



# **Fisiologia comparada**



# **Fisiologia comparada**

Alexandre Hiroshi Utiyama

© 2017 por Editora e Distribuidora Educacional S.A.  
Todos os direitos reservados. Nenhuma parte desta publicação poderá ser reproduzida ou transmitida de qualquer modo ou por qualquer outro meio, eletrônico ou mecânico, incluindo fotocópia, gravação ou qualquer outro tipo de sistema de armazenamento e transmissão de informação, sem prévia autorização, por escrito, da Editora e Distribuidora Educacional S.A.

**Presidente**

Rodrigo Galindo

**Vice-Presidente Acadêmico de Graduação**

Mário Ghio Júnior

**Conselho Acadêmico**

Alberto S. Santana

Ana Lucia Jankovic Barduchi

Camila Cardoso Rotella

Cristiane Lisandra Danna

Danielly Nunes Andrade Noé

Emanuel Santana

Grasiele Aparecida Lourenço

Lidiane Cristina Vivaldini Olo

Paulo Heraldo Costa do Valle

Thatiane Cristina dos Santos de Carvalho Ribeiro

**Revisão Técnica**

Ana Claudia Bensusaski de Paula Zurron

**Editorial**

Adilson Braga Fontes

André Augusto de Andrade Ramos

Cristiane Lisandra Danna

Diogo Ribeiro Garcia

Emanuel Santana

Erick Silva Griep

Lidiane Cristina Vivaldini Olo

---

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**

Utiyama, Alexandre Hiroshi  
U89f Fisiologia comparada / Alexandre Hiroshi Utiyama. –  
Londrina : Editora e Distribuidora Educacional S.A., 2017.  
192 p.

ISBN 978-85-522-0140-3

1. Fisiologia veterinária. I. Título.

CDD 636.0892

---

2017

Editora e Distribuidora Educacional S.A.  
Avenida Paris, 675 – Parque Residencial João Piza  
CEP: 86041-100 – Londrina – PR  
e-mail: editora.educacional@kroton.com.br  
Homepage: <http://www.kroton.com.br/>

# Sumário

<b>Unidade 1   Introdução à fisiologia animal comparada, fisiologia de membrana e fisiologia sensorial</b> _____	<b>7</b>
Seção 1.1 - Introdução à fisiologia animal comparada _____	9
Seção 1.2 - Fisiologia de membrana _____	23
Seção 1.3 - Fisiologia de sensorial _____	35
<b>Unidade 2   Fisiologia do sistema nervoso, endócrino e do movimento</b> _____	<b>51</b>
Seção 2.1 - Fisiologia do sistema nervoso _____	53
Seção 2.2 - Endocrinologia _____	68
Seção 2.3 - Fisiologia do movimento _____	83
<b>Unidade 3   Fisiologia da respiração e da circulação</b> _____	<b>99</b>
Seção 3.1 - O sistema respiratório: ambientes aquáticos _____	101
Seção 3.2 - O sistema respiratório: ambientes aéreos _____	113
Seção 3.3 - O sistema cardiovascular _____	128
<b>Unidade 4   Fisiologia do balanço hídrico, da excreção e da digestão</b> _____	<b>145</b>
Seção 4.1 - O sangue e o balanço de água e solutos _____	146
Seção 4.2 - O sistema excretório _____	159
Seção 4.3 - O sistema digestório _____	172



# Palavras do autor

Seja bem-vindo à disciplina *Fisiologia Comparada*!

Ao longo das unidades, vamos estudar como os diferentes grupos de animais interagem com os seus ambientes. Apesar de possuírem, basicamente, os mesmos componentes atômicos, moleculares, subcelulares e celulares básicos, diferentes espécies evoluíram de distintos e complexos modos de funcionamento, que possibilitaram sua sobrevivência em seus respectivos ambientes.

Dessa forma, esta disciplina permite uma melhor compreensão sobre os principais desafios que os diferentes grupos de animais, tanto invertebrados quanto vertebrados, enfrentam em seus ambientes, bem como as pressões seletivas que levaram à evolução dos diferentes mecanismos fisiológicos observados.

Na primeira unidade, iniciaremos os nossos estudos com uma pequena introdução sobre a área da *fisiologia comparada*, abordando os principais conceitos fundamentais. Em seguida, discutiremos alguns tópicos sobre a fisiologia da membrana plasmática celular e também sobre a fisiologia sensorial, que permite compreender como os animais captam os sinais do ambiente. Na segunda unidade, vamos conhecer um pouco mais sobre a fisiologia dos sistemas nervoso, endócrino e do movimento nos diferentes grupos de animais. Já a terceira unidade será dedicada ao estudo dos sistemas respiratório e circulatório, assuntos inter-relacionados. Por fim, na quarta e última unidade, vamos discutir sobre a fisiologia do balanço hídrico, da excreção e da digestão.

O estudo da fisiologia comparada possibilitará que você, aluno, observe a interação entre animais e ambiente sob um novo ponto de vista, permitindo uma visão mais abrangente da natureza.

Bons estudos!



## Introdução à fisiologia animal comparada, fisiologia de membrana e fisiologia sensorial

Nesta unidade de abertura, vamos abordar os conceitos básicos e fundamentais para o estudo da fisiologia comparada dos animais, como o ambiente, o metabolismo energético no nível celular e do organismo e a regulação térmica. Em seguida, estudaremos o funcionamento da membrana plasmática celular, abordando temas como sua estrutura, característica, formação do potencial de membrana e transmissão de estímulos nervosos. Por fim, vamos discutir sobre os diferentes mecanismos utilizados pelos animais para captar os estímulos provenientes do ambiente.

Os conceitos apresentados nesta unidade nos darão as ferramentas fundamentais para construir o conhecimento acerca da fisiologia animal comparada, permitindo uma visão abrangente e evolutiva dos mecanismos fisiológicos observados nos animais invertebrados e vertebrados atuais.

Nesta unidade, acompanharemos o trabalho de uma equipe de pesquisadores que busca produzir um novo medicamento analgésico. Dado o grande aumento no número de casos de dengue nos últimos anos em nosso país, o desenvolvimento de alternativas para o ácido acetil salicílico (o famoso AAS) tornou-se de grande importância. Você, recém-formado no curso de Ciências Biológicas, faz parte dessa equipe. Esse trabalho será dividido em três etapas:

1. Realização de uma pesquisa de campo, visando entender como se dá a interação entre os organismos e o ambiente.
2. Desenvolvimento de uma droga com efeito analgésico que atue em nível celular.

3. Realização de testes clínicos para a melhoria e futura aplicação desse medicamento.

Assim, espera-se que seus conhecimentos recém-adquiridos em sua graduação sejam aplicados nessas atividades e contribuam para o trabalho da equipe.

O trabalho da equipe de pesquisadores tem início com uma atividade de campo, na qual vocês realizam um estudo sobre como os diferentes animais vivem em ambientes diversificados, tendo que se adaptar a diferentes temperaturas. Em suas observações, quando analisado o modo como esses organismos controlam a temperatura corporal, você nota duas grandes categorias de animais. Quais são essas categorias?

Mais tarde, em uma conversa com os demais membros da equipe sobre a pesquisa que está sendo desenvolvida e sua relação com a dengue, foi discutido que um dos sintomas dessa doença (bem como de outras) é a febre alta. O que é a febre? Quais são os efeitos fisiológicos desse fenômeno e como ele ajuda o corpo a combater a enfermidade?

# Seção 1.1

## Introdução à fisiologia animal comparada

### Diálogo aberto

Nesta seção, vamos conhecer os conceitos básicos e fundamentais para o estudo da fisiologia animal comparada. Vamos abordar temas como: o ambiente e suas características, o metabolismo energético e a regulação da temperatura corporal dos animais.

Em seguida, acompanharemos o trabalho de uma equipe de pesquisadores que busca produzir um novo medicamento analgésico. Dado o grande aumento no número de casos de dengue nos últimos anos em nosso país, o desenvolvimento de alternativas para o ácido acetil salicílico (o famoso AAS) tornou-se de grande importância. Você, recém-formado no curso de Ciências Biológicas, faz parte dessa equipe. Esse trabalho será dividido em três etapas:

1. Realização de uma pesquisa de campo, visando entender como se dá a interação entre os organismos e o ambiente.
2. Desenvolvimento de uma droga com efeito analgésico que atue em nível celular.
3. Realização de testes clínicos para a melhoria e futura aplicação desse medicamento.

Assim, espera-se que seus conhecimentos recém-adquiridos em sua graduação sejam aplicados nessas atividades e contribuam para o trabalho da equipe.

O trabalho da equipe de pesquisadores tem início com uma atividade de campo, na qual vocês realizam um estudo sobre como os diferentes animais vivem em ambientes diversificados, tendo que se adaptar a diferentes temperaturas. Em suas observações, quando analisado o modo como esses organismos controlam a temperatura corporal, você nota duas grandes categorias de animais. Quais são essas categorias?

Mais tarde, em uma conversa com os demais membros da equipe sobre a pesquisa que está sendo desenvolvida e sua relação com

a dengue, foi discutido que um dos sintomas dessa doença (bem como de outras) é a febre alta. O que é a febre? Quais são os efeitos fisiológicos desse fenômeno e como ele ajuda o corpo a combater a enfermidade?

Para resolver esse problema, você deve ser capaz de relacionar conceitos sobre o metabolismo energético e sobre a regulação da temperatura corporal dos endotérmicos.

Bons estudos!

## Não pode faltar

### **Fisiologia animal comparada e o ambiente**

A fisiologia é a área da biologia que estuda os processos biológicos que possibilitam a ocorrência da vida e o seu funcionamento. Quando comparamos os mecanismos, processos ou respostas fisiológicas entre diferentes espécies ou de uma mesma, mas em condições distintas, entramos no domínio da fisiologia comparada. Os contrastes mais interessantes podem ser observados em três situações:

- Na convergência fisiológica em animais com relações evolutivas distantes, mas adaptados a ambientes semelhantes (como insetos e vertebrados adaptados a viver em desertos), mostrando a evolução independente de soluções para um mesmo problema enfrentado por esses animais.

- Na divergência fisiológica em animais com parentesco evolutivo próximo, mas adaptados a ambientes diferentes (como peixes de água doce, salobra ou marinha), demonstrando a evolução de um mesmo processo fisiológico ancestral para lidar com diferentes condições.

- Nas variadas respostas fisiológicas de um mesmo indivíduo em diferentes condições ambientais (como em diferentes temperaturas), evidenciando a "plasticidade" da fisiologia do animal.

Analisando os pontos destacados, fica evidente a importância de se considerar as relações filogenéticas entre os grupos comparados e, também, as características do ambiente no qual se inserem.

O ambiente externo ao animal inclui, dessa forma, uma complexa combinação de variáveis físicas (fatores abióticos) e a presença de outros organismos vivos (fatores bióticos). Dentre os fatores abióticos mais importantes, podemos citar a temperatura, disponibilidade

de água, umidade do ar, salinidade da água, intensidade de luz, o fotoperíodo (proporção de luz natural disponível em um dia), a pressão do ambiente, composição de gases na atmosfera e a pressão parcial de gases em solução. A combinação particular desses fatores abióticos sobre uma área geográfica relativamente grande caracteriza o clima, e sobre uma área relativamente menor define-se o microclima.



### Exemplificando

O clima de um ambiente desértico apresenta altas temperaturas durante o dia, chuvas escassas e imprevisíveis e baixa umidade relativa do ar. No entanto, o microclima das tocas subterrâneas encontradas nos desertos apresentam temperaturas mais moderadas e com menor variação diária e maior umidade relativa do ar, chegando próxima da saturação.

