente para as veias superficiais.

A eficácia do isolamento térmico dos mamíferos marinhos é ilustrada graficamente pelos problemas enfrentados pela foca-peluda do norte (*Callorhinus ursinus*) durante seu período de acasalamento. Estas focas são animais grandes; os machos chegam a ultrapassar 250 quilogramas de massa corporal. De modo diferente da maioria dos pinipédios, as focas-peludas têm um revestimento denso de pêlos que provavelmente nunca chegam a ficar totalmente molhados, além também de uma camada de gordura. São habitantes do Pacífico Norte. Durante a maior parte do ano são animais pelágicos, mas durante o verão acasalam-se nas Ilhas Pribilof, no mar de Bering, ao norte das Ilhas Aleutas. Os ma-

chos das focas peludas reúnem haréns de fêmeas nas praias. Eles tentam evitar que elas se percam ou fujam, ou busquem outros machos, além de copular com as que se mostrem dispostas a isto.

George Bartholomew e seus colaboradores estudaram o comportamento e termorregulação das focas peludas (Bartholomew e Wilke 1956). Os verões nas Ilhas Pribilof (que ficam a cerca de 57°N de latitude) caracterizam-se por tempo constantemente nublado e temperaturas do ar que atingem apenas 10°C durante o dia. Aparentemente essas condições encontram-se próximas dos limites mais altos que as focas conseguem tolerar. Praticamente, qualquer atividade em terra faz com que fiquem ofegantes e levantem seus membros posteriores (que têm glândulas sudoríparas em número abundante), balançando-os ao vento. Se o sol surge entre as nuvens a atividade diminui bruscamente – as fêmeas param de se locomover, os machos reduzem as atividades de guarda do harém e de copulação, e as focas adultas arquejam e abanam os membros posteriores. Se a temperatura do ar eleva-se a mais ou menos 12°C, as fêmeas, que nunca defendem seus territórios, começam a dirigir-se para a água. Atividade forçada em terra pode produzir superaquecimento letal.

Na época desse estudo, caçadores de focas reuniam os machos sem companheiras na área situada na porção de terra por trás dos haréns, preparando-se para matá-los e retirar-lhes as peles. Bartholomew registrou um movimento que teve lugar ao amanhecer de um dia ensolarado, quando a temperatura subiu inicialmente de 8,6°C atingindo 10,4°C: em 90 minutos as focas foram conduzidas por cerca de um quilômetro, com pausas freqüentes para descanso.

*As focas estavam muito ofegantes e paravam freqüentemente para abanar os membros posteriores no ar antes de terem sido tangidas cerca de 150 jardas distante da superfície rochosa. Quando o percurso tinha sido completado pela metade, a maioria das focas parecia demasiadamente cansada, e um ou outro animal perdia o contato com os bandos (grupos de focas). Nas últimas 200 jardas do percurso e nos locais de matança foram encontradas 16 carcaças (animais que morreram prostrados pelo calor) e ainda numerosos outros prostrados pelo superaquecimento.*

A temperatura corporal média dos animais que morreram prostrados pelo calor neste deslocamento era de 42,2°C, o que significa 4,5°C acima dos 37,7°C que é a média da temperatura corporal de adultos não sujeitos ao estresse térmico.

As focas-peludas conseguem suportar na água temperaturas um pouco mais altas do que as que suportam ao ar livre devido à maior condutibilidade de calor da água, mas não são capazes de penetrar em mares mais quentes. Os

adultos machos de focas-peludas aparentemente permanecem no mar de Bering durante sua estação pelágica. Os machos jovens e as fêmeas migram para o Pacífico Norte, mas não são encontrados em águas com temperaturas superiores a 14-15°C, sendo mais abundantes em águas a 11°C. Sua dificuldade para regular a temperatura corporal por períodos de atividade sustentada, somada a uma sensibilidade a níveis mesmo baixos de radiação solar e a temperaturas moderadas do ar, provavelmente limitam seu espaço possível de reprodução, bem como suas movimentações durante os períodos pelágicos. Os verões nas Pribilof raramente são suficientemente frios para que as focas reproduzam-se aí. Um aumento na temperatura do verão, associada ao aquecimento global pode levar as focas para outras áreas de reprodução diferentes das tradicionais.

## 22.4 Migração para Evitar Condições Adversas

Todo meio ambiente possui aspectos desfavoráveis para algumas espécies e essas condições desfavoráveis frequentemente são sazonais, especialmente em latitudes distantes do equador. A causa principal das migrações geralmente está relacionada com mudanças sazonais de fatores climáticos, tais como temperatura e índice pluviométrico. Mas não se deve esquecer que essas condições influenciam também o suprimento de comida e a ocorrência de circunstâncias adequadas para a reprodução.

Migrações de longa distância são mais convenientes para aves e animais marinhos do que para espécies terrestres, em parte porque as barreiras geográficas praticamente não são um problema e em parte porque o custo de energia para o transporte é menor quando se trata de nadar e voar do que o andar dos mamíferos. Podemos considerar os custos e benefícios da migração observando dois tipos de animais que representam os extremos das medidas de tamanho corporal. As baleias estão entre os maiores animais que já existiram, enquanto os beija-flores são um dos menores vertebrados endotérmicos, ainda assim, tanto baleias como beija-flores migram.

### Baleias

O ciclo anual de eventos na vida das grandes baleias-de-barbatana é particularmente instrutivo para demonstrar como a migração está relacionada com o uso de energia e correlacionada com a reprodução dos maiores de todos os animais. A maior parte das baleias passa o verão em águas polares ou subpolares tanto do Hemisfério Norte como do Hemisfério Sul, onde se alimentam do “krill” ou de outros crustáceos, abundantes nessas águas frias e produtivas. Durante três ou quatro meses do ano uma baleia consome uma vasta quantidade de alimento que é convertida em energia estocada sob a forma de gordura subcutânea e outros tipos de gordura. No decorrer desse período de tempo as baleias grávidas nutrem

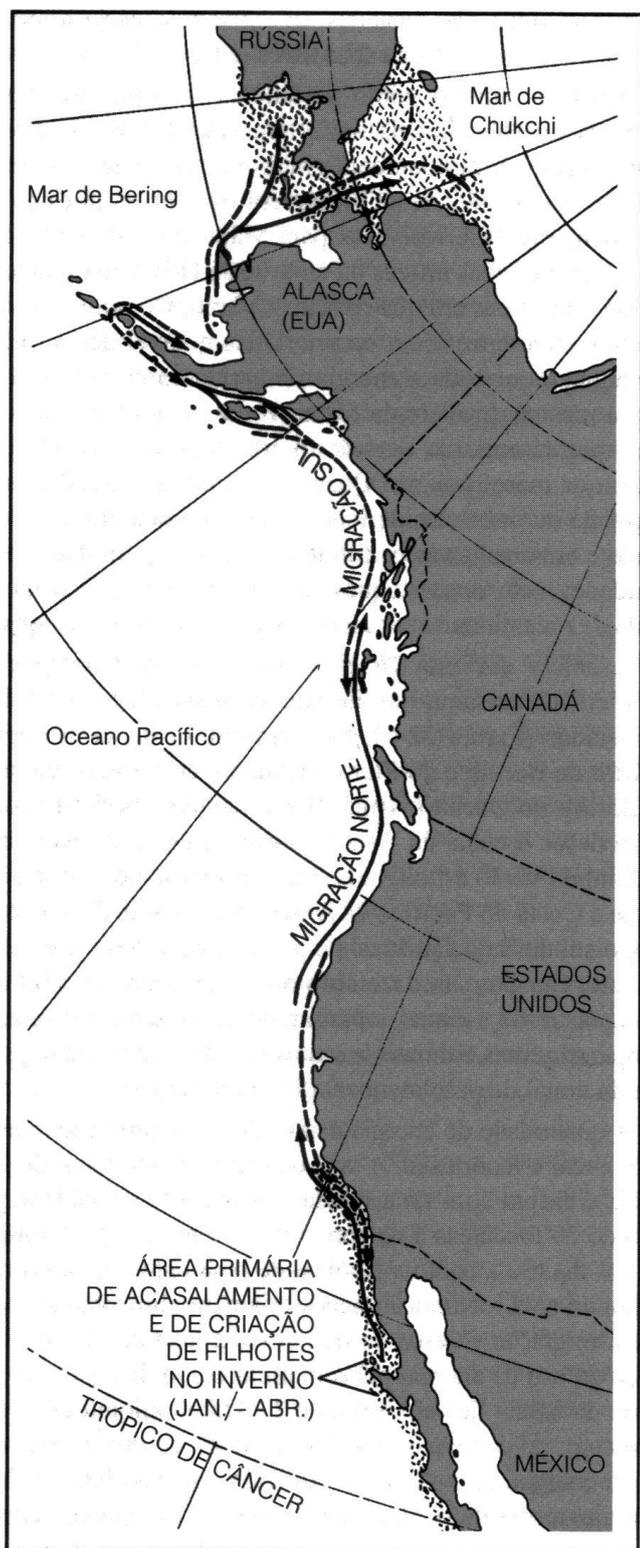
suas crias ainda não nascidas, que podem crescer a até um terço do comprimento de suas mães antes do parto.

Perto do fim do verão as baleias migram para águas tropicais ou subtropicais onde têm seus filhos. As jovens baleias crescem rapidamente graças ao rico leite proporcionado por suas mães, e na primavera os filhotes já estão suficientemente desenvolvidos para viajar com suas mães de volta para as águas árticas ou antárticas. Desmamam quando chegam nas áreas em que passam o verão. Do ponto de vista bioenergético e trófico a característica notável dessa migração anual é que toda a energia requerida como combustível para a mesma, provém da forma voraz de alimentar-se e da conseqüente engorda durante os três ou quatro meses passados nos mares polares. Quase não se alimentam durante a migração ou durante o período do inverno quando estão cuidando e amamentando os filhotes. A energia para todas essas atividades vem dos estoques de gordura acumulada na camada de revestimento térmico e em outras partes do corpo.

A baleia cinzenta (*Eschrichtius robustus*) do Oceano Pacífico realiza uma das migrações mais longas e melhor conhecidas (Figura 22-5). No verão alimenta-se nas águas do Mar de Bering e do Mar de Chukchi ao norte do Estreito de Bering no Oceano Ártico. Uma pequena parte da população desce a costa da Ásia em direção às águas da Coréia no final do verão ártico, mas a maioria das baleias cinzentas segue a Costa do Pacífico da América do Norte, deslocam-se para o sul da Baja Califórnia e partes adjacentes do oeste do México. Chegam em dezembro ou janeiro, têm seus filhotes em águas rasas e claras, e partem de novo rumo ao norte em março. Algumas baleias cinzentas fazem uma viagem de ida e volta anual de pelo menos 9 000 quilômetros.

A quantidade de energia despendida por uma baleia neste ciclo anual é fenomenal. A taxa de metabolismo basal de uma baleia cinzenta com uma massa corporal não incluída a gordura de 50 toneladas é de aproximadamente 979.000 kilojoules por dia. Se a taxa metabólica de uma baleia livre no mar, incluindo-se a locomoção necessária para alimentar-se e efetuar a migração é cerca de três vezes a taxa basal (um nível típico de uso de energia pelos mamíferos), o dispêndio médio diário da baleia fica em torno de 2.937.000 kilojoules. A gordura corporal contém 38.500 kJ/kg, de modo que o gasto diário de energia de uma baleia equivale a metabolizar mais de 76 quilogramas de gordura (da camada de isolamento térmico ou outras) por dia. Supondo-se um conteúdo energético de 20.000 kJ por “krill”, e 50 por cento de eficiência na conversão da quantidade bruta de alimentos ingeridos em energia biologicamente utilizável, a energia requerida para existir equivale a uma ingestão diária de 294 quilogramas de alimento.

Além disso, para atender suas necessidades energéticas diárias, uma baleia quando em sua zona de alimentação precisa acumular estoque de revestimento térmico gorduroso. Para viver 245 dias sem comer a baleia precisa metabolizar um mínimo de 18.375 quilogramas de gordura. Para acumular



▲Figura 22-5 Rota migratória da baleia cinza entre o Círculo Ártico e a Baja Califórnia.

essa quantidade de gordura durante os 120 dias de alimentação ativa nas águas do Ártico, a uma taxa de eficiência de conversão de 50 por cento, é necessário o consumo de 70.438 quilogramas de “krill”, ou 586 quilogramas por dia. A ingestão total

diária de alimento na zona de alimentação necessária para atender a necessidade metabólica diária de uma baleia mais a estocagem de energia para o período migratório não pode ser menor que  $294 + 586 = 880$  quilogramas de “krill” por dia.

Essa é uma estimativa mínima para as fêmeas, pois os cálculos não incluem os custos energéticos para o desenvolvimento do feto nem para a produção de leite. Tampouco incluem o custo de transportar 20 toneladas de gordura pelo mar afora. Mas uma baleia grande pode realizar todo esse trabalho e até mais sem consumir toda sua cobertura isolante térmica gordurosa, porque cerca da metade da massa corpórea total de uma baleia de grandes dimensões consiste nessa cobertura isolante e outros depósitos de gordura existentes no corpo.

Por que uma baleia cinzenta gasta toda essa energia para migrar? O adulto é muito grande e muito bem isolado termicamente para nunca não ser perturbado pelas águas geladas do Ártico, que não variam mais de  $0^{\circ}\text{C}$ , de inverno a verão. Parece estranho uma baleia adulta abandonar uma fonte abundante de alimento e sair numa viagem longa, difícil e em jejum quase total, para ir para águas quentes que lhe podem causar superaquecimento desgastante. Provavelmente a vantagem é em favor do filhote, que, embora relativamente grande, não tem ainda uma cobertura isolante térmica suficiente. Se a baleia bebê nascesse nas águas geladas do norte, provavelmente teria de usar uma porção grande da ingestão de energia (leite produzido a partir da gordura estocada de sua mãe) para gerar calor metabólico no sentido de regular sua temperatura corporal. Essa energia poderia de outra forma ser usada para acelerar seu crescimento. Parece ser mais eficiente e talvez energeticamente mais eficaz para a baleia-mãe migrar milhares de quilômetros rumo a águas quentes, para dar à luz e nutrir seu filhote em um ambiente onde a baleia-bebê pode investir a maior parte da energia que ingere na aceleração de seu crescimento.

### Beija-flores

No extremo oposto da escala dos tamanhos, os beija-flores são os menores endotérmicos que migram. Os ornitólogos por muito tempo ficaram intrigados com a habilidade que o beija-flor de garganta vermelha (*Archilochus colubris*), pesando apenas 3,5 a 4,5 gramas, tem para fazer um vôo ininterrupto de 800 quilômetros enquanto migra atravessando o Golfo do México, da Califórnia até a Península de Yucatan.

Como a maioria das aves migratórias, o beija-flor de garganta vermelha estoca gordura corporal e subcutânea, alimentando-se fartamente antes da migração. Um beija-flor com uma massa magra de 2,5 gramas pode acumular 2 gramas de gordura. Medições do consumo de energia de um beija-flor pairando no ar numa câmara com respirômetro em um laboratório indicam um consumo de energia de 2,89 a 3,10 kilojoules por hora. Pairar no ar é energeticamente mais

dispendioso do que voar para frente, de modo que esses valores representam a energia máxima usada em um vôo migratório. Mesmo assim, 2 gramas de gordura produzem energia suficiente para durar de 24 a 26 horas de vôos sem paradas. Os beija-flores voam a cerca de 40 quilômetros por hora, de modo que cruzar o Golfo do México requer cerca de 20 horas. Deste modo, começando com um estoque completo de gordura, estão com energia suficiente para a travessia, com uma reserva para contingências inesperadas, tais como um vento contrário que retarde seu avanço. Na verdade, a maioria das aves migratória aguarda por condições atmosféricas que irão gerar ventos a favor antes de começarem vôos migratórios, reduzindo com isso o custo de energia da migração.

## 22.5 Torpor como Resposta a Temperaturas Baixas e Limitação de Alimento

Destacamos o custo da alta energia da endotermia, pois a necessidade de coletar e processar alimento suficiente para suprir essa energia é um fator central na vida de muitos endotérmicos. Em situações extremas as condições ambientais podem combinar-se, superando a habilidade de um endotérmico pequeno de processar e transformar energia química suficiente para manter uma temperatura corporal alta durante certas fases críticas de sua vida. Para aves de hábitos diurnos, longas noites de frio durante as quais não há acesso a alimento podem ser fatais, principalmente se a ave não conseguiu completar sua alimentação durante o dia. As temporadas de inverno gelado em geral apresentam um duplo problema para endotérmicos que não migram – a necessidade de manter alta a temperatura corporal quando as temperaturas do ambiente são baixas e a escassez sazonal de energia provida por alimentos. Como resposta a esses problemas, algumas aves e mamíferos possuem mecanismos que lhes permitem evitar os custos energéticos de manutenção de uma temperatura corporal elevada sob circunstâncias desfavoráveis, entrando em um estado de torpor (hipotermia adaptativa). Ao entrar em torpor um endotérmico está renunciando a muitas das vantagens da endotermia, mas em troca faz uma enorme economia tanto de energia como de água. É assim que endotérmicos entram em torpor apenas quando teriam de enfrentar diminuições críticas de energia ou de água se permanecessem à temperatura corporal normal.

### Ajustes Fisiológicos Durante o Torpor

Quando um endotérmico fica entorpecido ocorrem mudanças profundas em diversas funções fisiológicas. Embora as temperaturas corporais possam cair bem baixo durante o torpor, a regulação da temperatura não cessa inteiramente. Em **torpor profundo** a temperatura corporal de um animal cai para 1°C ou menos em relação à temperatura ambiente, sendo que em alguns casos (morcegos, p. ex.) é possível

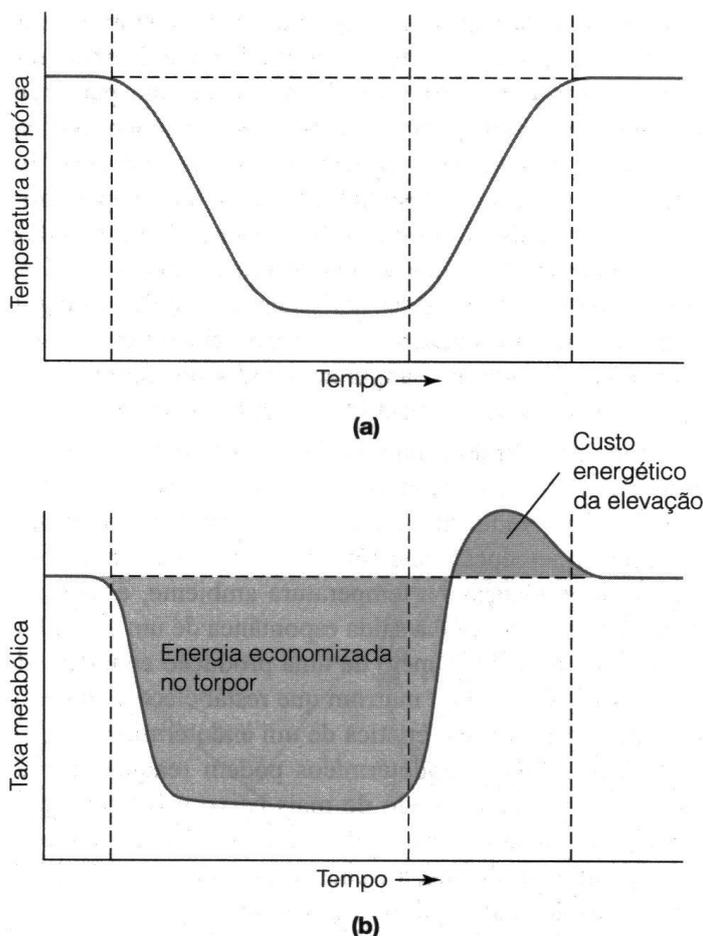
conseguir uma sobrevivência ampliada a temperaturas corporais que ficam logo abaixo do ponto de congelamento dos tecidos. Os esquilos terrestres do Ártico de fato permitem que a temperatura de partes de seus corpos se super-resfriem a -2,9°C. O metabolismo oxidativo e o uso de energia reduzem-se a apenas a vigésima parte da taxa a temperaturas corpóreas normais. A respiração fica lenta e a taxa global da mesma pode ser de menos de uma inspiração por minuto. As taxas cardíacas são reduzidas drasticamente e o fluxo sanguíneo para os tecidos periféricos é virtualmente interrompido, assim como a corrente sanguínea caudal ao diafragma. A maior parte do sangue é mantida no centro do corpo.

O torpor profundo é uma condição comatosa, muito mais profunda do que o sono mais profundo. As respostas motoras voluntárias reduzem-se a mudanças posturais morosas, mas a senso-percepção de estímulos auditivos e tácteis, bem como a de mudanças na temperatura ambiente, é mantida. Mais dramático talvez é a saída espontânea de um animal da condição de torpor por meio de uma produção endógena de calor a partir de gordura marrom que restabelece a alta temperatura corpórea característica de um endotérmico normalmente ativo. Alguns endotérmicos podem reaquecer-se às suas próprias custas, saindo do mais baixo nível de torpor; outros precisam aquecer passivamente junto com o aumento da temperatura ambiente, até chegar a um determinado patamar a partir do qual inicia-se o despertar.

Existem diferentes graus de torpor, desde os mais profundos estados de hipotermia até os níveis inferiores de temperatura corpórea suportados por endotérmicos durante os seus ciclos diários de atividade e de sono. Quase todos os mamíferos e aves, especialmente os que têm massa corporal menor do que 1 quilograma, passam por **ciclos circadianos de temperatura**. Estes ciclos variam de 1 a 5°C ou mais, entre a temperatura média superior característica da fase ativa do ciclo diurno, e a temperatura média inferior característica do sono ou repouso. Aves pequenas (“sunbirds”, beija-flores, “chickadees”) e mamíferos de pequeno porte (especialmente morcegos e roedores) podem ter em suas temperaturas corporais durante os períodos de inatividade, uma queda de 8 a 15°C abaixo da temperatura regulada para a fase ativa. Mesmo uma ave grande como o abutre (cerca de 2,2 quilogramas), baixa regularmente sua temperatura corporal durante a noite. Quando todos estes diferentes padrões endotérmicos são considerados em seu conjunto, não se pode ter de fato uma distinção clara entre o torpor e o ciclo diurno básico da temperatura corporal que caracteriza a maioria dos endotérmicos de porte pequeno ou médio.