O conhecimento básico acerca das diversas variáveis abióticas ambientais oferece uma base para a investigação do ambiente interno (fluidos corporais) dos animais e os processos de regulação fisiológica. Alterações no ambiente externo podem alterar também a composição do ambiente interno ou exigir a existência de mecanismos regulatórios que mantenham a constituição dos fluidos corporais constantes.

O ambiente interno de um animal tem uma composição distinta do ambiente externo. A água, o solvente universal, é o componente principal, sendo a molécula predominante no corpo dos animais (de 60 a 90% da massa corporal total). Diferentes substâncias podem ser encontradas dissolvidas na água, tais como íons inorgânicos, nutrientes orgânicos (aminoácidos, carboidratos, etc.) e excretas (como a ureia). Existem, também, alguns componentes não dissolvidos, como lipídios.

A composição interna de uma célula é conservada distinta do meio externo, atingindo um equilíbrio dinâmico. A manutenção desse equilíbrio é chamada de homeostase.

## Metabolismo energético celular

A energia é central para todos os processos fisiológicos, e a utilização da energia química é a característica fundamental de todos os animais. A energia necessária para a realização de todos os

processos biológicos dos animais é obtida pela alimentação e vem na forma de energia química. A compreensão dos princípios sobre a conversão de energia é fundamental para o estudo da fisiologia animal.

Os processos metabólicos celulares são responsáveis pela síntese de todas as macromoléculas de um organismo por meio do metabolismo anabólico, assim como pela degradação de macromoléculas para a produção de energia através do metabolismo catabólico. São estas últimas reações químicas as responsáveis pela liberação de energia livre, que será utilizada para a realização dos mais diversos processos celulares. Compostos de fosfato de alta energia, como o ATP (Adenosina Trifosfato), são as moléculas que armazenam e transportam a energia necessária para a realização de trabalho.



### Assimile

A Adenosina Trifosfato (ATP) é o componente de fosfato de alta energia mais comum nas células. Trata-se de uma complexa molécula composta por uma base nitrogenada (adenina), uma ribose (carboidrato com cinco carbonos) e três grupos fosfato.

Os carboidratos, principalmente a glicose, são uma importante fonte de energia para a síntese de ATP, embora lipídios e proteínas também possam ser utilizados como substrato. A oxidação dessas moléculas pelo oxigênio para a geração de energia caracteriza o metabolismo aeróbico.

O metabolismo de glicose tem início em um processo denominado de glicólise, que ocorre no citosol da célula e consiste em uma série de reações químicas, nas quais não há a participação do oxigênio e nem a liberação de gás carbônico. Os resultados dessas reações levam à produção de piruvato (que poderá ser convertido, posteriormente, em lactato) e energia. Esse piruvato é convertido em acetil-CoA e encaminhado para uma série de reações bioquímicas oxidativas que ocorrem na mitocôndria, especificamente na matriz mitocondrial, chamada de ciclo de Krebs ou ciclo do ácido cítrico. Ao final desse processo, o acetil-CoA será oxidado completamente, formando gás carbônico, água e energia (na forma de ATP e moléculas reduzidas, como o NADH/H<sup>+</sup> e FADH<sub>2</sub>).



## Assimile

A Nicotinamida Adenina Dinucleotídeo ( $\text{NAD}^+$ ) e Flavina Adenina Dinucleotídeo (FAD) são moléculas que recebem elétrons de alta energia e se associam a íons  $\text{H}^+$  (prótons) ao longo das reações oxidativas de glicose, formando  $\text{NADH}/\text{H}^+$  e  $\text{FADH}_2$ . Esses elétrons e prótons serão utilizados na cadeia de transporte de elétrons para a produção de ATP.

Os  $\text{NADH}/\text{H}^+$  e  $\text{FADH}_2$  são levados a um complexo de proteínas presentes na membrana interna da mitocôndria, chamado de cadeia de transporte de elétrons, que utiliza a energia dos elétrons fornecidos pelos  $\text{NADH}/\text{H}^+$  e  $\text{FADH}_2$  para bombear os íons  $\text{H}^+$  para o espaço entre membranas da mitocôndria. Com isso, forma-se um gradiente eletroquímico de concentração de  $\text{H}^+$  entre a matriz mitocondrial e o espaço entre membranas. Esse gradiente leva o fluxo de prótons por meio de um complexo proteico denominado de ATP sintase, processo chamado de fosforilação oxidativa, que resulta na produção de ATP. Os elétrons utilizados nesse processo são transferidos para o oxigênio, formando água. Ao todo, são produzidos cerca de 38 ATP/glicose na respiração aeróbica.



## Pesquise mais

As mitocôndrias são organelas oxidativas que podem ser encontradas em praticamente todas as células dos animais. Sua função está relacionada à produção de energia para a realização das funções celulares. Saiba mais sobre essa organela na matéria disponível em: <https://www.todamateria.com.br/mitocondrias-estrutura-funcao-e-importancia/>. Acesso em: 11 mar. 2017.

Em alguns casos, o suprimento de oxigênio pode ser limitado ou, até mesmo, indisponível para certos animais. Esses organismos apresentam vias metabólicas alternativas que independem da presença do oxigênio (metabolismo anaeróbico) para produzir ATP a partir da glicose.

Muitos animais, os aeróbicos obrigatórios, contam com a presença de oxigênio para a produção de ATP, mesmo em repouso. No entanto, mesmo esses animais podem utilizar vias metabólicas anaeróbicas para a produção de energia em determinadas circunstâncias, como mamíferos em atividades físicas prolongadas.

Outros animais podem sobreviver na falta de oxigênio por períodos mais longos, sendo classificados como anaeróbicos facultativos, como alguns invertebrados que vivem em zonas entremarés, enfrentando períodos cíclicos de imersão e emersão.

Por fim, existem os animais anaeróbicos obrigatórios, que não sobrevivem na presença de concentrações significativas de oxigênio, como é o caso de alguns invertebrados parasitas.

A glicólise é o processo anaeróbico mais importante nos vertebrados. Na ausência de oxigênio, o piruvato é convertido em lactato.

### **Metabolismo energético animal**

A taxa metabólica dos animais pode ser medida utilizando-se diversos indicadores. Um dos primeiros métodos desenvolvidos foi a medição por calorimetria direta, que mede a quantidade de calor que um organismo perde diretamente para o ambiente. Outro método avalia o consumo de oxigênio ou a produção de gás carbônico, em um processo chamado de calorimetria indireta. Uma segunda abordagem desse método se baseia no conceito da conservação de energia (primeira lei da termodinâmica), que prevê que a quantidade total de energia produzida em uma reação química é sempre a mesma, independente das vias utilizadas para se atingir o mesmo produto. Quando incorporada ao contexto da fisiologia animal, temos que toda a energia consumida por um organismo como alimento deve ser conservada, podendo ser excretada como fezes ou urina, estocada nos tecidos, perdida na forma de calor ou utilizada para a realização de trabalho externo.

A taxa metabólica dos animais pode ser influenciada pela massa corporal (embora não seja diretamente proporcional), fotoperíodo, disponibilidade de oxigênio, alimento, temperatura corporal e do ar, digestão e processamento do alimento e níveis de atividade. A taxa metabólica varia entre um valor mínimo, no qual o animal está em completo repouso e em jejum, chamado de taxa metabólica padrão (ectotérmicos) ou basal (endotérmicos), e um máximo, em que o animal está em intensa atividade, denominado de taxa metabólica máxima.



Os termos "endotérmicos" e "ectotérmicos" são, provavelmente, os mais úteis em descrever as capacidades térmicas dos animais. Os ectotérmicos são aqueles cujo balanço térmico depende, principalmente, de fontes externas de calor, enquanto os endotérmicos são capazes de controlar a temperatura corporal, primariamente, pelo calor produzido por suas atividades metabólicas.

### **Temperatura e regulação da temperatura corporal dos ectotérmicos**

Temperatura é a medida de vibração molecular. Quanto maior a temperatura, maior a vibração das moléculas. O sistema sensorial animal é capaz de prover uma medida qualitativa da temperatura, mas, no entanto, trata-se de uma informação subjetiva e pouco confiável. Nossa sensação de temperatura está associada à capacidade de conduzir energia térmica do objeto, em vez de sua temperatura em si. Por este motivo, metais (que são bons condutores de calor) passam uma sensação de temperatura mais baixa do que outros materiais, como o plástico (isolante térmico).

A dinâmica das trocas de calor entre os animais e o ambiente é bastante complexa. Essas trocas podem ocorrer por condução (troca de calor que ocorre pelo contato com outros materiais), convecção (fluxo de calor), radiação (por emissão de ondas com longo comprimento) e por mudanças no estado físico da água (a água absorve ou libera calor quando muda de estado físico).

A maior parte dos animais é incapaz de controlar sua temperatura corporal, ganhando ou perdendo calor de acordo com a temperatura ambiental. Os demais animais são capazes de regular a sua temperatura corporal, em geral, contra um gradiente térmico estabelecido entre o corpo e o ambiente. A termorregulação pode ser alcançada de duas maneiras: conseguindo um grande ganho de calor a partir do ambiente ou a partir de uma elevada produção de calor metabólico. Possuir uma camada isolante no corpo, como pelos (mamíferos), penas (aves), gordura (aves e mamíferos) ou cerdas de quitina (insetos) auxilia a termorregulação. Boa parte dos animais regula sua temperatura corporal se submetendo ao calor do sol. Aves,

mamíferos, alguns répteis, peixes e insetos são capazes de produzir calor metabólico o suficiente para a termorregulação.

Os animais cuja produção de calor metabólico é insignificante e que depende de fontes externas de calor para regular sua temperatura são classificados como ectotérmicos. Em contrapartida, aqueles que baseiam sua termorregulação no calor metabólico gerado são considerados endotérmicos. Existem duas grandes categorias de ectotérmicos: aqueles que obtêm calor diretamente a partir da radiação solar são denominados heliotérmicos; os que absorvem calor a partir de um substrato, são os tigmotérmicos. Alguns animais endotérmicos podem se tornar ectotérmicos temporariamente, em condições de baixas temperaturas ou em escassez de água e alimento, sendo denominados de heterotérmicos.

Como mencionado anteriormente, as quantidades de calor metabólico produzidas por animais ectotérmicos são insignificantes. Desse modo, sua temperatura corporal será dependente das características físicas do ambiente no qual se insere.

Os ectotérmicos aquáticos estão submetidos às características físicas da água, como a elevada condutividade térmica e alto calor específico, a relativa insignificância do ganho de calor por radiação térmica e a incapacidade de dissipar o calor corporal por meio da transpiração. Boa parte dos ectotérmicos aquáticos são capazes de realizar a termorregulação corporal a uma temperatura ótima. Tal regulação ocorre pela seleção via comportamento de porções de água com a temperatura adequada em vez de uma resposta fisiológica. Muitos peixes mantêm a temperatura corporal praticamente constante, caso haja um gradiente disponível.

Boa parte dos animais ectotérmicos terrestres apresentam uma série de mecanismos de termorregulação comportamentais e fisiológicos. O ar possui baixa condutividade térmica e calor específico quando comparado com a água e, portanto, é mais fácil manter um gradiente de temperatura entre o corpo e o ambiente.

Muitas variáveis influenciam a condutância térmica dos animais. As mais importantes são o tamanho corporal, a presença de isolantes térmicos e a natureza do meio externo (ar ou água). A relação entre superfície/volume corporal de um animal determina a taxa de dissipação de calor. Animais maiores possuem uma razão superfície: volume mais baixo do que os menores e, portanto, aquecem ou resfriam mais lentamente.