### Tamanho do Corpo e Ocorrência do Torpor

Encontram-se espécies de endotérmicos capazes de torpor profundo em numerosos grupos de aves e mamíferos. O equidna, o ornitorrinco e numerosas outras espécies de



**Figura 21-6** Alterações da temperatura corpórea e da taxa metabólica durante o torpor. Uma queda na taxa metabólica (apresentada na parte b) precede uma queda da temperatura corpórea (parte a) até um novo ponto de equilíbrio. Um aumento do metabolismo produz o calor necessário para o retorno às temperaturas corpóreas normais; a taxa metabólica, durante o crescimento, ultrapassa por pouco a taxa de descanso.

marsupiais apresentam padrões de hipotermia. Mas o fenômeno é mais diversificado entre os eutérios, particularmente entre morcegos e roedores. Certos tipos de hipotermia têm sido também descritos em alguns insetívoros, em particular no ouriço, alguns primatas e certos edentados. O torpor profundo, diferente da noção que popularmente se tem, não ocorre nos ursos, embora alguns deles permaneçam cavernas e mantenham-se inativos por longos períodos. Entre as aves o torpor ocorre em alguns curiangos ou “nightjars”, em beija-flores, andorinhões, “mousebirds” e alguns pássaros (“sun-birds”, andorinhas, “chickadees” e outros). Outras espécies apresentam hipotermia de intensidades variáveis em repouso ou durante o sono, mas não entram em um estado semi-comatoso ou de torpor profundo.

Os maiores mamíferos que entram em torpor profundo são marmotas, que pesam cerca de 5 quilogramas, sendo que torpor e tamanho do corpo estão intimamente relacionados. O torpor não é tão vantajoso para um animal grande como o é para um pequeno. Em primeiro lugar, o custo energético de

manutenção de temperaturas corporais altas é relativamente maior para um animal pequeno do que para um grande e, por conseqüência, um animal pequeno tem mais a ganhar entrando em torpor. Em segundo lugar, um animal grande leva mais tempo para esfriar do que um animal pequeno, portanto não abaixa sua taxa metabólica tão rapidamente.

Além do mais, os animais grandes possuem mais tecido corpóreo para ser reaquecido quando em processo de despertar, e seus custos de despertar são correspondentemente maiores do que os dos animais pequenos. Um endotérmico pesando algumas gramas, como pequeno morcego marrom ou um beija-flor, consegue reaquecer-se para sair do torpor a uma taxa de cerca de  $1^{\circ}\text{C}$  por minuto e já estar completamente ativo dentro de 30 minutos ou menos, dependendo da intensidade da hipotermia. Um hamster de 100 gramas requer mais de 2 horas para despertar, e a marmota leva muitas horas. Entrar em torpor leva mais tempo do que o despertar dele. Conseqüentemente entrar diariamente em torpor é viável apenas para endotérmicos pequenos; não haveria tempo suficiente para um animal grande entrar e sair do torpor num período de 24 horas. Além disso, a energia necessária para aquecer completamente uma massa grande é enorme. Um beija-flor de 4 gramas precisa de apenas 0,48 kilojoule para elevar sua temperatura corporal de  $10$  para  $40^{\circ}\text{C}$ . Isto constitui  $1/85$  do gasto total diário de energia de um beija-flor ativo num ambiente silvestre. Em contraste, um urso de 200 quilogramas precisaria de 18.000 kilojoules para re-aquecer de  $10$  para  $37^{\circ}\text{C}$ , o equivalente ao gasto de energia de todo um dia. O menor potencial de economia e o custo maior para re-aquecer torna o torpor diário impraticável, a não ser endotérmicos pequenos.

Endotérmicos de médio porte não estão inteiramente excluídos da economia de energia proporcionada pelo torpor, mas este deve persistir por um período de tempo mais longo para que se economize de fato. Por exemplo, esquilos de solo e marmotas entram em torpor prolongado durante a **hibernação**, no inverno, quando o alimento é escasso. Passam muitos dias com temperaturas corporais bem baixas (por volta de  $5^{\circ}\text{C}$ ), então acordam por um certo tempo antes de ficarem entorpecidos novamente. Endotérmicos ainda maiores teriam custos energéticos tão grandes para acordar (e levaria tanto tempo para que se re-aquecerem) que o torpor não seria eficiente em termos de custo para eles nem mesmo que perdurasse por toda uma estação. A letargia dos ursos no inverno, por exemplo, baixa a temperatura corporal em apenas  $5^{\circ}\text{C}$  em comparação com os níveis normais, e a taxa metabólica diminui mais ou menos 50 por cento. Essa pequena redução na temperatura corporal, em combinação com os grandes estoques de gordura que os ursos acumulam antes de recolherem-se a suas cavernas hibernais, é suficiente para conseguirem passar o inverno.

### Aspectos Energéticos do Torpor Diário

Os estudos a respeito do torpor diário em aves têm enfatizado a flexibilidade da resposta em relação ao estresse ener-

gético enfrentado pelas aves consideradas individualmente. O trabalho de Susan Chaplin com “chickadees” fornece um exemplo (Chaplin 1974). Essas pequenas (10 a 12 gramas) aves passeriformes habitam durante o inverno latitudes Norte onde passam regularmente pela experiência de viverem a temperaturas ambientes que não sobem acima da temperatura de congelamento por dias ou semanas (Figura 22-7).

Chaplin descobriu que no inverno os “chickadees” dos arredores de Ithaca, New York, deixam suas temperaturas corpóreas caírem do nível normal de 40 a 42°C, mantido durante o dia, para 29 a 30°C durante a noite. Esta redução na temperatura corporal permite uma redução de 30 por cento no consumo de energia. Os “chickadees” contam primariamente com os estoques de gordura que acumularam ao alimentar-se no decorrer do dia para suprirem a energia necessária para permitir-lhes atravessar a noite que vem a seguir. Desta forma, a energia que lhes fica disponível e a energia usada durante a noite pode ser estimada por meio de medições de gordura, feitas quando vão empoleirar-se ao entardecer e de manhã quando retomam a atividade. Chaplin encontrou ao fim da tarde “chickadees” com de 0,80 grama de gordura em média. Pela manhã o estoque de gordura havia diminuído para 0,24 grama. A gordura metabolizada durante a noite (0,56 grama por ave) corresponde à taxa metabólica esperada para uma ave que tenha tido sua temperatura corporal rebaixada para 30°C.

Os cálculos de Chaplin mostram que esse torpor é necessário para os pássaros poderem sobreviver à noite. Seriam necessários 0,92 grama de gordura por ave para manter a temperatura a 40°C durante a noite toda. O que é mais do que as aves possuem quando vão para o poleiro ao entardecer. Se não entrassem em torpor morreriam de fome antes do ama-

nhecer. Mesmo com o torpor elas consomem 70 por cento de sua reserva de gordura em uma noite. Não têm um suprimento de energia ao nascer do sol, e os “chickadees” estão entre os primeiros pássaros a iniciar a coleta de alimento ao amanhecer o dia. Coletam alimentos inclusive quando o tempo é tão adverso que outros pássaros, que não se encontram em situação tão precária em seus balanços de energia, permanecem nos poleiros. Os “chickadees” têm de refazer seus estoques de gordura dia após dia se quiserem sobreviver à noite seguinte.

Também os beija-flores podem depender da energia do néctar que recolhem durante o dia para sustentá-los vivos durante a noite seguinte. Essa aves tão pequenas (3 a 10 gramas) têm gastos energéticos extremamente altos e não obstante são encontrados durante o verão em latitudes muito ao norte, e também em altitudes muito elevadas. Um exemplo da labilidade do torpor em beija-flores consta nos estudos de nidificação do beija-flor-de-cauda-larga, a uma altitude de 2900 metros, perto de Gothic, Colorado (Calder e Booster 1973). As temperaturas ambientes caem perto do ponto de congelamento à noite e os beija-flores entram em torpor quando a energia começa a ficar limitante. Calder e Booster conseguiram monitorar as temperaturas de aves nos ninhos colocando uma imitação de ovo contendo um medidor de temperatura dentro do ninho. Os registros das temperaturas mostraram que os beija-flores quando estão incubando ovos normalmente não entram em torpor à noite. A redução da temperatura do ovo resultante do fato das aves que os estão incubando entrarem em torpor não danifica os ovos, mas retarda o desenvolvimento e atrasa o fim do choco. É de se presumir que existam vantagens em que o fim a incubação dos ovos se dê o mais rápido possível. Como resultado, os beija-flores que estão em fase de reprodução gastam energia



◀Figura 22-7 O “chickadee black-capped”, *Parus atricapillus*.

para aquecerem-se a si mesmos e aos seus ovos no decorrer de toda a noite, supondo-se que disponham dos estoques necessários de energia para manter as altas taxas metabólicas requeridas para tanto.

Em certos dias o mau tempo interferia na coleta de alimentos pelas aves-pais, de modo que estas aparentemente começavam a noite com suprimentos de energia insuficientes para manter as temperaturas normais dos corpos. Quando isto acontecia, os beija-flores no choco entravam em torpor durante parte da noite. Uma ave que tinha tido uma redução de 12 por cento no tempo de coleta de alimentos durante o dia, ficou em torpor por 2 horas, e um outro, que perdera 21 por cento do alimento coletado, passou 3 horas e meia em torpor. Por isso pode-se considerar o torpor como uma resposta flexível que concilia os estoques de energia de uma ave com as condições ambientais e exigências biológicas, tais como as que se fazem presentes quando da incubação de ovos.

### Aspectos Energéticos do Torpor Prolongado

Hibernação é um método eficiente de conservação de energia durante invernos prolongados, mas os animais que hibernam não permanecem o inverno inteiro a temperaturas corpóreas baixas. É normal que despertem periodicamente e essas ocorrências consomem uma grande porção da quantidade total de energia usada por mamíferos em hibernação. Um exemplo da magnitude do custo energético do despertar encontra-se no estudo de Lawrence Wang sobre o esquilo de solo de Richardson (*Spermophilus richardsonii*, Figura 22-8) em Alberta, no Canadá (Wang 1978).

O período de tempo ativo para os esquilos de solo em Alberta é curto: emergem da hibernação em meados de março, sendo que os esquilos adultos entram de novo em hiberna-



▲ **Figura 22-8** O esquilo de solo de Richardson, *Spermophilus richardsonii*.

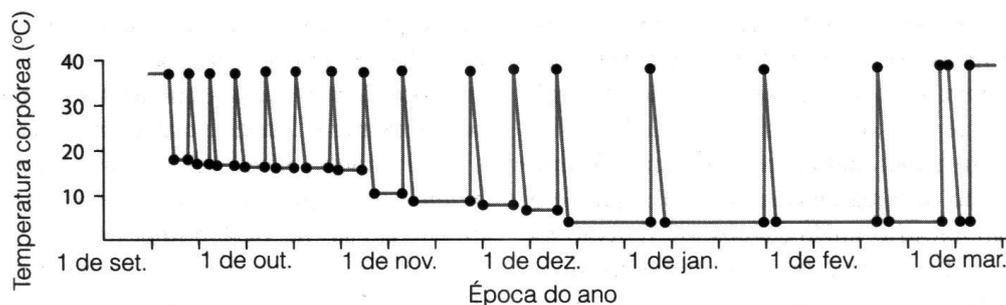
ção 4 meses depois, em meados de julho. Os esquilos adolescentes começam a hibernar em setembro. Quando ativos, os esquilos têm temperaturas corporais de 37 a 38°C, mas estas caem para 3 a 4°C quando entram em torpor.

A Figura 22-9 mostra as temperaturas corpóreas de um esquilo adolescente macho de setembro a março; períodos de torpor alternam-se com eventos de despertar ao longo de todo o inverno. A hibernação começou em meados de setembro, com episódios curtos de torpor seguidos por re-aquecimento. Por essa época, na toca, a temperatura era de cerca de 13°C. À medida que o inverno avançava e a temperatura caía na toca, os intervalos entre um despertar e outro se alongavam e a temperatura do animal em torpor declinava. No fim de dezembro a temperatura na toca caíra para 0°C e os períodos entre um despertar e outro eram de 14 a 19 dias. Ao fim de fevereiro, os períodos de torpor foram ficando mais curtos, e no começo de março o esquilo saiu da hibernação.

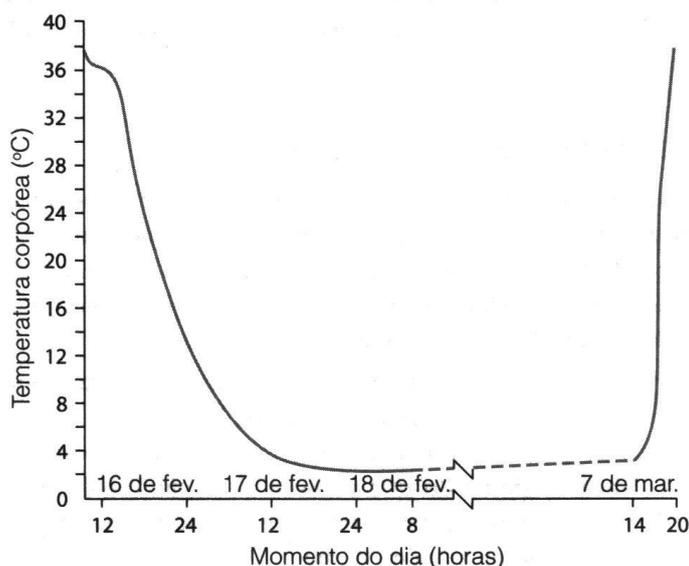
Um ciclo de torpor consiste em uma entrada no torpor, um período de torpor e um despertar (Figura 22-10). Neste exemplo a entrada no torpor começou um pouco depois do meio-dia de 16 de fevereiro, e 24 horas mais tarde a temperatura corporal estabilizou a 3°C. Esse período de torpor durou até o fim da tarde de 7 de março, quando o esquilo começou a acordar. Em três horas re-aqueceu-se de 3°C para 27°C. Manteve essa temperatura por 14 horas, e então começou a entrar em torpor de novo.

Esses períodos correspondentes ao despertar respondem pela maior parte da energia utilizada durante a hibernação (Tabela 22-1). O custo energético associado com o despertar inclui o custo de re-aquecimento da temperatura de hibernação até 37°C, o custo de manutenção de uma temperatura corporal a 37°C por diversas horas, e o metabolismo acima dos níveis de torpor durante o período de tempo em que a temperatura corporal leva para ir declinando até entrar em torpor novamente. Durante toda a estação de hibernação os gastos metabólicos associados a essas três fases do ciclo do torpor são responsáveis por 83 por cento em média do total da energia usada pelo esquilo.

Surpreendentemente, não temos uma compreensão clara do motivo porque um esquilo em hibernação passa por esses períodos de reativação que aumentam seus gastos totais de energia no inverno em cerca de cinco vezes. Esquilos não estocam alimentos em suas tocas, logo não usam os períodos em que estão despertos para comer. Eles urinam quanto despertos eliminando deste modo os resíduos metabólicos e essa pode ser uma razão por esse despertar e um certo espaço de tempo à alta temperatura do corpo pode ser necessário para executar atividades fisiológicas ou bioquímicas, tais como resintetizar glicogênio, redistribuição de íons, ou para sintetizar serotonina. O despertar pode também permitir ao animal que hiberna determinar quando as condições ambientais estão favoráveis para retornar à fase ativa. Seja qual for sua função, os intervalos em que ficam despertos devem ser importantes, pois o esquilo paga um preço energético muito alto por eles no decorrer de um período de extrema economia de energia.



▲ **Figura 22-9** Registro da temperatura corpórea durante uma temporada de torpor completa do esquilo de solo de Richardson.



▲ **Figura 22-10** Registro da temperatura corpórea durante um único ciclo de torpor para um esquilo de solo de Richardson.

## 22.6 Endotérmicos nos Desertos

As áreas secas e quentes trazem demandas fisiológicas mais severas para os endotérmicos do que as condições polares que já discutimos. Os endotérmicos enfrentam dois proble-

mas para regular a temperatura corporal em desertos quentes. A primeira resulta de uma reversão da relação normal de um animal com o ambiente. Na maioria dos ambientes a temperatura corporal de um endotérmico é superior à temperatura do ar. Nesta situação o fluxo de calor é do animal para o ambiente, e os mecanismos de termorregulação conseguem manter a temperatura corpórea estável equilibrando a produção de calor com as perdas. Ambientes muito frios apenas aumentam o gradiente entre a temperatura corporal do animal e a do ambiente. O exemplo das raposas-do-ártico com temperaturas críticas inferiores de  $-40^{\circ}\text{C}$  ilustra o sucesso que os endotérmicos obtiveram em prover-se de suficiente isolamento térmico para lidar com sucesso com os enormes gradientes entre as altas temperaturas do interior de seus corpos e as baixas temperaturas ambientais.

Num deserto quente o gradiente não aumenta: reverte-se. As temperaturas desérticas do ar podem atingir de  $40$  a  $50^{\circ}\text{C}$  durante o verão, sendo que a temperatura do solo pode passar de  $60$  ou  $70^{\circ}\text{C}$ . Em vez de perder calor para o ambiente, o animal fica constantemente absorvendo calor, e esse calor, além do calor metabólico, tem de alguma forma de ser dissipado para que a temperatura corporal do animal mantenha-se dentro da faixa de normalidade. Para um endotérmico, manter sua temperatura corporal  $10^{\circ}\text{C}$  abaixo da temperatura ambiente pode ser um desafio maior do que a manter  $100^{\circ}\text{C}$  acima.

**TABELA 22.1**

Uso de energia durante fases diferentes do ciclo de torpor dos esquilos de Richardson

Mês	Porcentagem da energia total por mês			
	Torpor	Aquecimento	Inter-torpor Homeotérmico	Reentrada
Julho	8,5	17,2	56,5	17,8
Setembro	19,2	15,2	49,9	15,7
Novembro	20,8	23,1	43,1	13,0
Janeiro	24,8	24,1	40,0	11,1
Março	3,3	14,0	76,4	6,3
Média por estação	16,6	19,0	51,6	12,8

Para tornar piores as coisas, água é escassa em desertos. Resfriamento por evaporação é o principal mecanismo que um endotérmico usa para reduzir sua temperatura corporal. A evaporação de água requer aproximadamente 2400 kJ/kg (o valor exato varia um pouco com a temperatura). Assim, a evaporação de um litro de água dissipa 2400 kilojoule, e o resfriamento por evaporação é um mecanismo eficiente na medida em que o animal disponha de um suprimento ilimitado de água. Num deserto quente, no entanto, onde o estresse térmico é máximo, água é uma mercadoria escassa; seu uso precisa ser cuidadosamente racionado. Há cálculos que mostram, por exemplo, que se um rato-canguru fosse arriscar-se a sair debaixo do sol do deserto, precisaria evaporar 13 por cento da água de seu corpo, por hora, para manter a temperatura corporal normal. A maior parte dos mamíferos morre quando perdem de 10 a 20 por cento da água de seus corpos, de modo que fica óbvio que sob condições desérticas o resfriamento por evaporação é de utilidade limitada, exceto como uma resposta de curto prazo a uma situação crítica.

Entretanto, diversos grupos de aves e de mamíferos habitam desertos. Os mecanismos que utilizam são complexos e envolvem combinações de ajustamentos ecológicos, comportamentais, morfológicos e fisiológicos, que atuam em conjunto para aumentar a eficiência do sistema como um todo. As estruturas ancestrais e as características fisiológicas de aves e mamíferos são notavelmente versáteis. Em muitos casos essas características sozinhas são tudo de que um animal precisa para confrontar condições que parecem extraordinariamente severas.

A estrutura e funcionalidade do rim mamaliano foram descritas no Capítulo 11 e a habilidade do rim produzir urina, que tem uma concentração osmótica várias vezes maior que a do sangue, é uma das chaves para o sucesso dos mamíferos no deserto. O nefro é a unidade funcional do rim no qual um ultrafiltrado do sangue é processado e compostos sanguíneos necessários retornam ao sangue e os resíduos nitrogenados são excretados formando a urina. A maioria dos mamíferos tem dois tipos de nefros; aquele com glomérulos corticais e alças renais (alça de Henle) curtas que não penetram no interior da medula renal, e aqueles com glomérulos justamedulares, que se aprofundam no interior do córtex renal, com alças renais longas que penetram até o limite das papilas das pirâmides renais. É claro que ao longo do seu comprimento as alças de Henle experimentam diferentes gradientes osmóticos. O fluxo do sangue nessas populações de nefros é controlado de modos independentes. Os glomérulos justamedulares são mais ativos na regulação da excreção da água, enquanto os glomérulos corticais estão envolvidos com a regulação de íons.

A forma e a função encontram-se intimamente relacionadas nos rins dos mamíferos. Uma medula espessa corresponde tanto a pirâmides renais como as alças renais (de Henle) compridas, gradientes osmóticos grandes e enorme capacidade de

concentração. As osmolaridades máximas da urina de mamíferos são proporcionadas pela espessura medular relativa de seus rins. Certos roedores do deserto têm pirâmides renais excepcionalmente longas e concentrações de urina que excedem a 7000 mmoles  $\cdot$  kg<sup>-1</sup>. (A espessura medular relativa do rim humano é de inexpressivos 3,0 e a concentração máxima da urina é apenas de 1430 mmoles  $\cdot$  kg<sup>-1</sup>.) A Figura 21-11 mostra uma forte correlação entre a espessura medular relativa e a concentração máxima da urina. Mas também se observa uma variação substancial, indicando que outros fatores anatômicos ou fisiológicos estão envolvidos. Para os mamíferos, considerados em grupo, a espessura medular relativa é responsável por 59 por cento da variação interespecífica na concentração máxima da urina (Beuchat 1990).

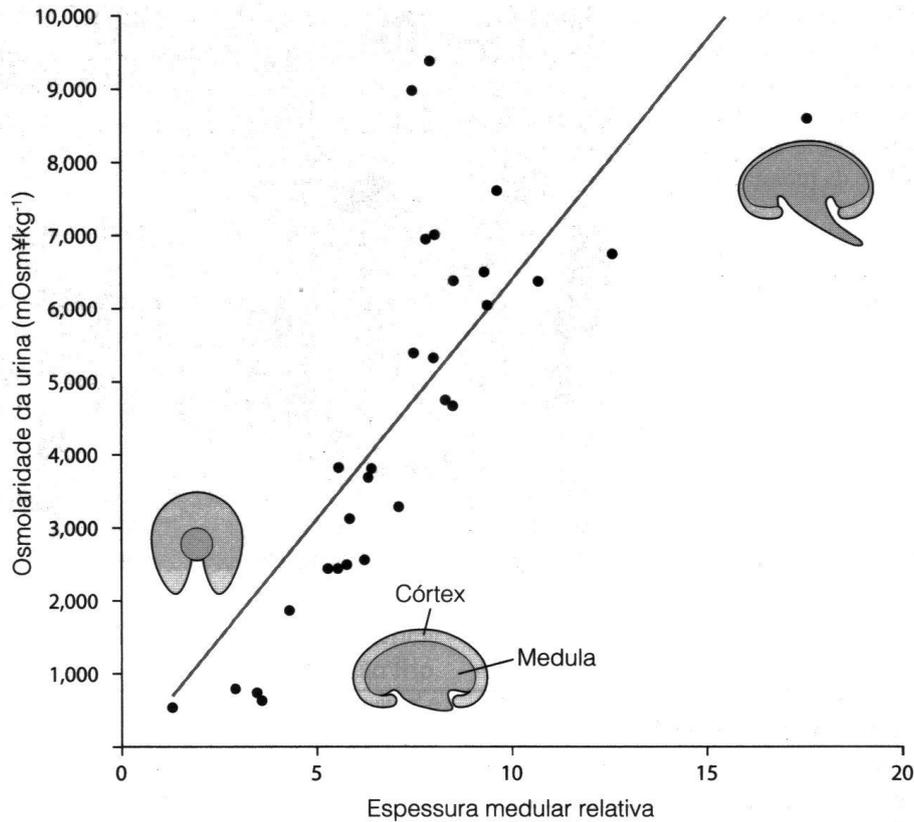
### Estratégias de Sobrevivência no Deserto

Desertos são ambientes severos, mas contêm um mosaico de micro-ambientes que os animais podem usar para encontrar as condições de que necessitam. Podemos ordenar em categorias três principais classes de respostas dos endotérmicos às condições desérticas, como veremos a seguir:

- Relaxamento da homeostase – Alguns endotérmicos conseguem relaxar os limites da homeostase. Sobrevivem em desertos por suportarem faixas de variação bem maiores do que as normais, quanto a algumas características, tais como, temperatura corpórea e conteúdo de água no corpo.
- Evitação – Alguns endotérmicos usam comportamentos para evitar as condições desérticas. Vivem em desertos, mas raramente expõem-se inteiramente aos rigores da vida desértica.
- Especializações – Mecanismos fisiológicos, tais como, o torpor como resposta a escassez de alimentos ou de água são usados por alguns organismos no deserto.