Existem espécies ectotérmicas de animais adaptados a viver em ambientes com temperaturas extremas, por exemplo, no ártico. Nesses animais, existem algumas moléculas solubilizadas em seus fluidos corporais que baixam sua temperatura de congelamento e impedem a formação de cristais de gelo, permitindo a preservação das estruturas celulares e o bom funcionamento do organismo.

Podem ser apontadas algumas vantagens evolutivas com relação à ectotermia. A vantagem primária é a completa ausência de gasto energético metabólico para o controle da temperatura corporal, embora esse fator esteja associado a uma desvantagem sob os pontos de vista bioquímico, fisiológico e energético. Os animais ectotérmicos capazes de termorregulação corporal por meio de mecanismos comportamentais apresentam 10% da taxa metabólica dos endotérmicos de mesmo tamanho e temperatura corporal. Além disso, a temperatura do corpo diminui drasticamente à noite, o que leva a um declínio na taxa metabólica. Consequentemente, o gasto energético dos ectotérmicos chega a ser apenas 5% do apresentado pelos endotérmicos.

### **Regulação da temperatura corporal dos endotérmicos**

Os animais endotérmicos obtêm praticamente todo o calor corporal a partir da atividade metabólica, o que permite um controle da temperatura muito mais preciso.

Mamíferos e aves são organismos endotérmicos que mantêm a temperatura corporal constante relativamente alta, entre 35 °C e 45 °C, dependendo da espécie. Para manter a temperatura corporal constante, a taxa metabólica se eleva quando a temperatura do ambiente é baixa (para compensar as perdas de calor) e, também, quando é alta (por adaptações fisiológicas para dissipar o excesso de calor).

Os animais endotérmicos apresentam diferentes estratégias para a sobrevivência em ambientes extremos. Para locais frios, podem ser observados três diferentes mecanismos: diminuir as perdas de calor para o ambiente (como a evolução de corpos grandes com baixa relação superfície/volume, alterações posturais que diminuem a relação superfície/volume, aumento do isolamento térmico); aumentar a produção de calor (aumento da atividade do músculo esquelético por meio do tremor, atividade do tecido adiposo marrom,

que é especializado na produção de calor metabólico em algumas espécies); e diminuir a temperatura corporal (por meio de mecanismos fisiológicos, como o torpor, que reduz a temperatura corporal e taxa metabólica). No caso de elevadas temperaturas ambientais, aves e mamíferos apresentam adaptações que diminuem os impactos do estresse causado pelo calor, como a perda de calor por evaporação (como a transpiração e ofegação) e pela diminuição da temperatura encefálica (que impede a disfunção nervosa).

Dentre os répteis, são conhecidas apenas algumas espécies de jiboias que controlam a temperatura corporal e a temperatura dos ovos através de tremor. Répteis maiores são capazes de manter a temperatura constante devido a sua elevada massa corporal e baixa condutância térmica.

Peixes grandes e ativos, como atuns, tubarões e marlins são endotérmicos regionais. A produção de calor metabólico desses organismos é mantida em regiões específicas do corpo por adaptações no sistema cardiovascular desses animais. Deste modo, a temperatura dos músculos, encéfalo, olhos e vísceras podem ser mantidas acima do meio circundante.

Muitos insetos são endotérmicos e controlam a temperatura do tórax, como consequência da sua atividade metabólica relacionada à movimentação.

A endotermia evoluiu em uma grande variedade de animais e pode ter uma origem associada a uma determinada elevação da temperatura corporal a partir do aumento da taxa metabólica, seguido pelo surgimento de mecanismos de isolamento térmico e adaptações vasculares para a troca de calor com o ambiente. Uma hipótese alternativa propõe que a endotermia de mamíferos teria evoluído ao longo da mudança do hábito noturno para o diurno, ou durante a progressiva redução no tamanho corporal.

A endotermia apresenta algumas vantagens evolutivas sobre a ectotermia, como a adaptação de um metabolismo otimizado para atuar em uma temperatura corporal alta, aumento da potência muscular e atividade independente da temperatura ambiental. Entretanto, a termorregulação para os endotérmicos vem à custa de

uma elevada taxa metabólica e, conseqüentemente, alta demanda energética.

Mamíferos e uma grande variedade de outros vertebrados, além de diversos invertebrados, apresentam uma resposta fisiológica conhecida como febre. Este importante processo consiste na elevação da temperatura utilizada como referência para a termorregulação, resultando na elevação da temperatura corporal, pela ação de pirógenos (substâncias que promovem a febre). Em mamíferos, a administração de toxinas bacterianas induz a um rápido aumento da temperatura corporal. A febre causa vasodilatação cutânea (para a dissipação de calor) e tremor (para produção de calor metabólico). O aumento da temperatura corporal como resposta a um agente infeccioso tem efeitos benéficos ao organismo, como aumento da atividade do sistema imune, o aumento da mobilidade e atividade dos glóbulos brancos, entre outros efeitos, que auxiliam no combate aos patógenos.



### Refleta

A vasodilatação cutânea, que ocorre durante a febre, leva à dissipação de calor e conseqüente diminuição da temperatura corporal. Esse fenômeno também é observado em outras condições, como após o consumo de bebidas alcoólicas. Portanto, algumas pessoas alegam que, em dias frios, bebe-se para esquentar o corpo. Esta afirmação estaria correta? Ou será que o álcool leva à diminuição da temperatura corporal, uma vez que a vasodilatação cutânea resulta na maior dissipação de calor para o ambiente?

### Sem medo de errar

Agora que já conhecemos os principais conceitos da fisiologia animal, temos condições de ajudar a equipe de pesquisadores que buscam produzir um novo medicamento analgésico. Como podemos recordar, a primeira etapa de estudos dessa equipe se baseia na realização de uma pesquisa de campo, que busca compreender melhor como se dá a relação dos seres vivos com o seu ambiente, em particular, como os animais lidam com a temperatura corporal e ambiental. Nesta atividade, você notou a existência de dois grandes grupos de animais que lidam de modo diferente com a temperatura corporal. Quais são essas categorias?

Os animais podem ser classificados em endotérmicos e ectotérmicos no que se refere à capacidade em regular sua temperatura corporal. Os ectotérmicos (como grande parte dos invertebrados, alguns peixes e répteis) contam com uma fonte de calor externa para o controle da temperatura corporal, uma vez que o calor gerado pelo metabolismo é, praticamente, insignificante. Já os endotérmicos (aves, mamíferos, alguns répteis e peixes) são animais capazes de obter calor primariamente a partir de sua atividade metabólica, diminuindo a influência da temperatura ambiental na corporal.

Mais tarde, em uma conversa com os demais membros da equipe sobre a pesquisa que está sendo desenvolvida e sua relação com a dengue, foi discutido que um dos sintomas dessa doença (bem como de outras doenças) é a febre alta. O que é a febre? Quais seriam os seus efeitos fisiológicos desse fenômeno e como ele ajudaria o corpo a combater a enfermidade?

A febre é um importante processo fisiológico que ocorre em uma grande variedade de organismos (vertebrados e invertebrados), que leva à elevação da temperatura de referência de termorregulação do animal. Essa resposta é causada pela ação de substâncias denominadas de pirógenos. A febre causa diversos efeitos, como a vasodilatação cutânea, que promove a dissipação do excesso de calor corporal, e tremor, que produz calor metabólico. O aumento da temperatura corporal como resposta a um agente infeccioso aumenta a atividade do sistema imune, a mobilidade e atividade dos glóbulos brancos, auxiliando no combate aos patógenos.

## Avançando na prática

### A vida em condições congelantes

#### Descrição da situação-problema

Durante uma das conversas realizadas entre os membros da equipe de pesquisadores, recordaram uma das expedições mais arriscadas que fizeram, na qual foram estudar as relações entre os animais e o ambiente no ártico. Neste caso, a equipe não esperava encontrar nenhuma espécie de animal ectotérmico, uma vez que se trata de condições congelantes, com temperaturas abaixo de 0 °C. Entretanto, para a surpresa de todos, foram encontrados alguns anfíbios habitando esse ambiente. Como isso é possível?

## Resolução da situação-problema

Esses animais desenvolveram, ao longo da evolução, moléculas específicas presentes nos fluidos corporais que reduzem a temperatura de congelamento e impedem a formação de cristais de gelo. Deste modo, as estruturas celulares são preservadas e torna-se possível o bom funcionamento do organismo, mesmo com temperaturas ambientais abaixo do ponto de congelamento.

### Faça valer a pena!

**1.** A fisiologia é a área da biologia que estuda os diversos processos biológicos que promovem a ocorrência da vida e permitem o seu funcionamento. Uma das mais importantes subáreas deste estudo é a fisiologia comparada.

Sobre a Fisiologia Comparada, é correto afirmar que:

- a) Os estudos nessa área são independentes das relações filogenéticas, pois a fisiologia dos diferentes organismos é sempre a mesma.
- b) Os estudos nessa área dependem apenas das variáveis ambientais, pois não há variação fisiológica entre os diferentes grupos de organismos.
- c) Os estudos nessa área dependem apenas das relações filogenéticas, pois as respostas fisiológicas a variações ambientais são sempre as mesmas.
- d) Os estudos nessa área são válidos apenas em organismos que vivem em ambientes extremos, pois são apenas nestes casos que as variações fisiológicas podem ser observadas.
- e) Os estudos nessa área dependem das relações filogenéticas e do ambiente em que os organismos estão inseridos.

**2.** O metabolismo pode ser definido como o conjunto de reações químicas realizadas por um organismo. Essas reações podem ser anabólicas (que sintetizam macromoléculas e consomem energia) ou catabólicas (que degradam macromoléculas e liberam energia). A medida de taxa metabólica é utilizada para a estimativa de atividade e crescimento de um organismo.

Sobre o metabolismo animal, assinale a alternativa correta:

- a) A taxa metabólica depende apenas de fatores internos do organismo e não é influenciada por fatores externos.

b) De um modo geral, os organismos vivos não trocam muito calor com o ambiente e, portanto, este não é um bom parâmetro para se medir a taxa metabólica.

c) Medidas como o consumo de oxigênio e eliminação de gás carbônico são bons fatores para se analisar a taxa metabólica de um animal, pois essas moléculas estão associadas aos processos bioquímicos de produção de energia.

d) A forma e a quantidade de massa do corpo de um animal não influencia sua taxa metabólica.

e) A taxa metabólica padrão ou basal deve ser medida quando um organismo está recém-alimentado e dormindo.

**3.** Na natureza, podemos encontrar animais que lidam com a temperatura corporal de modo diferente. Esses organismos podem ser divididos em duas grandes categorias: os ectotérmicos e os endotérmicos.

Assinale a alternativa correta:

a) Todos os animais endotérmicos mantêm a temperatura corporal constante.

b) A temperatura corporal dos animais ectotérmicos varia de acordo com o ambiente e, portanto, são incapazes de habitar ambientes com temperaturas extremas.

c) Os animais ectotérmicos geram muito calor metabólico, mas o perdem rapidamente para o ambiente.

d) Os animais endotérmicos têm, em média, uma temperatura corporal mais alta do que os ectotérmicos, por conta da grande quantidade de calor gerada pelo metabolismo elevado e pela presença de um revestimento isolante no corpo.

e) A temperatura corporal dos endotérmicos é completamente independente da temperatura ambiental.