Essas categorias não são mutuamente exclusivas; muitos animais do deserto combinam elementos de todas as três respostas.

**Relaxamento da Homeostase – Mamíferos de Grande Porte em Desertos Quentes** Animais grandes, inclusive os humanos têm vantagens e desvantagens específicas na vida no deserto, que estão diretamente relacionadas com o tamanho do corpo. Um animal de grande porte não tem onde se abrigar das condições desérticas. É muito grande para fazer uma toca subterrânea, e são raros os desertos que têm vegetação suficiente para oferecer sombra suficiente para um animal que seja muito maior do que uma lebre. Por outro lado, tamanho corporal avantajado oferece algumas alternativas não disponíveis para animais menores. Animais grandes têm mais mobilidade e podem viajar grandes distâncias até encontrar alimento ou água, ao passo que animais



▲ **Figura 22-11** Relação da concentração máxima de urina com a espessura medular relativa para 29 espécies de roedores. Os desenhos ilustram os rins com suas espessuras medulares relativas.

pequenos podem estar limitados a áreas domiciliares próximas de suas tocas, que podem ter apenas alguns metros ou dezenas de metros de diâmetro.

Animais grandes podem ter uma relação superfície/massa pequena e serem bem isolados termicamente. Conseqüentemente, absorvem devagar o calor do ambiente. Uma massa corporal de grandes proporções dá ao animal uma inércia térmica grande, isto é, pode absorver uma quantidade grande de energia calórica antes que a temperatura de seu corpo atinja níveis perigosos.

O dromedário (*Camelus dromedarius*) é o animal grande clássico do deserto (Figura 22-12). Existem registros autênticos de jornadas superiores a 500 quilômetros, de duas ou três semanas de duração, ao longo das quais os camelos não tiveram nenhuma oportunidade de beber água. Os dromedários realizam suas viagens maiores no inverno e na primavera, quando a temperatura do ar e chuvas esparsas podem ter produzido vegetação fresca que lhes fornecem um pouco de alimento e água.

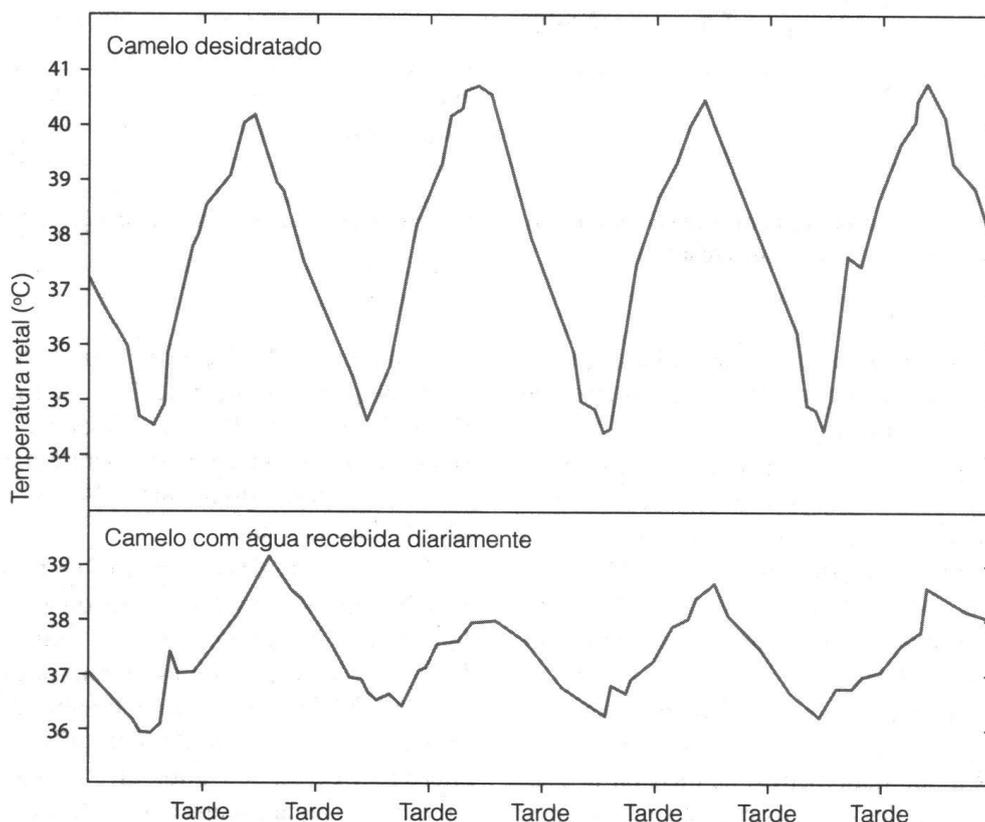
Os camelos são animais grandes – a massa corpórea de um dromedário é de 400 a 450 quilogramas para as fêmeas, e de até 500 quilogramas para machos. As adaptações do camelo à vida no deserto surgem na comparação do ciclo diário de temperatura corpórea num exemplar que receba água todos os dias com o de outro ao qual não se tenha sido fornecido água (Figura 22-13). O camelo que recebeu água

apresenta um ciclo diário de temperatura corpórea com variação pequena: mínima de 36°C de manhã cedo, e máxima de 39°C no meio da tarde. Quando um camelo fica sem tomar água, a variação da temperatura diária triplica. A temperatura corpórea pode cair a 34,5°C à noite e elevar-se a 40,5°C durante o dia.

O significado desse aumento na flutuação diária da temperatura corpórea pode ser avaliado em termos da quantidade de água que o camelo precisaria usar para evitar a elevação de 6°C por resfriamento evaporativo. Com um calor específico de 4,2 kJ/(kg • °C) um aumento de 6°C na temperatura corporal de um camelo de 500 quilogramas representa uma estocagem de 12.600 kilojoules de calor. A evaporação de um quilo de água dissipa aproximadamente 2.400 kilojoules. Desta forma um camelo teria de evaporar um pouco mais de 5 litros de água para manter estável a temperatura corporal durante o período da noite, e esta água ele pode conservar devido a hipertermia que pode tolerar durante o dia.

Além de economizar água, que não é usada para resfriamento por evaporação, o camelo beneficia-se da hipertermia por meio de redução do fluxo de energia do ar para seu corpo. Todo o tempo em que a temperatura corporal do camelo encontra-se abaixo da temperatura do ar, cria-se um gradiente que faz o animal absorver calor do ar. A uma temperatura corporal de 40,5°C a temperatura do camelo é

► **Figura 22-13** Dromedários. No calor diário, a maioria destes dromedários ficou com a face voltada para o Sol, a fim de reduzir a quantidade de radiação solar direta que eles recebem; e se pressionaram, uns aos outros, para reduzir o calor ganho por meio da convecção e da reradiação.



▲ **Figura 22-14** Ciclos diários de temperatura corpórea dos camelos. Um camelo desidratado (acima) relaxa seu controle da temperatura corpórea quando comparado a um camelo com um acesso diário à água (abaixo).

a mesma do ar pela maior parte do dia, e não ocorrem trocas de calor livres. De modo que o camelo economiza uma quantidade a mais de água ao eliminar o gradiente de temperatura entre seu corpo e o ar.

O efeito combinado dessas duas medições de perdas de água é ilustrado pelos dados registrados de um camelo

jovem (Tabela 22.2). Quando privado de água o camelo reduziu a perda evaporativa da que tinha no corpo em 64 por cento, cortando pela metade sua perda diária total de água.

Mecanismos comportamentais e a distribuição do pêlo na superfície do corpo ajudam camelos desidratados a reduzir suas cargas de calor. No verão os camelos têm pêlos

TABELA 22.2

Perda Diária de Água por um Camelo de 250 quilogramas

Condição	Perda de água (litros/dia) através de Diferentes Rotas			
	Fezes	Urina	Evaporação	Total
Bebendo diariamente (8 dias)	1,0	0,9	10,4	12,3
Sem beber (17 dias)	0,8	1,4	3,7	5,9

5 ou 6 centímetros mais longos nas costas e até 11 centímetros mais longos sobre a corcova. Na superfície ventral e nas pernas o pêlo tem somente 1,5 a 2 centímetros de comprimento. De manhã cedo os camelos deitam-se sobre superfícies que esfriaram durante a noite devido à radiação do calor para o ar noturno.

Dobram as pernas para debaixo do corpo, e a superfície ventral com pêlos curtos coloca-se em contato com o chão frio. Nessa posição um camelo expõe ao sol apenas suas costas e flancos, ambos bem protegidos por pêlos, e deixa suas pernas e ventre de pêlos curtos tocando a areia fria, o que pode ser capaz de dissipar uma certa quantidade de calor corporal. Os camelos podem se reunir em pequenos grupos e deitarem bem apertados uns contra os outros durante o dia inteiro. Passar um dia no deserto debaixo de sol, espremido entre dois camelos suados pode não ser uma idéia divertida para nós, mas nessa postura o camelo reduz seu ganho de calor porque mantém as áreas laterais de seu corpo em contato com as de outros camelos (ambos com mais ou menos os mesmos 40°C de temperatura) ao invés de permitir que a radiação solar faça subir a temperatura da superfície da pelagem para 70°C ou mais.

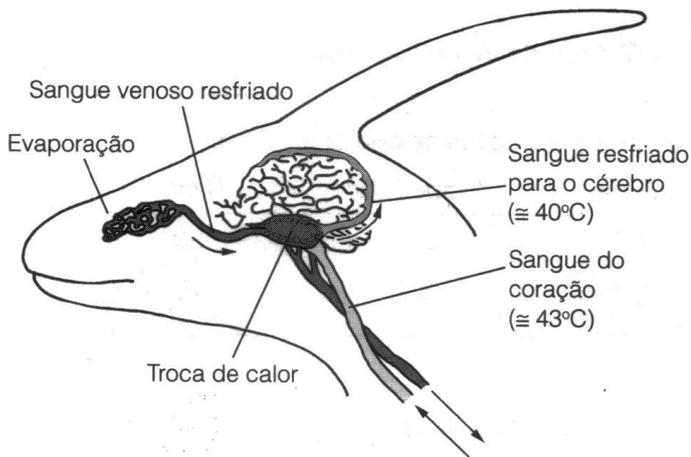
A despeito de sua capacidade de reduzir as perdas de água e de tolerar desidratação, chega uma hora crítica em que o camelo precisa beber. Esses animais, grandes e móveis, podem vagar pelo deserto buscando sinais de vegetação produzidos por chuvas locais e moverem-se de um oásis para outro, mas quando estão bebendo enfrentam um problema compartilhado com outros animais do pasto: poços d'água podem ser perigosos. Frequentemente os predadores centram suas atividades em torno desses locais, onde têm assegurada água e também um suprimento contínuo de presas. Reduzir o tempo gasto em beber é um método de diminuir o risco de predação, os camelos conseguem beber quantidades consideráveis de água em períodos muito curtos de tempo. Um camelo desidratado é capaz de beber 30 por cento de sua massa corporal em 10 minutos (um humano com bastante sede consegue beber cerca de 3 por cento de sua massa corporal no mesmo espaço de tempo).