# Seção 1.2

## Fisiologia de membrana

### Diálogo aberto

Caro aluno, nesta seção, vamos dar continuidade aos estudos da fisiologia animal comparada, abordando temas como estrutura de membrana e permeabilidade seletiva, potencial de membrana, propagação e integração axonal e transmissão sináptica.

Em seguida, vamos continuar acompanhando a equipe de pesquisadores que tem como objetivo produzir um novo medicamento analgésico. Nesta etapa do projeto, está sendo desenvolvida uma droga que atua em nível celular e, de acordo com estudos prévios realizados pela equipe, sabe-se que a membrana plasmática é a principal estrutura-alvo desse medicamento. Considerando os seus conhecimentos acerca da membrana plasmática, essa droga analgésica deve atuar sobre quais componentes da referida membrana? Dê um exemplo desse componente e explique, em linhas gerais, como esse medicamento atuaria.

### Não pode faltar

#### **Estrutura de membrana e permeabilidade**

A membrana plasmática (MP) é a principal interface entre o meio externo e o ambiente interno da célula. Essa estrutura deve limitar a passagem de uma série de solutos e permitir o transporte imediato de nutrientes e excretas para dentro e para fora da célula, respectivamente.

Para compreendermos corretamente as funções da MP, é necessário conhecer sua estrutura. Essa membrana é composta por três componentes básicos:

- **Lipídios:** essas moléculas são anfipáticas, ou seja, apresentam características polares e apolares, que, em meio aquoso, organizam-se na forma de bicamada lipídica. Os principais lipídios da MP de animais são os fosfolipídios e o colesterol.

- **Proteínas:** são responsáveis pelas principais funções realizadas pela MP, como transporte ativo, passivo facilitado, recepção e transdução de sinais, etc. Podem estar inseridas na bicamada lipídica (integrantes) ou associadas apenas a uma das monocamadas (periféricas).

- **Carboidratos:** componente minoritário da MP, é encontrado apenas na monocamada externa, associada a lipídios e proteínas, formando, respectivamente, glicolipídios e glicoproteínas.

Esses componentes estão organizados de acordo com o modelo Mosaico-fluido, proposto por Singer e Nicholson, em 1972, que representa a MP como uma estrutura fluida, na qual as moléculas têm livre movimento no plano da membrana e é considerada assimétrica, com diferenças na composição entre as monocamadas interna e externa. Alterações na composição da MP resultam em modificação com relação a sua função, fluidez e permeabilidade.

Uma das principais e mais notável característica da MP é a sua **permeabilidade seletiva** à passagem de moléculas. De modo geral, quanto menor e/ou mais apolar a molécula (como os gases oxigênio e carbônico), mais fácil será a sua passagem através da membrana. No entanto, quanto maior e/ou mais polar a molécula (como íons, ATP, aminoácidos e proteínas), menor será a sua permeabilidade através da MP.

O transporte de substâncias através da membrana pode ocorrer de diversas formas:

- **Difusão:** ocorre constantemente e sem gasto de energia (transporte passivo), com a passagem de moléculas pequenas e hidrofóbicas através da membrana e a favor de um gradiente de concentração ou eletroquímico.



### Assimile

Osmose é o nome dado ao transporte passivo de água, de um meio menos concentrado (com mais soluto e menos água) para outro mais concentrado (com menos soluto e mais água).

- **Transporte mediado passivo:** proteínas integrantes da membrana podem auxiliar o transporte de substâncias através da membrana. Essas proteínas podem facilitar o processo de difusão (difusão facilitada); realizar o transporte passivo de uma substância

contra um gradiente e de outra no sentido contrário, utilizando um gradiente favorável (antiporte); e transportar duas substâncias distintas em um único sentido, a favor de um gradiente de concentração (simporte ou cotransporte).



### Pesquise mais

Para saber mais sobre a permeabilidade da membrana, acesse o material disponível em: <<http://www.gradadm.ifsc.usp.br/dados/20152/FFI0710-1/aula%203%20transporte%20atraves%20de%20membranas.pdf>>. Acesso em: 22 mar. 2017.

**- Transporte mediado ativo:** realiza o transporte de solutos contra um gradiente de concentração, utilizando energia metabólica (ATP) no processo. Também pode ocorrer como antiporte ou simporte.

Um dos exemplos mais bem compreendidos de transporte mediado ativo envolve o antiporte de íons  $\text{Na}^+$  e  $\text{K}^+$  realizado por um complexo proteico integrante de membrana conhecido como bomba (ou ATPase) sódio-potássio. Esse complexo ocorre em praticamente todas as células dos animais e realiza o transporte de três íons  $\text{Na}^+$  para fora e dois íons  $\text{K}^+$  para dentro da célula para cada ATP gasto. Desse modo, estabelece-se um gradiente eletroquímico através da membrana, que contribui para a manutenção do potencial de membrana da célula (como abordaremos em seguida).

## Potencial de membrana

De modo geral, as células de um organismo apresentam diferenças na concentração de íons (cargas elétricas) através da MP, que levam à formação de um potencial elétrico da ordem de poucos milivolts (mV) até mais de 100 mV. Esse **potencial de membrana de repouso** é constante na maioria dos tipos celulares, mas pode variar drasticamente em células excitáveis, como as sensoriais, nervosas e musculares. Esse potencial é mantido pelo transporte ativo de íons, que acontece através da MP (como a bomba sódio-potássio), mas também depende de fatores como a mobilidade e permeabilidade iônica (controlada pelas proteínas transportadoras presentes na MP), bem como das diferenças de concentração de íons entre os meios extra e intracelular.

Os principais íons envolvidos na formação do potencial de membrana são  $K^+$  e  $Na^+$ , seguido de  $Cl^-$ . Em geral, as células mantêm um potencial de membrana negativo, com maior quantidade de cargas ou íons positivos no meio extracelular. No caso das células excitáveis, pode haver um aumento súbito desse potencial de membrana, em um fenômeno chamado de **potencial de ação**. Esse processo envolve um rápido influxo de íons positivos para dentro da célula, como o  $Na^+$  (despolarização), seguido de um retorno ao potencial de repouso (repolarização), passando por um estado transitório de potencial ainda mais negativo do que o repouso (hiperpolarização).

O potencial de ação transfere informações de uma célula para outra. Assim, embora a formação desse potencial seja essencialmente a mesma em todos os casos, sua frequência de disparo é a característica que determina qual é a informação transmitida, assim como a informação digital utilizada em computadores.

Os potenciais de membrana são iniciados pela despolarização de uma membrana em repouso, como discutido anteriormente. Porém, existem diversas causas que levam a uma despolarização inicial da membrana, como o calor, sons, movimento, fótons, potenciais de membrana de outras células, entre outros. A despolarização de membrana deve atingir ou ultrapassar um potencial limite basal para que o potencial de ação seja desencadeado e, portanto, trata-se de um fenômeno “tudo ou nada”.

O mecanismo para o disparo de um potencial de membrana é baseado na alteração da condutância iônica (capacidade de transporte de íons) através da membrana, em particular, dos íons  $Na^+$ . A permeabilidade da membrana ao sódio é voltagem dependente, ou seja, a condutibilidade do sódio é afetada pelo potencial de membrana. Esse fenômeno também ocorre com outros íons, como o  $K^+$ , mas a variação na permeabilidade é mais lenta. O aumento repentino na permeabilidade da membrana aos íons  $Na^+$  leva ao disparo do potencial de ação.



### Assimile

Veja o passo a passo do processo de formação do potencial de ação no link disponível a seguir: <[http://200.156.70.12/sme/cursos/BIO/BBC2/modulo3/aula10/extra\\_11.php?intModulo=3&intPagina=7&intAula=10&intDisciplina=12&intCurso=1](http://200.156.70.12/sme/cursos/BIO/BBC2/modulo3/aula10/extra_11.php?intModulo=3&intPagina=7&intAula=10&intDisciplina=12&intCurso=1)>. Acesso em: 22 mar. 2017.

## Propagação axonal

A membrana plasmática de células excitáveis não somente permite a formação de um potencial de ação, mas também possibilita sua transmissão. Em uma célula nervosa típica, o potencial de ação é iniciado no cone axonal (região de comunicação entre o corpo celular e o axônio) e se propaga por toda a extensão do axônio até chegar ao terminal sináptico. No entanto, a propagação do potencial de ação é muito mais lenta do que a observada em circuitos elétricos, por causa de uma série de limitações impostas pelos sistemas biológicos. Diversos invertebrados e alguns vertebrados mais primitivos têm axônios gigantes, que apresentam velocidades de transmissão do potencial de ação mais elevadas (quanto maior o diâmetro do axônio, maior sua velocidade de transmissão do potencial de ação). Um provável papel desses neurônios especializados está relacionado à obtenção de um rápido reflexo, como no caso de respostas a predadores. Esses neurônios desencadeiam respostas comportamentais pouco precisas, como a flexão corporal dos peixes.



### Assimile

As células nervosas ou neurônio possuem três regiões básicas: o corpo celular (que tem a maior parte das organelas celulares, incluindo o núcleo); os dendritos (ramificações que recebem informações) e os axônios (ramificações que transmitem informações). Veja no esquema disponível em: <<http://www.sobiologia.com.br/figuras/Fisiologiaanimal/nervoso5.jpg>>. Acesso em: 22 mar. 2017.

Boa parte dos vertebrados e alguns invertebrados têm seus axônios recobertos por uma série de capas isolantes, com intervalos não isolados. Este isolamento é formado pelas células de Schwann, que se enrolam sobre os axônios e, muitas vezes, acumulam lipídios, dando origem às bainhas de mielina. Entre os isolamentos de mielina, podem ser observadas pequenas regiões não isoladas, denominadas de nódulos de Ranvier.

A mielinização do axônio se mostra como uma alternativa para o aumento da velocidade de propagação da informação nervosa. O potencial de ação ocorre apenas nos nódulos de Ranvier (únicos pontos do axônio onde há a interface do meio externo com o

intracelular, possibilitando o influxo de íons  $\text{Na}^+$ ), de modo que a despolarização acontece de modo saltatorial (condução de "salto") de um nódulo para o próximo, que resulta em um aumento na velocidade de propagação da despolarização. Esse método de transmissão de sinal apresenta, ainda, uma segunda vantagem, que é a economia energética, pois apenas uma pequena porção da MP do axônio está comprometida com sustentação do potencial de ação.

Os nervos periféricos dos animais apresentam uma grande diversidade de neurônios, com axônios variando em diâmetro e na presença ou ausência de bainha de mielina. Consequentemente, a velocidade de condução de sinais varia bastante, o que se relaciona intimamente com as respostas comportamentais de um organismo.



### Exemplificando

Será que as preguiças, aqueles mamíferos tão vagarosos, têm neurônios com baixa velocidade de condução? Na verdade, não. Embora a velocidade de condução dos neurônios das preguiças seja um pouco mais lenta quando comparada aos demais mamíferos, ela não seria o suficiente para explicar a sua lentidão nos movimentos. Acredita-se que essa letargia esteja mais relacionada a uma baixa velocidade de contração muscular.

## Transmissão sináptica

O potencial de ação é transmitido de uma célula à outra através de um mecanismo conhecido como sinapse. São observados dois tipos de sinapses:

- Sinapses elétricas: o potencial de ação proveniente da célula transmissora (pré-sináptica) é transferido para a célula receptora (pós-sináptica) eletronicamente e exigem organizações anatômicas específicas e propriedades de membranas especializadas. Neste caso, as células pré e pós-sinápticas estão justapostas e apresentam especializações de membrana do tipo junções comunicantes. Essas junções consistem em um conjunto de canais (conexons) que conectam o citosol de células adjacentes, permitindo o fluxo de íons e pequenas moléculas entre as células pré e pós-sinápticas. As junções comunicantes possibilitam a passagem de  $\text{Na}^+$  de uma célula à outra, despolarizando-a e transmitindo o potencial de ação.