A água que um camelo bebe é absorvida rapidamente pelo sangue. O fluxo sanguíneo renal e a taxa de filtração glomerular aumentam, e o fluxo de urina retorna ao normal meia hora após a ingestão da água. A urina muda de marrom escura e pastosa para incolor e aquosa. A aldoste-

rona, um hormônio produzido pela córtex da adrenal, ajuda a contrabalançar a diluição do sangue pela água que o camelo bebeu pela estimulação da reabsorção do sódio no rim. Não obstante, a diluição do sangue faz com que as células vermelhas do sangue inchem devido à água que absorvem por osmose. Os eritrócitos do camelo são resistentes a essa pressão osmótica, mas outros ruminantes do deserto têm eritrócitos que se rompem sob as mesmas condições. Cabras de beduínos, por exemplo, têm eritrócitos frágeis, e a água que um bode bebe é absorvida lentamente a partir do rúmen. São necessários dois dias para que a função renal do animal volte ao normal depois de desidratado.

Os grandes antílopes africanos, como o orix, (*Orix beisa*) de 100 quilogramas e o "eland" (*Taurotragus oryx*) de 200 quilogramas usam a estocagem de calor, à maneira do dromedário, mas podem ter suas temperaturas corporais elevadas consideravelmente acima do nível de 40,5°C registrados para o camelo. Foram registradas temperaturas retais de 45°C para o orix e de 46,5°C para a gazela de Grant. Temperaturas corporais acima de 43°C rapidamente causam dano cerebral na maioria dos mamíferos, mas as gazelas de Grant mantiveram temperaturas retais de 46,5°C ao longo de 6 horas sem efeitos nocivos aparentes. Esses antílopes mantêm a temperatura do cérebro abaixo da temperatura corporal pela ação de uma contracorrente que troca calor para esfriar o sangue antes que chegue ao cérebro. O suprimento de sangue para o cérebro passa pelas artérias carótidas externas e, na base do crânio desses antílopes essas artérias adentram em uma *rete mirabile* (Latim: rede miraculosa) alojada em um seio venoso (Figura 22-14). O sangue nesse sinus é sangue venoso e está voltando das paredes dos meatos nasais onde passou por resfriamento por meio de evaporação de água. Esse sangue venoso resfriado esfria o sangue arterial mais quente antes que este atinja o cérebro. Um mecanismo dessa natureza é bastante disseminado entre mamíferos. Cavalos não possuem sinus venosos e uma rede mirabile carotídea, mas usam um mecanismo análogo que resfria o sangue das artérias carotídeas internas passando-o através de bolsas na garganta (bolsas guturais) (Baptiste et al. 2000). As bolsas guturais são evaginações das tubas auditivas que contem ar em seu interior, que é mais frio que o sangue, e envolvem as artérias carótidas internas.

Animais de grande porte constituem um bom exemplo para a abordagem da vida no deserto. Grandes demais para



▲ **Figura 22-14** O mecanismo de troca de calor contra-corrente que resfria o sangue que se dirige ao cérebro da gazela. O sangue que vem do coração tem 43°C (cinza claro) e é resfriado a 40°C no sinus venoso (cinza escuro) retornando das vias nasais onde é resfriado pela evaporação da água.

escapar aos rigores do ambiente, sobrevivem por meio da tolerância a um relaxamento temporário da homeostase.

O sucesso que alcançam sob as condições severas em que vivem é o resultado de interações complexas entre diversos aspectos de sua ecologia, comportamento, morfologia e fisiologia. Só quando todas essas características são observadas em conjunto é que emerge o quadro acurado de um animal.

**Evitando Condições Desérticas** A mobilidade dos vertebrados permite-lhes escapar de alguns dos estresses das condições desérticas, seja encontrando um abrigo (como uma toca), ou seja, dirigindo-se para um local sombreado ou água. Em geral animais grandes podem mover-se para muito mais longe do que os pequenos, mas também precisam de

tocas maiores, porções grandes de sombra ou abundância de água. O período de atividade também oferece opções para mitigar a severidade das condições desérticas – muitos animais são notívagos, especialmente durante as épocas mais quentes do ano.

Entre os mamíferos pequenos são os roedores que sobressaem nas regiões áridas. É lugar-comum a observação de que as densidades de população de roedores são mais altas em desertos do que em circunstâncias úmidas. Muitas características ancestrais da biologia dos roedores permitem-lhes estender seus espaços geográficos para o interior de regiões quentes e áridas. Entre as mais importantes destas características encontram-se normalmente os hábitos notívagos de muitos roedores e sua prática de viverem em tocas. Uma toca fornece abrigo do calor de um deserto, dando ao animal acesso a um micro ambiente protegido, enquanto as temperaturas do solo na superfície elevam-se acima de seus níveis letais.

O rato-canguru está entre os roedores mais especializados do deserto na América do Norte; o rato-canguru de Merriam (*Dipodomys merriami*) ocorre em habitats desérticos desde o México central até o norte de Nevada. Uma população dessa espécie vive em condições extremamente severas no deserto de Sonora; sudoeste do Arizona (Tracy 2000). Durante o verão, as temperaturas diurnas na superfície do solo chegam perto dos 70°C, e mesmo apenas alguns minutos de exposição podem ser fatais. Os ratos-canguru passam o dia em tocas de 1 a 1,5 metros embaixo da terra, onde as temperaturas do ar não ultrapassam 35°C mesmo durante os períodos mais quentes do ano. Ao entardecer, quando os ratos-canguru saem para coletar alimentos, as temperaturas do ar já caíram para cerca de 35°C.

Nem todos os roedores que vivem no deserto são notívagos. Os esquilos-de-solo são diurnos, e isso faz deles habitantes dignos de nota dos desertos (Figura 22-15). Podem ser vistos correndo freneticamente sobre a superfície do

► **Figura 22-15** O esquilo-antílope do solo, *Ammospermophilus leucurus*.



deserto até mesmo no meio do dia. A atividade frenética dos esquilos-de-solo do deserto em dias de temperaturas extremamente quentes é resultado de problemas de termorregulação que animais pequenos enfrentam quando nessas condições. Estudos do esquilo-antílope de solo (*Ammospermophilus leucurus*) em Deep Canyon – próximo a Palm Springs, Califórnia – fornece informações sobre como o comportamento destes esquilos é afetado pela carga de calor do ambiente (Chappell e Bartholomew, 1981a, b).

O calor nos dias de verão em Deep Canyon é intenso, a temperatura padrão vigente ao sol é de 70 a 75°C (Quadro 22-1). A temperatura padrão vigente eleva-se acima da zona termicamente neutra dos esquilos dentro de duas horas após o nascer do sol, ficando os esquilos expostos a cargas altas de calor durante a maior parte do dia. Exibem um padrão bimodal de atividade que atinge seus picos no meio da manhã e, depois, no fim da tarde. Relativamente poucos esquilos mantêm-se em atividade no meio do dia. As temperaturas corporais do esquilo-antílope de solo são de grande labilidade, e, consideradas individualmente, podem ter variações de até 7,5°C (de 36,1 a 43,6°C) no decorrer de um dia. Os

esquilos usam essa labilidade de temperatura corpórea para estocar calor durante seus períodos de atividade.

As altas temperaturas limitam o tempo que os esquilos podem estar em atividade ao ar livre a não mais do que 9 a 13 minutos. Correm como loucos de um pouco de sombra para a próxima, parando apenas para pegar alimento ou verificar proximidade de predadores. Os esquilos minimizam a exposição às mais altas temperaturas ao correrem em áreas abertas e procuram sombra ou suas tocas para refrescarem-se. Num dia de verão quente um esquilo pode manter a temperatura abaixo de 43°C (temperatura máxima que pode agüentar) somente se a cada poucos minutos recolher-se a uma toca com mais profundidade que 60 centímetros, onde a temperatura do solo é de 30 a 32°C. A temperatura corporal de um esquilo-antílope de solo tem um padrão de oscilações rápidas, subindo quando o esquilo está sob o sol e caindo quando se recolhe à sua toca (Figura 22-17). Os esquilos-de-solo não transpiram nem ofegam; em vez disso usam essa combinação de estocagem transitória de calor e resfriamento passivo na toca para poder ter atividade diurna.

## QUADRO 22-1

### Quanto Está Quente?

**M**edições de temperaturas ambientais são amplamente encontradas em estudos de energética animal. Mas na realidade o processo de realizar as medições é complicado, e não existe medição que seja necessariamente apropriada para todos os fins. A troca de energia entre animais e o meio ambiente envolve radiação, convecção, condução e evaporação.

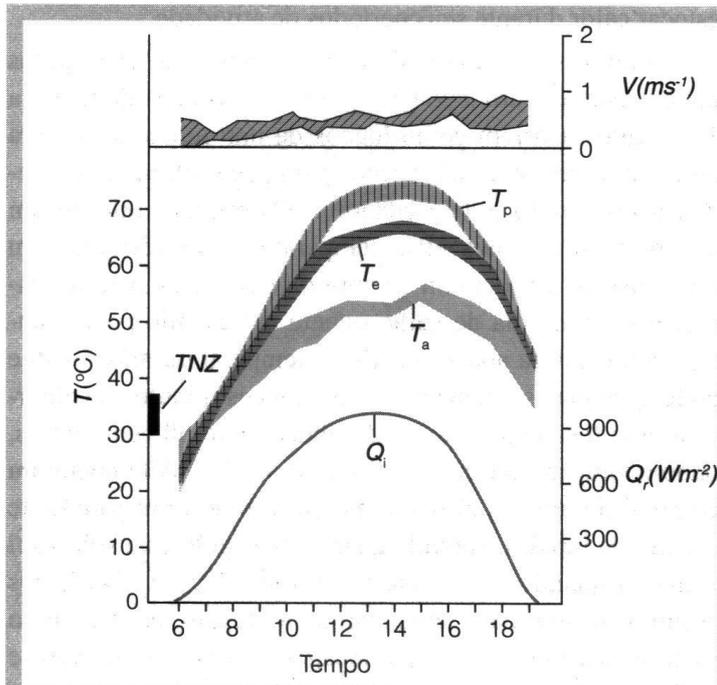
Ademais, a produção de calor metabólico contribui significativamente para as temperaturas corporais dos endotérmicos. O ambiente térmico de um animal é determinado por todas as vias de troca de calor operando simultaneamente. A pergunta *Quanto está calor?* Pode-se traduzir por: *Qual é a carga de calor para um animal neste meio ambiente?* Responder a esta pergunta requer a integração de todas as rotas de troca de calor para resultar em um número que represente a carga de calor ambiental. (É mais fácil pensar em uma carga de calor como vinda de um ambiente quente e representando um risco de supraaquecimento [hipertermia], mas o mesmo raciocínio aplica-se a um ambiente frio. Nesse caso o problema é perda de calor e risco de hipotermia.)

Ecofisiologistas desenvolveram diversas medições da carga de calor ambiental em um organismo, e a Figura 22-16 ilustra quatro delas. Os dados provêm de um estudo de termorregulação do esquilo-antílope de solo em um cânion no deserto da Califórnia.