As sinapses elétricas são, geralmente, observadas nos casos em que ocorre uma grande sincronização dos órgãos efetores. Elas dependem de um grande fluxo iônico entre as células para a transmissão do potencial de ação. Essa limitação é, provavelmente, a principal causa da raridade desse tipo de sinapse, uma vez que os axônios dificilmente produzem fluxos iônicos intensos o suficiente para esse tipo de transmissão. Além disso, as sinapses elétricas não permitem integrações de sinais mais complexas.

- Sinapses químicas: esta classe de sinapses conectam células sensoriais a neurônios, neurônios entre si e neurônios de células efetoras. Essa comunicação é possível por conta de uma estrutura mais complexa do que a observada nas sinapses elétricas. As junções neuromusculares são um exemplo típico de uma sinapse química entre uma célula pré (neurônio) e pós-sináptica (músculo). O axônio termina em um botão sináptico exibindo mitocôndrias e pequenas vesículas sinápticas, contendo moléculas de neurotransmissores. Entre as duas células, existe um espaço bem definido, denominado de fenda sináptica, preenchido com mucopolissacarídeos. As células musculares pós-sinápticas recebem o potencial de ação por uma especialização chamada de placa motora.

A sinapse química ocorre de acordo com os seguintes eventos:

- a) O potencial de ação da célula pré-sináptica que despolariza a sua membrana.
- b) Aumento da permeabilidade ao  $\text{Ca}^{2+}$  da membrana pré-sináptica despolarizada, levando ao influxo deste íon para o interior do botão sináptico.
- c) O aumento intracelular de  $\text{Ca}^{2+}$  no botão sináptico que leva à fusão das vesículas sinápticas com a MP, liberando os neurotransmissores na fenda sináptica.
- d) Os neurotransmissores difundem-se por meio da fenda sináptica e se ligam, de modo reversível, aos receptores de membrana pós-sináptica.
- e) A associação de neurotransmissor-receptor que promove o aumento de permeabilidade da MP da célula pós-sináptica a diversos íons ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}_2^+$ ,  $\text{Cl}^-$ , etc.), despolarizando a placa motora.
- f) O potencial da placa motora que se espalha eletronicamente

e dá início a um potencial de ação que se propaga pela MP da célula pós-sináptica. Os neurotransmissores são removidos da fenda sináptica através da retomada pelo botão sináptico e pela hidrólise enzimática dos neurotransmissores remanescentes.

Algumas substâncias podem influenciar na transmissão de sinal pela sinapse química. Agentes químicos ou drogas que atuam de modo similar aos neurotransmissores são chamados de agonistas, enquanto substâncias que reduzem ou impedem a transmissão sináptica são denominadas de antagonistas.



**Refleta**

O coração é um órgão de alta complexidade, composto, principalmente, por células musculares estriadas cardíacas. Para seu funcionamento correto, suas diferentes regiões devem contrair de modo sincronizado, como uma "onda" de contração. Na sua opinião, qual é o tipo de sinapse envolvida na contração muscular cardíaca? Química ou elétrica? Para responder a essas perguntas, considere a seguinte condição: a contração do coração é um processo extremamente coordenado, em que as células musculares cardíacas apresentam sinapses elétricas capazes de transmitir a onda de despolarização entre elas de modo coordenado.

## **Integração neuronal**

As sinapses promovem a transmissão de potenciais de ação em redes neuronais extremamente complexas. Geralmente, um único neurônio exibe centenas ou até milhares de terminais pré-sinápticos. Esse grande volume de informações é integrado no cone axonal para gerar informações que serão transmitidas através do axônio. As células eferoras, por outro lado, raramente integram informações, recebendo sinais de um único neurônio. No caso do músculo esquelético estriado de invertebrados, há a ocorrência de mais de um tipo de neurônio, que são excitatórios e inibitórios.

Em alguns casos, um grande número de terminais pré-sinápticos devem ser despolarizados para que um potencial de ação seja produzido no cone axonal do neurônio integrador. A atividade de um terminal pré-sináptico é somada à de outros terminais. Esse tipo de integração é conhecido por "somatório espacial". Em outras situações, a despolarização de um segundo terminal se sobrepõe a

de um primeiro terminal pré-sináptico despolarizado. Essa integração é denominada de somatório temporal.

Alguns sinais transmitidos por uma célula pré-sináptica podem formar potenciais que tornam a célula pós-sináptica mais susceptível a gerar um potencial de ação. Esse potencial é chamado de potencial pós-sináptico excitatório. Em contraposição, o potencial pós-sináptico inibitório torna a célula pós-sináptica menos sensível à despolarização.

## Sem medo de errar

Agora já conhecemos mais alguns conceitos sobre a fisiologia animal e estamos mais qualificados a ajudar a equipe de pesquisadores que conhecemos anteriormente.

Como já discutido, esses profissionais estão em busca de um novo medicamento que possa atuar como analgésico. Nessa etapa do trabalho, está sendo desenvolvida uma droga capaz de atuar em nível celular. De acordo com estudos prévios, sabe-se que essa nova substância atua sobre a membrana plasmática.

Assim, com base no que foi abordado até o momento, essa droga analgésica deve atuar sobre quais componentes da membrana plasmática? Dê um exemplo desse componente e explique, em linhas gerais, como esse medicamento atuaria.

Considerando que a dor é uma resposta do organismo a um estímulo danoso, ela envolve uma série de sinais, provenientes de locais distintos do corpo, que são integrados e processados, sendo interpretados como dor no sistema nervoso central. Esse processo envolve a formação de potenciais de ação e sua transmissão de célula a célula por sinapses.

A membrana plasmática é composta, basicamente, por três componentes principais: lipídios, proteínas e carboidratos. A formação do potencial de ação depende de proteínas de membranas responsáveis pelo transporte de íons (principalmente:  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  e  $\text{Ca}^{2+}$ ) entre os meios intra e extracelular. Portanto, o novo medicamento analgésico deve atuar sobre proteínas de membrana, como transportadores de íons de sódio, potássio, cloreto ou cálcio, ou a bomba sódio-potássio ATPase. Desse modo, a droga impediria a formação do potencial de ação e, conseqüentemente, a informação sobre a dor não seria transmitida a partir do seu ponto de origem.

### O cérebro e suas cores

#### Descrição da situação-problema

Alguns pesquisadores dessa equipe trabalham especificamente com a fisiologia nervosa de diferentes organismos, especialmente mamíferos. Em um determinado dia, você acompanhou o trabalho desses profissionais enquanto eles dissecavam o encéfalo de um chimpanzé. Em pouco tempo, você notou dois tons de cores distintos nesse órgão. Os pesquisadores explicaram que se trata das substâncias cinzenta e branca. Esta última apresenta a coloração mais clara por causa da alta quantidade de mielina presente, enquanto que a “massa cinzenta” é pobre nessa substância. Quais são as principais estruturas dos neurônios predominantes nessas regiões? Em qual delas é formado o potencial de ação? Em qual delas a velocidade de condução do potencial de ação é mais rápida? Por quê?

#### Resolução da situação-problema

A substância branca é formada por axônios revestidos por um material isolante chamado de mielina. Já a substância cinzenta é formada por corpos celulares e dendritos. O potencial de ação tem início no cone axonal, que corresponde à região do corpo celular que fica na base do axônio. Portanto, o potencial de ação é formado na substância cinzenta e segue, em velocidade avançada, através da substância branca. A condução do potencial de ação é mais veloz na presença de mielina, pois ela ocorre de modo saltatorial (pelos nódulos de Ranvier).

## Faça valer a pena

**1.** Dentre todas as estruturas celulares, a membrana plasmática é uma das mais importantes quando estamos considerando a formação e transmissão de potenciais de ação. Essa estrutura tem algumas propriedades fundamentais, sem as quais seria impossível a produção e transmissão de sinais.

Qual das alternativas corresponde a uma propriedade fundamental para a produção e transmissão do potencial de ação?

- a) Assimetria.
- b) Permeabilidade seletiva.
- c) Isolamento elétrico.
- d) Fluidez.
- e) Condutibilidade elétrica

**2.** As células sensoriais, nervosas e musculares são exemplos de células excitáveis, pois podem alterar drasticamente o potencial de membrana, de modo a produzir um potencial de ação. Esse potencial de ação pode ser transmitido para outros tipos celulares, permitindo que informações captadas por essas células possam ser conduzidas para outras regiões do organismo, com a finalidade de serem processadas e, eventualmente, gerarem uma resposta comportamental. A transferência do potencial de ação de uma célula a outra é chamada de sinapse.

Sobre as sinapses, é correto afirmar que:

- a) As sinapses são processos biológicos simples, que envolvem o contato entre as membranas plasmáticas das células para a condução do potencial de ação.
- b) O potencial de ação tem origem no cone axonal e pode ser transmitido tanto para os dendritos quanto para os axônios.
- c) Sinapses químicas são processos raros nos organismos, pois não permitem a integração complexa de informações.
- d) Sinapses elétricas ocorrem em órgãos que atuam de forma coordenada e rítmica.
- e) Em uma sinapse química, os neurotransmissores secretados pela célula pré-sináptica são absorvidos pela célula pós-sináptica, desencadeando um novo potencial de ação.

**3.** A transmissão de informações é dependente de um balanço iônico bastante preciso entre os meios intra e extracelular, principalmente de sódio ( $\text{Na}^+$ ), potássio ( $\text{K}^+$ ), cloreto ( $\text{Cl}^-$ ) e cálcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ). Diferenças nas concentrações desses íons presentes no meio intracelular e extracelular estabelecem um potencial de membrana da ordem de *milivolts*.

Assinale a alternativa correta.

- a) Os íons cálcio são fundamentais no processo de sinapse química.
- b) Os íons potássio são os principais atuantes na formação do potencial de ação.
- c) Os íons cloreto são os principais responsáveis pelo processo de sinapse elétrica.
- d) Os íons sódio são liberados na fenda sináptica no processo de sinapse química.
- e) Os íons atuam apenas na formação do potencial de membrana de repouso, pois o potencial de ação é formado por um fluxo de elétrons.

# Seção 1.3

## Fisiologia sensorial

### Diálogo aberto

Nesta seção, vamos acompanhar a última etapa do trabalho da equipe de pesquisadores que estão desenvolvendo um novo medicamento analgésico. Depois de muita dedicação, a equipe de pesquisadores conseguiu isolar uma droga com efeito analgésico e que pode ser produzido em larga escala. O medicamento atuará nas proteínas integrantes da membrana plasmática, como canais de sódio, potássio, cloreto e cálcio, bloqueando a sua ação. Além disso, há informações suficientes que mostram que essa droga não é tóxica para uso em humanos, embora não se saiba ao certo quais são os possíveis efeitos colaterais do uso dessa droga. A próxima etapa consiste em realizar testes clínicos em pacientes voluntários para avaliar com maior precisão quais são os efeitos desse analgésico.

Considerando os alvos sobre os quais esse analgésico atua, faça uma previsão de um importante efeito colateral do uso desse medicamento, explicando seu raciocínio. Qual seria o efeito desse medicamento sobre o sistema sensorial?

### Não pode faltar

#### Órgãos sensoriais e suas funções

As células sensoriais são capazes de detectar informações que permitem aos animais responder a estímulos provenientes dos ambientes internos e externos. Essa informação sensorial é inicialmente captada por uma membrana plasmática especializada, que por sua vez é transduzida em um potencial receptor elétrico. Esse potencial é codificado pela liberação de potenciais de ação transmitidos pelo sistema nervoso periférico até o sistema nervoso central, onde serão processados, interpretados, recebendo uma resposta adequada para, posteriormente, ser enviada às estruturas efetoras.

Podemos classificar os sistemas sensoriais de acordo com a natureza do estímulo ao qual ele responde. Esses sinais podem ter

origem química, térmica, por movimento mecânico, por campos elétrico e magnético e por estímulo luminoso.

As estruturas associadas aos receptores, como as células sensoriais e de suporte, são intimamente adaptadas à natureza do estímulo. A fibra nervosa aferente leva a informação do receptor sensorial para o sistema nervoso central como uma série de potenciais de ação. No entanto, a natureza do estímulo é determinada pelo ponto de terminação da fibra nervosa no sistema nervoso central.



### Exemplificando

Um fotorreceptor presente na retina dos vertebrados responde apenas à incidência de luz. Esse estímulo é transmitido por fibras nervosas até o córtex visual no sistema nervoso central, que vai interpretar os potenciais de ação que chegam como detecção de luz. Caso os fotorreceptores respondam a qualquer outro estímulo (pressão ou movimento mecânico), o córtex visual continuará interpretando esses potenciais de ação como estímulo visual.

Exteroceptores são receptores sensoriais que respondem ao ambiente externo, como ocorre no caso da visão, audição e olfação. No entanto, os intraceptores monitoram as condições do ambiente interno de um organismo, como os barorreceptores, que monitoram a pressão arterial.

Os receptores sensoriais podem ser compostos por simples terminações nervosas provenientes diretamente do sistema nervoso periférico ou por células não neuronais especializadas.

## Quimiorrecepção

A quimiorrecepção consiste na detecção de substâncias químicas específicas. Grande parte dos receptores são proteínas presentes na membrana plasmática, apresentando formatos específicos que respondem a certos compostos químicos em particular. Em geral, a ligação desse composto químico ao receptor resulta na abertura de canais iônicos presentes na membrana plasmática, levando à despolarização da célula sensorial e à iniciação de um potencial de ação. Nesta seção, vamos abordar os dois principais exemplos de quimiorrecepção: os sentidos da gustação (paladar) e olfação (olfato).

Tanto a gustação quanto a olfação são os sentidos mais universais

entre os animais, sendo importantes para as mais básicas atividades animais: alimentação e reprodução. O paladar e o olfato captam moléculas dissolvidas tanto na saliva próxima às papilas gustativas quanto no muco que recobre o epitélio olfativo.

A sensibilidade ao sabor adocicado é amplamente observada em invertebrados e vertebrados. A percepção do sabor amargo também parece ser antiga, do ponto de vista evolutivo, podendo ser observada em protozoários, poríferos, anelídeos, crustáceos, moluscos, equinodermos e em todas as classes de cordados. Praticamente todos os animais respondem ao sabor azedo, exibindo receptores para íons  $H^+$ .

De modo geral, os animais exibem alguma forma de movimento como resposta ao estímulo químico. Esse movimento direcionado é chamado de quimiotaxia.

É provável que as células quimiossensoriais tenham evoluído independentemente a partir de neurônios, células ciliadas ou não ciliadas em diversas linhagens de animais. Portanto, os quimiorreceptores apresentam ampla variação estrutural.

Os receptores olfativos de vertebrados são neurônios (células sensoriais primárias) localizados na mucosa olfativa e exibem um axônio e cílios sensoriais. Em algumas espécies, os cílios estão ausentes e, em seu lugar, observam-se microvilosidades sensoriais. Já os receptores do paladar dos vertebrados são células especializadas (células sensoriais secundárias) que se comunicam com neurônios. Esses receptores são observados, geralmente, na cavidade bucal ou faringe dos vertebrados, embora possam ser encontrados em outras estruturas. Peixes apresentam uma sensibilidade química geral à acidez, alcalinidade e salinidade, além de outros mais específicos. Os mamíferos, geralmente, exibem quatro tipos de receptores do paladar: para doce, salgado, azedo e amargo. Além disso, esses animais possuem receptores para água. Répteis apresentam uma grande variedade na composição dos seus receptores de paladar, mas esses animais tendem a utilizar mais o olfato. Aves exibem um senso de paladar pouco desenvolvido, embora espécies que se alimentem de néctar tenham sensibilidade ao sabor doce.

Os receptores odoríferos dos vertebrados são mais variados e específicos do que os receptores de paladar. Seres humanos, por exemplo, podem distinguir entre cerca de 10 mil odores diferentes,

sendo resultado da combinação de sete odores primários: cânfora, almíscar, floral, menta, éter, azedo e pútrido. Milhares de neurônios olfativos, cada qual especializado na percepção de apenas um tipo de odor, atuam em conjunto para a percepção do cheiro, criando um espectro olfativo.

Todos os animais apresentam ao menos um sentido geral a componentes químicos, incluindo animais invertebrados. Em cnidários, por exemplo, a presença de peptídeos e aminoácidos desencadeiam um comportamento alimentar. Boa parte dos estudos realizados com quimiorreceptores envolvem insetos, por causa da sua organização anatômica.

Nos insetos, podemos observar quimiorreceptores em qualquer parte do corpo, embora eles estejam localizados preferencialmente nas peças bucais e nos tarsos das pernas. Cada receptor, denominado de sensilo, é formado por uma projeção da cutícula que reveste o corpo dos insetos, com uma abertura em sua extremidade e que contém cerca de cinco neurônios em seu interior. Esses quimiossensores são capazes de identificar uma série de estímulos químicos, como açúcares, ácidos graxos, sais minerais, íons  $H^+$  e diversos outros íons.

Os receptores olfativos dos insetos estão concentrados em suas antenas. Sua estrutura se assemelha bastante às sensilas discutidas anteriormente. Essas sensilas podem ser específicas ou generalistas no que diz respeito aos estímulos químicos reconhecidos.



### Pesquise mais

Os feromônios são moléculas específicas utilizadas em diferentes formas de comunicação intraespecífica, incluindo a procura por parceiros sexuais. Em geral, os feromônios são utilizados para atrair o indivíduo ou os gametas do sexo oposto. Saiba mais sobre essas curiosas moléculas no artigo:

DALACQUA, Mariana; BARROS, Mirna D. Feromônios humanos. **Arquivos Médicos dos Hospitais e da Faculdade de Ciências Médicas da Santa Casa**, São Paulo, v. 51, n. 1, p. 27-31, 2006. Disponível em: <[http://www.fcmscsp.edu.br/files/vlm51n1\\_5.pdf](http://www.fcmscsp.edu.br/files/vlm51n1_5.pdf)>. Acesso em: 9 abr. 2017.

## Termorrecepção

A temperatura é um dos principais fatores físicos do ambiente

externo, pois ele determina a taxa de uma grande variedade de processos físicos e metabólicos. A temperatura é percebida pelos organismos por meio dos termorreceptores.

Os termorreceptores podem ser agrupados em duas grandes categorias: os sensores de frio (baixas temperaturas resultam no aumento da taxa de formação de potenciais de ação) e de calor (altas temperaturas levam ao aumento da taxa de formação de potenciais de ação).

Vertebrados possuem termorreceptores em sua pele e dentro do corpo (por exemplo, hipotálamo e medula espinhal). Grande parte desses receptores são células sensoriais primárias, sem estruturas especializadas. Além disso, receptores de dor (nociceptores) também respondem a variações de temperaturas muito baixas ou altas. Portanto, a sensação térmica é resultado de uma combinação de estímulos recebidos por diferentes termorreceptores e nociceptores.

Alguns termorreceptores apresentam uma característica denominada de adaptação, que consiste na diminuição da sensibilidade resultante de um estímulo contínuo. No entanto, essa característica pode ou não estar presente nos termorreceptores dependendo de sua função.



### Refleta

Os termorreceptores presentes no hipotálamo dos mamíferos (estrutura, esta, responsável pela regulação da temperatura corporal) não apresenta adaptação. Por que será que isso acontece? A regulação da temperatura corporal seria comprometida caso os termorreceptores do hipotálamo se adaptassem? De fato, um termorreceptor que se adapta não seria capaz de realizar efetivamente a regulação corporal a longo prazo.

Em algumas cobras, os termorreceptores podem estar adaptados a uma outra função. Esses animais têm receptores de radiação infravermelha, que permitem a localização de presas endotérmicas, como pequenas aves e roedores. Esses receptores estão agrupados em estruturas denominadas fossetas loreais, observadas como aberturas presentes entre os olhos e as narinas. A radiação infravermelha aquece uma fina membrana localizada no interior dessas fossetas e estimula termorreceptores adjacentes, enviando um estímulo ao

cérebro do animal. Essas informações são integradas com as obtidas pelos sensores ópticos, formando uma imagem precisa baseada em estímulos visuais e térmicos.

## **Mecanorrecepção**

Os mecanorreceptores são estruturas sensoriais que detectam forças físicas aplicadas e deslocamento. Esses sensores apresentam uma grande variação estrutural, como neurônios simples (receptores de pressão dérmicos), neurônios conectados a uma simples cerda ou pelo (pelos sensoriais de insetos e mamíferos), terminais de neurônios com estruturas acessórias relativamente simples (corpúsculos de Pacini) ou estruturas sensoriais extremamente elaboradas (orelha interna de vertebrados e invertebrados). Muitos mecanorreceptores exibem um cílio ou estruturas semelhantes. Nos vertebrados, há um cílio altamente especializado (cinocílio) ou microvilosidades (estereocílio).

Esses estímulos físicos são utilizados para detectar diferentes tipos de informação, como tensionamento e dobramento de tecidos, distensão muscular, movimento de pelos e cerdas, movimento de fluidos, equilíbrio estático e dinâmico e audição.

Os invertebrados exibem uma grande variedade de mecanorreceptores espalhados pela superfície corporal, com a função de detectar o contato direto com elementos do ambiente, sons e movimentos. Os artrópodes têm mecanorreceptores de alta complexidade. Os tricobótrios, por exemplo, são estruturas sensoriais observadas em apêndices posteriores de grilos e são capazes de detectar correntes de ar e sons de baixa frequência. Os tricobótrios têm um neurônio associado a ele, com o corpo celular localizado à base e com o dendrito que se projeta em seu interior. Desse modo, o movimento do tricobótrio gera um potencial de ação cuja polaridade e intensidade varia de acordo com a direção do movimento. Esses receptores são assimétricos, ou seja, desencadeiam uma maior resposta pelo seu estímulo em uma direção e menor na direção oposta.

Alguns mecanorreceptores dos insetos são fásicos (respondendo apenas à mudança de posição) ou tônicos (respondendo continuamente à deformação). Uma resposta fásica é aplicada em movimentos direcionais rápidos, como no voo. Já a

resposta tônica pode ser observada no monitoramento de um comportamento constante, como na manipulação de presas.

Os estatocistos são receptores de gravidade que permitem que o um animal determine a direção da gravidade, ou seja, a direção “para cima” e “para baixo” e está presente em uma grande variedade de invertebrados (cnidários, anelídeos, moluscos, crustáceos e equinodermos, mas raramente em insetos). De modo geral, os estatocistos apresentam um estatólito, estrutura formada por um grânulo denso de carbonato de cálcio ou areia. O movimento do estatólito em relação à gravidade estimula diferentes células sensoriais do estatocisto, gerando informações sobre a localização do animal em função da superfície terrestre.