A medição mais fácil de fazer é a da temperatura do ar ( $T_a$ , freqüentemente chamada de **temperatura ambiente**). Em Deep Canyon, Califórnia, em junho, a temperatura do ar eleva-se de cerca de 25°C ao alvorecer até um pico acima de 50°C no fim da tarde, e então declina. A temperatura do ar é um fator que intervém nas trocas condutivas e convectivas de calor. Um animal ganha calor por condução e por convecção quando a temperatura do ar é mais quente do que a temperatura da superfície do animal, e perde calor quando o ar é mais frio. A troca condutiva de calor é em geral pequena, mas a convecção pode ser um componente importante no orçamento geral de energia de um organismo. No entanto, a magnitude da troca de calor convectiva depende da velocidade do vento assim como da temperatura do ar. Desta forma, a medição da temperatura do ar fornece apenas uma parte da informação necessária para avaliar tão somente uma das três vias de troca de calor. Conseqüentemente, a temperatura do ar não é uma medição muito útil da carga de calor.

Se a temperatura do ar é insatisfatória como medição da carga de calor ambiental, por dar apenas uma pequena contribuição para a troca geral de energia, talvez uma medição da principal fonte de calor seja mais o de que se precisa. O calor do Sol (**insolação solar**) nesse ambiente árido é a maior fonte de calor, e a magnitude da insolação ( $Q_s$ ) pode

Continuação



<Figura 22- 16 Condições meteorológicas do solo em áreas abertas de Deep Canyon, Califórnia, durante junho. A velocidade do vento ( $V$ ), em metros por segundo, a insolação solar ( $Q_i$ ), em watts por metro quadrado, a temperatura ambiental efetiva ( $T_e$ ) e a temperatura operativa padrão ( $T_p$ ), em  $^{\circ}C$ . a zona termoneutra (TNZ), do esquilo, é indicada.

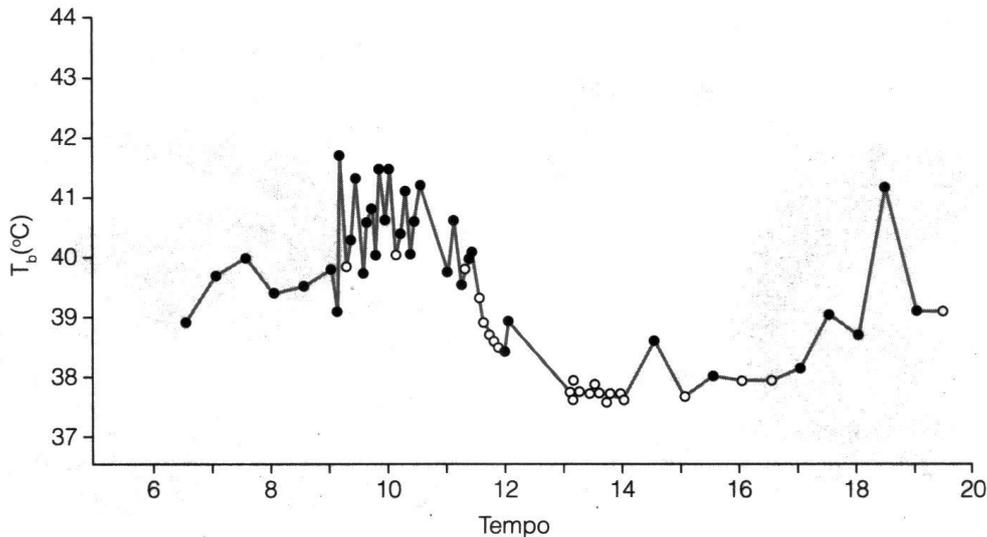
ser medida com um instrumento chamado piranômetro. A insolação solar sobe de 0 de madrugada para cerca de 900 watts por metro quadrado no meio do dia, caindo para zero no crepúsculo.

Essa medição fornece informação a respeito de quanta energia solar está disponível para aquecer um animal, mas isto ainda é apenas um componente da troca de energia que determina a carga de calor.

A **temperatura ambiental efetiva** ( $T_e$ ) combina os efeitos da temperatura do ar, temperatura do solo, insolação solar e velocidade do vento. A temperatura ambiental efetiva é medida fazendo-se uma cópia exata do animal (um manequim), equipando-o com um sensor de temperatura como um par termelétrico, e colocando o manequim no mesmo local do habitat que o animal real ocupa. Montagens taxidermizadas são usadas freqüentemente como manequins: a pele não curtida de um animal é espichada em uma moldura de arame ou sobre um molde oco feito de cobre. Como o manequim tem o mesmo tamanho, forma cor e textura da superfície do animal, sua resposta é a mesma do animal à insolação solar, radiação infravermelha e convecção. A temperatura de equilíbrio do manequim é a temperatura que um animal inerte teria como resultado da combinação da troca de calor radiativa e convectiva. Em Deep Canyon, as temperaturas de manequins de esquilo-antílope de solo subiram mais rapidamente do que as temperaturas do ar e estabilizaram-se perto de 65 $^{\circ}C$  do meio do dia até o fim da tarde. As temperaturas dos manequins eram 15 $^{\circ}C$  mais altas do que a

temperatura do ar, demonstrando que a carga de calor experimentada pelo esquilo-de-solo era muito maior que a estimada a partir apenas da temperatura do ar.

Porque um manequim, é uma “casca oca” – uma pele esticada sobre uma estrutura de suporte – não repete exatamente os processos termorreguladores que têm importantes influências sobre as temperaturas corporais de um animal real. A produção de calor metabólico aumenta a temperatura corporal de um esquilo de solo, a perda de água por evaporação a abaixa, e alterações na circulação periférica, além de posicionamento do pêlo levantado ou baixado, mudam o isolamento térmico. Os efeitos desses fatores podem ser reunidos matematicamente se forem conhecidos os valores atribuídos ao metabolismo, isolamento térmico e condutância do corpo inteiro. O resultado deste cálculo é a **temperatura padrão vigente** ( $T_p$ ). Encontra-se uma exposição de como calcular a  $T_p$  em Bakken (1980). Para o esquilo de solo de nosso exemplo a temperatura padrão vigente seria próxima de 10 $^{\circ}C$  mais alta do que a temperatura efetiva, e cerca de 25 $^{\circ}C$  do que a temperatura do ar. Para boa parte do dia a  $T_p$  de um esquilo de solo debaixo do sol no Deep Canyon foi de 30 $^{\circ}C$  ou mais, acima da temperatura crítica superior de 43 $^{\circ}C$ . Cálculos similares podem fornecer valores de  $T_p$  em outros micro-ambientes que os esquilos podem ocupar – à sombra de um arbusto, por exemplo, ou numa toca. Esta é a informação de que se precisa para avaliar o comportamento dos esquilos a fim de determinar se suas atividades são limitadas pela necessidade ou pela fuga do calor excessivo.



▲ **Figura 22-17** Ciclos de curto prazo de atividade e temperatura corpórea do esquilo-antílope de solo. O esquilo se aquece durante períodos de atividade na superfície (círculos escuros), e se resfria quando ele retorna a sua toca (círculos claros).

A estratégia do esquilo-antílope de solo é basicamente a mesma que a empregada pelo camelo – economizar água suportando a temperatura subir até que o calor possa ser dissipado passivamente. A diferença entre os dois animais é uma consequência de suas diferenças nos tamanhos corporais. Um camelo pesa 500 quilogramas e pode estocar calor por um dia inteiro e esfriar durante a noite, enquanto que um esquilo-antílope de solo pesa cerca de 100 gramas e esquenta e esfria inúmeras vezes ao longo de um dia.

As caudas de muitos dos esquilo-de-solo do deserto são largas e achatadas, e as superfícies ventrais das caudas em geral são brancas. A cauda é mantida sobre as costas do esquilo com sua superfície ventral branca voltada para cima. Nessa posição atua como um guarda-sol, dando sombra ao corpo do esquilo e reduzindo a temperatura padrão vigente. A cauda do esquilo-antílope de solo é relativamente curta, estendendo-se apenas por metade das costas, mas a sombra que proporciona pode reduzir a temperatura padrão vigente por uns 6 a 8°C. O esquilo terrestre do Cabo (*Xenurus inauris*) do deserto de Kalahari tem uma cauda especialmente comprida que pode estender-se para frente até quase a cabeça do esquilo. Usam a cauda como guarda-sol (Figura 22-18), e já foram feitas observações que indicaram que a sombra pode aumentar significativamente o tempo de atividade em dias quentes.

**Uso do Torpor por Roedores do Deserto** O significado do torpor diurno como um mecanismo de conservação de energia em aves de pequeno porte foi discutido anteriormente. Muitos roedores do deserto possuem também a capacidade de entrarem em torpor. Na maioria das vezes o torpor pode ser induzido limitando-se o alimento disponível para o animal. Quando a ração de alimento de um camundongo-de-

bolso da Califórnia (*Perognathus californicus*) é reduzida para um pouco abaixo de suas necessidades diárias, o animal entra em torpor durante uma parte do dia. Nessa espécie até um período mínimo de torpor resulta em economia de energia. Se um camundongo-de-bolso fosse entrar em torpor e despertar logo em seguida, o processo todo demoraria 2,9 horas. Cálculos demonstram que o gasto global de energia durante esse período seria reduzido em 45 por cento se comparado ao custo de manutenção de uma temperatura corporal normal pelo mesmo tempo. Nesse animal o menor tempo de torpor possível representa uma economia de energia, e essa economia aumenta à medida que o tempo passado em torpor é prolongado.

A duração do torpor é proporcional à severidade da privação de alimento para o camundongo-de-bolso. Conforme sua ração de comida vai sendo reduzida o tempo em torpor vai aumentando a cada dia, e também a economia de energia. O ajuste do tempo em torpor à disponibilidade de alimento pode ser um fenômeno generalizado entre os roedores do deserto que se alimentam de sementes. Esses animais parecem avaliar mais a taxa de reserva de suprimentos alimentícios que coletam do que seu real balanço de energia. Espécies que acumulam provisões de alimentos entrarão em torpor mesmo com grandes quantidades de comida estocada a seu alcance, se não forem capazes de aumentar esses estoques por meio de coleta contínua. Quando as sementes encontravam-se enterradas profundamente na areia, tornando-se difíceis de serem encontradas, os camundongos-de-bolso da Califórnia passavam mais tempo em torpor do que o faziam quando a semente estava mais perto da superfície (Reichman e Brown 1979). Tal comportamento é provavelmente uma resposta à diminuição crônica de alimentos enfrentada



(a)



(b)

▲ **Figura 22-18** Esquilo-de-solo do Cabo (*Xenurus inauris*) utilizando sua cauda como um guarda-sol. A cauda ereta sombria a superfície dorsal do animal. (b) A cauda é curvada sobre as costas do esquilo em posição horizontal, sombreando sua cabeça e seu corpo.

pelos roedores em função da baixa produtividade primária das comunidades de desertos, e dos efeitos de variações imprevisíveis de padrões normais de quedas de chuva, o que pode eliminar quase que completamente a produção de sementes por plantas do deserto em anos de seca.

**Aves em Desertos** As aves, apesar de serem vertebrados relativamente pequenos, enfrentam nos desertos problemas que se assemelham mais aos dos camelos e antílopes, do que os dos mamíferos pequenos. Aves são predominantemente diurnas e poucas buscam abrigo em tocas ou fendas. Assim, à maneira dos mamíferos de grande porte, enfrentam os rigores dos desertos de frente e encaram as demandas hostis de termorregulação em um meio ambiente quente e a necessidade de preservar água.

As aves têm muito mais mobilidade do que os mamíferos de mesmo tamanho corpóreo. Um rato-canguru ou um esquilo de solo ficam confinados a uma faixa de menos de 100 metros de diâmetro, mas é bastante possível para uma ave do deserto que tenha o mesmo tamanho corporal desses roedores voar muitos quilômetros em busca de água. Por exemplo, os pombos-selvagem dos desertos da América do Norte juntam-se ao amanhecer a beira de locais onde existe água, tendo alguns dos exemplares individuais voado 60 ou mais quilômetros para alcançá-los.

As temperaturas normalmente altas e instáveis das aves conferem-lhes outra vantagem que não é compartilhada pelos mamíferos. Com temperaturas corporais por volta de 40°C as aves passam por uma situação de reversão do gradiente de temperatura entre seus corpos e o meio ambiente durante um período menor de cada dia do que o experimentado por um mamífero. Além disso, a temperatura corpórea das aves normalmente é variável, e elas toleram hipertermia moderada aparentemente sem perigo. Trata-se de caracterís-

ticas ancestrais que se encontram presentes em virtualmente todas as aves. Nem as temperaturas corporais nem as temperaturas letais de aves do deserto são mais altas do que as de espécies correspondentes de regiões não desérticas.

A mobilidade proporcionada pelo vôo não vale, porém para os filhotes, e as mais notáveis adaptações das aves às condições do deserto são aquelas que garantem o suprimento de água para suas crias. Os filhotes altriciais, os que precisam ser alimentados por seus pais depois de sair do ovo, retiram a água de que precisam dos alimentos que recebem. Um padrão de adaptação nas aves do deserto assegura que a reprodução ocorrerá numa época em que haverá disponibilidade de alimentos suculentos para os filhotes. Na árida região central da Austrália, a reprodução das aves encaixa-se com precisão ao período das chuvas. Ver chuva cair parece ser o suficiente para estimular o início dos comportamentos de corte, acasalamento e construção de ninhos poucas horas após o início da chuva. Essa resposta rápida garante que os filhotes irão nascer quando uma nova vegetação estiver brotando e haverá insetos em abundância, em consequência da chuva.

Um procedimento diferente, bem parecido com o dos mamíferos, evoluiu nas aves columbiformes (pombos), amplamente distribuídas nas regiões áridas. Os filhotes são alimentados com leite-de-pomba, uma substância líquida produzida pelo papo da ave estimulado pela prolactina, que é um hormônio secretado pelo lobo rostral da pituitária. A composição química do leite-de-pomba é bastante parecida com a do leite dos mamíferos; basicamente é água mais proteína e gordura, satisfazendo simultaneamente as necessidades tanto nutricionais como de água para os filhotes. Esse modelo coloca o estresse da água sobre o adulto, que deve encontrá-la em quantidade suficiente para produzir leite e atender também as suas próprias necessidades de água.

Aves do deserto que se alimentam de sementes, quando têm filhotes precociais (nidífugos), como, por exemplo, a "sandgrouse", encontrada nos desertos da África e do Oriente Próximo, enfrentam problemas peculiares para providenciar água para os filhotes. Os bebês de "sandgrouse" começam a procurar sementes por si próprias poucas horas após saírem do ovo. Mas ainda não são capazes de voar para os locais onde existe água como fazem seus pais, e as sementes não fornecem a água de que necessitam. Em vez disso, as "sandgrouse" adultas machos é que transportam água para suas ninhadas. As penas do ventre dos machos possuem uma estrutura única na qual a porção proximal das bábulas é enrolada como hélices. Quando a pena é molhada as bábulas se desenrolam e retêm a água. As penas de "sandgrouse" ma-

chos carregam de 15 a 20 vezes seu peso em água, e as penas das fêmeas, de 11 a 13 vezes seu peso em água.

"Sandgrouse" machos do deserto de Kalahari do Sul da África voam para os locais de água logo após o amanhecer e embebem as penas de suas barrigas, absorvendo 25 a 40 milímetros de água. Parte dessa água se evapora durante o voo de volta para os ninhos, mas há cálculos que indicam que um "sandgrouse" macho pode voar 30 quilômetros e chegar com 10 a 28 milímetros de água ainda aderida a suas penas. Quando o "sandgrouse" macho aterrissa, os filhotes correm para ele e, segurando as penas molhadas da barriga em seus bicos escorrem a água com sacudidas de suas cabeças para baixo. Em poucos minutos as jovens aves satisfazem sua sede e o macho espoja-se na areia para secar.

## Resumo

Endotermia é uma forma energeticamente cara de vida. Permite aos organismos uma considerável liberdade em relação ao ambiente físico, especialmente às baixas temperaturas, mas requer uma grande base de recursos alimentares para sustentar taxas altas de metabolismo. A endotermia é particularmente eficaz em ambientes frios; algumas espécies de aves e mamíferos conseguem viver nas mais baixas temperaturas da terra. O isolamento térmico proporcionado por pêlos, penas ou camada subcutânea de gordura é tão bom que é necessário apenas um pequeno aumento na produção de calor metabólico para manter temperaturas corporais 100 °C acima das temperaturas ambientes. Na verdade, alguns mamíferos aquáticos, como as focas-peludas do Norte são tão bem isoladas termicamente que há problemas de superaquecimento quando estão em terra firme ou em águas mais quentes do que 10 ou 15°C.

Ambientes quentes são mais difíceis para os endotérmicos do que os frios, porque a termorregulação endotérmica equilibra a produção interna de calor com a perda de calor para o ambiente. Quando o ambiente é mais quente do que o animal, o movimento do calor é revertido. O resfriamento por evaporação é eficiente como uma resposta de curto prazo ao superaquecimento, mas debilita o estoque de água corporal e cria novos problemas. Animais pequenos – roedores noctívagos, por exemplo – conseguem evitar a carga de calor diurno passando o dia em tocas subterrâneas e emergindo somente à noite. Animais maiores não têm onde se esconder e precisam lidar de frente com o calor. Camelos e outros mamíferos maiores das regiões desérticas relaxam seus limites de homeostase quando confrontados pelo duplo problema de temperaturas altas e escassez de água: eles deixam que a temperatura corpórea suba durante o dia e caia à noite. Essa tolerância fisiológica combina-se com comportamentos e com características morfológicas que reduzem

a quantidade de calor que alcançam de fato seus corpos a partir do meio ambiente.

Ambientes que são quentes e frios – desertos – colocam um duplo desafio. Os animais devem ter uma maneira de se esfriar, mas o suprimento de água é escasso. Minimizar a água usada para excretar resíduos metabólicos é uma resposta importante em animais do deserto e, aves e mamíferos conseguem economizar água de diferentes modos. As aves têm a característica ancestral Sauropsida de excretar resíduos nitrogenados como sais de ácido úrico; este processo libera água quando os sais uratos precipitam da solução na urina. Os mamíferos têm uma estrutura única em seus rins, a alça renal (de Henle), que lhes permite produzir urina com altas concentrações de uréia e sais.

A mobilidade é uma parte importante da resposta dos endotérmicos de grande porte aos ambientes tanto frios como quentes: deslocamentos sazonais para longe de condições desfavoráveis (migração) ou movimentos entre oásis dispersos que fornecem água e sombra são opções disponíveis para mamíferos de porte médio ou grande. A grande mobilidade das aves torna a migração viável mesmo para as espécies relativamente pequenas.

Quando os rigores ambientais ultrapassam a capacidade reguladora de um endotérmico e os recursos para sustentar altas taxas de metabolismo não são disponíveis, muitos mamíferos pequenos (especialmente roedores) e algumas aves entram em torpor, um estado de hipotermia adaptativa. Durante o torpor a temperatura corporal é grandemente reduzida e o animal fica inerte. Períodos de torpor podem ser breves, como de algumas poucas horas (hipotermia noturna é muito difundida) ou pode durar por muitas semanas. Mamíferos que hibernam (que entram em torpor durante o inverno) despertam a intervalos de dias ou semanas, reaquecendo-se à sua temperatura normal

durante algumas horas e então voltando para o estado de entorpecimento. O torpor economiza energia às custas de perdas dos benefícios da endotermia.

A mais notável característica da habilidade das aves e dos mamíferos para viver em diversos climas não é a es-

pecialização dos animais do Ártico ou do deserto, notáveis como de fato são, mas a compreensão de que apenas alterações menores no padrão endotérmico básico são necessárias para permitir-lhes a sobrevivência em praticamente toda a faixa de variação das condições ambientais na terra.

### Leituras Adicionais

- Aschoff, J. 1982. The circadian rhythm of body temperature as a function of body size. In C. R. Taylor, K. Johansen, and L. Bolis (Eds.), *A Companion to Animal Physiology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 173–188.
- Bakken, G. S. 1980. The use of standard operative temperature in the study of the thermal energetics of birds. *Physiological Zoology* 53:108–119.
- Baptiste, K. E., et al. 2000. A function for the guttural pouches in the horse. *Nature* 403:382–383.
- Barnes, B. M. 1989. Freeze avoidance in a mammal: Body temperatures below 0°C in an Arctic hibernator. *Science* 244:1593–1595.
- Bartholomew, G. A., and F. Wilke. 1956. Body temperature in the northern fur seal, *Callorhinus ursinus*. *Journal of Mammalogy* 37:327–337.
- Beuchat, C. A. 1990. Body size, medullary thickness, and urine concentrating ability in mammals. *American Journal of Physiology* 258 (Regulatory, Integrative, Comparative Physiology 27): R298–R308.
- Busch, C. 1988. Consumption of blood, renal function, and utilization of free water by the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 90A:141–146.
- Calder, W. A. 1994. When do hummingbirds use torpor in nature? *Physiological Zoology* 67:1051–1076.
- Calder, W. A., and J. Booser. 1973. Hypothermia of broad-tailed hummingbirds during incubation in nature with ecological correlations. *Science* 180:751–753.
- Chaplin, S. B. 1974. Daily energetics of the black-capped chickadee, *Parus atricapillus*, in winter. *Journal of Comparative Physiology* 89:321–330.
- Chappell, M. A., and G. A. Bartholomew. 1981a. Standard operative temperatures and thermal energetics of the antelope ground squirrel *Ammospermophilus leucurus*. *Physiological Zoology* 54:81–93.
- Chappell, M. A., and G. A. Bartholomew. 1981b. Activity and thermoregulation of the antelope ground squirrel *Ammospermophilus leucurus* in winter and summer. *Physiological Zoology* 54:215–223.
- Davenport, J. 1992. *Animal Life at Low Temperature*. New York, NY: Chapman & Hall.
- French, A. R. 1986. Patterns of thermoregulation during hibernation. In H. C. Heller, et al. (Eds.), *Living in the Cold: Physiological and Biochemical Adaptations*, New York, NY: Elsevier, 393–402.
- Heller, H. C. (Ed.). 1987. Living in the cold. *Journal of Thermal Biology* 12(2). (The entire issue is devoted to this topic.)
- McNab, B. K. 1973. Energetics and distribution of vampires. *Journal of Mammalogy* 54:131–144.
- Reichman, O. J., and J. H. Brown. 1979. The use of torpor by *Perognathus amplus* in relation to resource distribution. *Journal of Mammalogy* 60:550–555.
- Tracy, R. L. 2000. *Adaptive Variation in the Physiology of a Widely Distributed Mammal and Re-examination of the Bases for its Desert Survival*. Unpublished doctoral dissertation, Arizona State University.
- Wang, L. C. H. 1978. Energetic and field aspects of mammalian torpor: The Richardson's ground squirrel. In L. C. H. Wang and J. W. Hudson (Eds.), *Strategies in Cold: Natural Torpidity and Thermogenesis*. New York, NY: Academic, 109–145.