O papel sensorial dos mecanorreceptores dos vertebrados é tão variado quanto o observado nos invertebrados. Neste curso, vamos dar enfoque ao mecanismo observado na orelha interna humana para captar vibrações sonoras provenientes do ambiente.

A orelha interna humana é um bom exemplo da complexidade estrutural auditiva dos mamíferos. A orelha externa é responsável por coletar vibrações sonoras e direcioná-las para a orelha média. Esta porção da orelha humana é responsável por transmitir os sons para a orelha interna por meio da membrana timpânica. Os ossículos da orelha média transmitem a informação sonora do tímpano para a orelha interna, na qual a vibração mecânica será captada pelos mecanorreceptores em um órgão em forma “de espiral” denominada de cóclea. Em seu interior, algumas fileiras de células ciliadas mecanorreceptoras (que formam os órgãos de Corti) se distribuem ao longo de todo o comprimento da cóclea. As vibrações mecânicas transmitidas para o fluido interno desse órgão deslocam os estereocílios das células mecanorreceptoras, resultando na abertura dos canais de íons e na geração de potenciais de ação.

O comprimento dos cílios das células do órgão de Corti aumentam ao longo de sua extensão. Desse modo, cada célula ciliada responde diferentemente ao estímulo acústico: os cílios mais curtos são preferencialmente deformados por sons de alta frequência (4 kHz), enquanto os mais longos são estimulados por sons de baixa frequência (por volta de 1 kHz). Assim, as propriedades físicas de cada grupo de células ciliadas “afina” cada célula para diferentes frequências.

Alguns vertebrados são capazes de detectar a presença de objetos distantes por meio do eco formado a partir de sons emitidos por esses animais e refletem nos elementos ao seu redor. Essa adaptação é chamada de ecolocalização e é similar ao princípio que o radar utiliza. Trata-se de um incrível exemplo biológico de um sistema sensorial “transmissor-receptor”, no qual um animal é capaz de detectar a energia do sinal que ele emite e que é refletido de volta (ou modificado) por objetos distantes presentes em seu ambiente.

A ecolocalização é utilizada por animais que são ativos à noite, são aquáticos ou cavernícolas. Portanto, esses organismos não contam com a presença de luz e de sua visão para localizar alimento. Essa adaptação é utilizada tanto na obtenção de alimento como para a movimentação precisa desses organismos através do ambiente. Morcegos são os animais mais bem estudados que exibem ecolocalização, mas outros organismos também são capazes de se ecolocalizarem, como golfinhos e musaranhos.

### **Eletrorrecepção e magnetorrecepção**

Alguns peixes predadores, como tubarões e arraias, são capazes de detectar pequenas correntes elétricas geradas pelos tecidos de suas presas. Parte desses animais produzem um campo elétrico endógeno que permite a localização de objetos em seus arredores e, também, a comunicação intraespecífica. Os peixes elétricos fortes, como as enguias e arraias elétricas, utilizam poderosas descargas elétricas para imobilizar suas presas.

Esses peixes predadores e elétricos fracos possuem eletrorreceptores em forma de ampola distribuídos ao longo do seu corpo, em íntima associação à linha lateral (a partir da qual evoluíram os eletrorreceptores). Esses receptores são formados por células ciliares modificadas que delimitam um compartimento semelhante a uma garrafa, preenchido com um material gelatinoso e com células sensoriais localizadas na base da estrutura. Em tubarões e arraias esses eletrorreceptores são conhecidos como ampola de Lorenzini.

Os eletrorreceptores de alguns peixes são sensíveis o suficiente para detectar o campo magnético terrestre. A sensibilidade ao campo magnético da Terra permite a orientação norte-sul dos animais e, até mesmo, a percepção de latitude.

A magnetorrecepção foi observada em peixes de água salgada (por causa da alta condutibilidade elétrica da água salgada), em algumas bactérias, insetos e aves. A magnetodetecção é um aspecto intrigante da navegação das aves, principalmente das espécies migratórias. Esses animais são capazes de viajar usando o posicionamento das estrelas e do sol como orientação, além de outros elementos, como infrassons e olfato. No entanto, experimentos realizados com aves migratórias submetidas a campos magnéticos artificiais demonstraram a capacidade desses animais de identificar corretamente o eixo norte-sul, apesar de eles não serem capazes de distinguir o norte do sul.

## Fotorrecepção

A detecção de luz é amplamente observada nos organismos vivos, variando desde uma fotossensibilidade difusa, através de tecidos não especializados, até células fotossensoriais altamente especializadas organizadas em órgãos complexos, capazes de detectar um único fóton, discriminando cor e formando imagens focadas e nítidas.

A luz visível corresponde à radiação eletromagnética com comprimentos de onda entre 400 nm (violeta) e 700 nm (vermelho). Essa definição é baseada apenas na sensibilidade do sistema visual humano, pois existem espécies de animais que são capazes de detectar radiação ultravioleta ou infravermelha.



### Assimile

A luz visível corresponde a apenas um pequeno segmento do contínuo espectro de radiação eletromagnética, que varia desde as energéticas radiações gama (com baixo comprimento de onda), até as radiações pouco energéticas de grande comprimento (utilizadas, geralmente, na transmissão de sinais de rádio).

A luz é percebida pelos animais através de estruturas especializadas contendo células fotorreceptoras. Tais organizações podem variar em tamanho e complexidade. Os protozoários do gênero *Euglena* apresentam uma porção do citoplasma fotossensível que contém um pigmento vermelho-alaranjado. Alguns organismos multicelulares possuem fotorreceptores compostos por uma camada de células receptoras. Esses fotorreceptores são primitivos em sua função,

sendo capazes, apenas, de gerar informações sobre a presença e direção da fonte luminosa.

Outros animais exibem um olho em forma de cálice, com uma estreita abertura para a passagem da luz, permitindo um direcionamento razoável para a detecção da luz e possibilita a formação de imagens.

Olhos vesiculares apresentam uma córnea transparente e uma lente capaz de focar a luz em uma camada fotorreceptora de células, conhecida como retina. Olhos vesiculares de alta complexidade podem ser observados em invertebrados (cefalópodes) e vertebrados.

Diversos vertebrados possuem um terceiro olho, denominado de olho pineal ou médio. Alguns deles possuem apenas um vestígio dessa estrutura, chamada de glândula pineal. Essas estruturas fotorreceptoras, provavelmente, não são capazes de formar imagens e sua função deve estar associada à simples detecção de luz, de predadores, de alimentos ou para o controle do ciclo circadiano (período de claro/escuro).

Boa parte dos anelídeos, moluscos e artrópodes têm um olho convexo. Os omatídeos (unidades fotorreceptoras) se projetam radialmente para fora da superfície corporal a partir de uma base central. Cada omatídeo possui sua própria lente, e é capaz de direcionar a luz, contém pigmentos e cerca de seis a nove células fotorreceptoras. Portanto, cada uma dessas unidades forma uma imagem independente. A quantidade de omatídeos presentes em um olho convexo pode variar desde um a mais de 10 mil.

Os olhos vesiculares e convexos podem produzir imagens nítidas. Olhos simples funcionam como uma câmera primitiva, sem lentes e com abertura pinhole. Nesse tipo de dispositivo, a luz entra na câmera através de um pequeno buraco e forma uma imagem nítida, mas de pouca intensidade na parte posterior da câmera. A presença de uma lente e uma íris (que controla o diâmetro da abertura por onde passa a luz) aumenta consideravelmente a capacidade de formação de imagem. Os olhos dos cefalópodes e vertebrados possuem uma lente e uma íris bem desenvolvida, que direcionam a luz e controlam a quantidade de luminosidade que entra no olho.

A retina é a camada especializada de fotorreceptores e neurônios sobre a qual se projeta a imagem que chega ao olho. Essa estrutura é composta, principalmente, por cones (fotorreceptores responsáveis

pela detecção de cor), bastonetes (fotorreceptores responsáveis pela detecção de movimento), células pigmentares, células nervosas e acessórias. As células fotorreceptoras são longas, com uma porção cilíndrica, que contém pigmentos e é fotossensível, e outra nucleada na extremidade oposta. Nos cefalópodes, as porções fotossensíveis dessas células estão voltadas para o interior (centro) do olho. Desse modo, a luz que entra no olho atinge a região fotossensível da retina em primeiro lugar. Já no caso do olho dos vertebrados, as porções fotossensíveis dos cones e bastonetes estão voltadas para o lado oposto, de modo que a luz incidente que entra no olho deve atravessar as porções nucleadas das células receptoras e suas projeções neuronais antes de atingir as regiões fotossensíveis. Portanto, dizemos que o olho dos vertebrados é invertido.

A porção fotorreceptora das células sensoriais é formada por uma extensa região citoplasmática com grandes quantidades de membranas dobradas, contendo proteínas pigmentares ou cromoproteínas. As rodopsinas são as mais comuns dessas proteínas e se encontram inseridas nas membranas. Os cones diferem dos bastonetes, entre outras coisas, pela presença da cromoproteína iodopsina.

Olhos de animais que distinguem diferentes cores apresentam células fotorreceptoras com diferentes pigmentos, que absorvem radiações em comprimentos de onda distintos. Há três tipos de iodopsinas nos cones dos seres humanos, cada uma absorvendo radiação com comprimentos de onda de 445 nm (azul), 535 nm (verde) e 570 nm (amarelo). A combinação dos sinais recebidos pelos diferentes cones resulta na percepção das mais de 1500 cores que podemos distinguir.

A absorção de um fóton por uma cromoproteína desencadeia uma complexa série de reações químicas, que converte o pigmento em outra substância que não absorve luz. Após algum tempo, reações químicas regeneram as cromoproteínas e o processo de absorção de luz pode ser repetido. Esse fenômeno é conhecido como fotorregeneração.

A distribuição de cones na retina dos vertebrados não é homogênea. Em geral, essas células estão concentradas em uma (ou mais) região, denominada de fóvea. A luz que chega ao olho é direcionada para essa região da retina para a obtenção de grande quantidade de informação luminosa.

A imagem que chega ao olho é projetada pelo sistema de lentes sobre a retina, formando uma imagem invertida. Esta imagem é novamente invertida durante seu processamento no cérebro. Além disso, a informação que chega no olho é plana ou bidimensional, ou seja, não contém a característica da profundidade. A terceira dimensão é adicionada durante o processamento no sistema nervoso central, pela comparação entre as imagens formadas pelo olho direito e esquerdo. Este fenômeno é chamado de visão binocular.

## Sem medo de errar

Agora que conhecemos um pouco mais sobre os diversos sistemas sensoriais observados nos animais, podemos integrar esse conhecimento com tudo o que foi discutido no início da unidade para ajudar os pesquisadores que estão trabalhando para desenvolver um analgésico.

“Considerando os alvos sobre os quais esse analgésico atua, faça uma previsão de um importante efeito colateral do uso desse medicamento, explicando seu raciocínio. Qual seria o efeito desse medicamento sobre o sistema sensorial?”

O medicamento analgésico desenvolvido por esses pesquisadores atuam sobre canais de sódio, potássio, cloreto e cálcio das células do corpo. Desse modo, as células excitáveis não são mais capazes de desencadear um potencial de ação e, portanto, os sinais nervosos não serão mais gerados. O fato dessa droga atuar em componentes tão básicos no mecanismo celular, nos dá a certeza de que ela atuaria em todos os tipos de células excitáveis. Portanto, as células sensoriais não serão mais capazes de receber os estímulos ambientais. Mesmo se esses sinais fossem recebidos pelos receptores sensoriais, eles não seriam transmitidos para o sistema nervoso central e nem processados em informações efetoras. Assim, esse medicamento poderia atuar como analgésico, por atuar sobre os receptores de dor presentes em nosso corpo (nociceptores). Entretanto, poderiam ser observados efeitos colaterais extremamente graves, tais como cegueira, surdez, perda do paladar, olfato, tato, redução da atividade nervosa e muscular.

Dessa forma, conclui-se que esse medicamento não é adequado para utilização, pois os efeitos adversos acabam trazendo riscos ao paciente.

### Cores e sons

#### Descrição da situação-problema

Em uma conversa entre amigos, estavam sendo discutidos temas variados: esportes, curiosidades do dia a dia, artes, política, etc. Um dos participantes comenta sobre uma série de artistas em diferentes áreas que são capazes de “ver a cor do som” e “pintam quadros com os sons que escutam”. A princípio, você se choca com esse tipo de comentário e se mantém cético quanto a isso, mas decide fazer uma pequena e rápida pesquisa no seu smartphone para saber um pouco mais sobre o assunto. Você descobre que esses fenômenos de fato acontecem e se chamam sinestesia. Alguns artistas famosos utilizam a sinestesia em seu benefício em suas produções. O guitarrista Eddie van Halen, da banda de rock americana Van Halen, via cores associadas aos sons e as usava em suas composições.

A conversa seguiu por mais um tempo até um dos amigos comentar que esse tipo de problema deve ocorrer pela estimulação dos sensores errados no corpo, ou seja, em vez de ativar os receptores da audição (no caso de Eddie van Halen, por exemplo), seriam ativados os da visão.

Qual é sua interpretação sobre a sinestesia? Essa afirmação estaria correta? Por quê?

#### Resolução da situação-problema

Essa afirmação está incorreta. Caso o seu amigo estivesse correto, apenas as cores seriam percebidas quando houvesse um estímulo auditivo. Entretanto, as cores são sentidas junto com os sons. A sinestesia ocorre por conta de um problema no processamento da informação obtida por um dos sensores, fazendo com que diferentes sensações sejam ativadas com apenas um tipo de estímulo.

## Faça valer a pena

**1.** A quimiorrecepção é um sentido amplamente distribuído em diversos grupos de seres vivos em nosso planeta, pois está intimamente associada às necessidades fundamentais dos organismos, como a obtenção de alimento e de parceiros sexuais.

Sobre a gustação e olfação, é correto afirmar que:

- a) A sensibilidade ao doce é uma sensibilidade rara dentre os seres vivos, podendo ser observada apenas em mamíferos.
- b) O olfato dos organismos é utilizado, principalmente, para a procura de parceiros sexuais.
- c) O sabor azedo traz uma importante informação sobre a acidez do ambiente.
- d) Os sentidos da gustação e olfação não interagem entre si.
- e) Os quimiorreceptores podem ser observados apenas no trato digestivo.

**2.** O daltonismo ou discromatopsia é uma deficiência visual que dificulta a diferenciação de cores distintas. Trata-se de uma condição determinada, geralmente, por componente genético e é hereditária. Nos casos mais comuns, ocorre a perda da sensibilidade a apenas uma das cores primárias. Alguns pacientes podem exibir uma perda total da percepção das cores.

O daltonismo afeta quais das seguintes estruturas?

- a) Íris.
- b) Nervo óptico.
- c) Córnea.
- d) Bastonetes.
- e) Cones.

**3.** Um dos grandes problemas das cidades modernas é a poluição. Além da poluição mais tradicionalmente discutida, como a observada no ar e água, temos a poluição sonora, que está causando perda na sensibilidade auditiva da população. Considere as seguintes informações:

- Sons agudos correspondem a vibrações mecânicas do ar de alta frequência (maior quantidade de energia transferida).
- Sons graves correspondem a vibrações mecânicas do ar de baixa frequência (menor quantidade de energia transferida).

Sobre a perda de audição pela poluição sonora, é correto afirmar que:

- a) Inicialmente, perde-se a sensibilidade aos sons agudos, por causa do tamanho dos cílios das células mecanorreceptoras para essa frequência.
- b) Inicialmente, perde-se a sensibilidade aos sons agudos, por causa da alta energia das vibrações.
- c) Inicialmente, perde-se a sensibilidade aos sons graves, por causa da baixa energia das vibrações.
- d) Inicialmente, perde-se a sensibilidade aos sons graves, por causa do tamanho dos cílios das células mecanorreceptoras para essa frequência.
- e) A perda de sensibilidade auditiva é aleatória, podendo ter início com os sons mais graves ou agudos.

# Referências

DALACQUA, M.; BARROS, M. D. Feromônios humanos. **Arquivos Médicos dos Hospitais e da Faculdade de Ciências Médicas da Santa Casa**, São Paulo, v. 51, n. 1, p. 27-31, 2006. Disponível em: <[http://www.fcmscsp.edu.br/files/vlm51n1\\_5.pdf](http://www.fcmscsp.edu.br/files/vlm51n1_5.pdf)>. Acesso em: 9 abr. 2017.

RANDALL, D.; BURGGREN, W.; FRENCH, K. **Eckert Fisiologia Animal: mecanismos e adaptações**. 4. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2000.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal: adaptação e meio ambiente**. São Paulo: Livraria Editora Santos, 2002.

# Fisiologia do sistema nervoso, endócrino e do movimento

### Convite ao estudo

Na segunda unidade desta disciplina, vamos estudar a fisiologia dos sistemas de controle e efetores dos animais. Na primeira seção, abordaremos o funcionamento do sistema nervoso, suas diferentes estruturas e o modo como interagem, além de sua capacidade de integrar e armazenar informações importantes para o organismo. Em seguida, vamos estudar a ação do sistema endócrino e seu controle à distância nos organismos. Por fim, fechando a segunda unidade, vamos compreender como se dá o controle do movimento nos mais diversos organismos.

Os conceitos apresentados nesta unidade permitem a compreensão do modo como as informações captadas pelo sistema sensorial são transmitidas e processadas pelo sistema nervoso, gerando uma resposta que envolve fenômenos como armazenamento da informação, memória, aprendizado, liberação de hormônios e movimentos ou comportamentos complexos.

Nesta unidade, vamos acompanhar um centro clínico de diagnóstico em um dia peculiar de trabalho. Conheceremos os casos de três diferentes pacientes, que apresentam alguns problemas de saúde. Utilizando o conhecimento que será obtido nesta unidade, você auxiliará no diagnóstico desses pacientes.

O primeiro paciente apresenta um caso curioso, embora seja bastante comum na população. Ele apresentou uma crise de espirros depois de sair de um ambiente escuro para um com luminosidade intensa. Apesar dessa condição não afetar negativamente a vida do paciente, ele gostaria de saber se há alguma causa que mereça atenção ou cuidado médico. Após realizar alguns testes clínicos, foi constatado que o paciente

não apresenta alergia a qualquer componente que possa estar presente no ar. Conversando com a equipe médica, um dos membros suspeitou que a resposta para esse problema pode estar relacionada ao nervo trigêmeo ou trigeminal. Esse nervo craniano é responsável pelo controle motor e sensorial dos órgãos presentes na face, incluindo a visão e olfato. Considerando todas essas informações, qual é o possível diagnóstico para esse paciente?

# Seção 2.1

## Fisiologia do sistema nervoso

### Diálogo aberto

Caro aluno, nesta primeira seção da segunda unidade, vamos estudar o sistema nervoso, seus principais elementos e propriedades. Vamos compreender como aqueles sinais recebidos pelo sistema sensorial são recebidos e processados, gerando uma resposta pelo organismo.

Em seguida, vamos acompanhar um centro clínico de diagnósticos em um dia peculiar de trabalho. Conheceremos os casos de três diferentes pacientes, que apresentam alguns problemas de saúde. Utilizando o conhecimento que será obtido nesta unidade, você auxiliará no diagnóstico desses pacientes.

O primeiro caso avaliado inclui um caso de um paciente que sofre com uma crise de espirros quando chega a um ambiente com luminosidade intensa. Após alguns testes clínicos, foi evidenciado que esse quadro não tem origem alérgica. Um dos médicos, durante uma discussão, suspeitou que esses espirros possam estar relacionados com o nervo trigêmeo ou trigeminal, que é responsável pelo controle dos órgãos presentes na face, como a visão e o olfato. Levando em conta os dados levantados até aqui, proponha um possível diagnóstico desse paciente.

### Não pode faltar

#### O sistema nervoso e os seus principais elementos

O sistema nervoso consiste em grupos de neurônios que atuam como interface entre o sistema sensorial de recepção de sinais e o de resposta motora.

Em animais considerados mais primitivos, o sistema nervoso é formado por circuitos sensorial-motor simples. Esses circuitos são compostos por três células, ao menos: o receptor (estudados

na Seção 1.3), o efetor (como células musculares ou secretoras) e o motoneurônio (responsáveis por transmitir a informação entre o receptor e o efetor).

O sistema nervoso da maioria dos animais é, em geral, mais complexo, exibindo circuitos com mais de três células. Entre os receptores e efetores existem interneurônios adicionais que permitem uma enorme complexidade de interpretações das informações sensoriais, gerando complexas respostas motoras e padrões comportamentais.

Nos animais mais primitivos, o sistema nervoso se organiza como uma rede difusa de interneurônios. Já nos animais considerados derivados (como moluscos, artrópodes e vertebrados), ocorre uma centralização dos neurônios responsáveis pela interpretação sensorial e controle motor e a redução do processamento de informações no sistema nervoso periférico. Os nervos sensoriais enviam suas informações para agrupamentos de neurônios especializados. Caso os corpos celulares desses neurônios estejam localizados fora do sistema nervoso central (SNC), este agrupamento é chamado de gânglio, e se eles estiverem localizados dentro do SNC são chamados de nuclear. Tanto os neurônios ganglionares quanto os nucleares se comunicam com outros neurônios através de cordões de tecido nervoso e também enervam as células efectoras pelos neurônios motores.

Uma segunda especialização do sistema nervoso em animais derivados é o desenvolvimento de um encéfalo, que consiste em uma concentração de tecido nervoso do SNC na região anterior do corpo. Esse processo é denominado de cefalização e está relacionado à simetria bilateral desses animais. Tal processo ocorreu independentemente em diferentes linhagens de animais invertebrados e vertebrados pela migração dos gânglios do cordão nervoso para a região anterior do corpo.

Os dois principais componentes do sistema nervoso são os neurônios e as células da glia (ou neuroglia).

Os neurônios são células excitáveis e sua estrutura básica e sua fisiologia foram discutidas na Seção 1.2. Os neurônios têm três estruturas básicas: um corpo celular, dendritos (que recebem informações de células sensoriais ou outros neurônios) e axônios (que conduzem sinais para outras células). Assim, os neurônios são células

polarizadas, exibindo um sentido de condução dos sinais nervosos.

Os neurônios podem ser classificados em três tipos:

- Unipolares: têm corpo celular esférico e com um único prolongamento, que se bifurca em uma árvore dendrítica e um axônio.
- Bipolares: apresentam um prolongamento dendrítico e outro axonal, que se projetam a partir do corpo celular.
- Multipolares: a partir do corpo celular, observam-se inúmeros prolongamentos dendríticos e apenas um único axônio.



### Assimile

Para saber um pouco mais sobre essa classificação dos neurônios, acesse o link: <<http://www.icb.usp.br/mol/9-2-neuronios1.html>> (acesso em: 22 maio 2017). Além de uma breve descrição de cada uma das categorias de neurônios, você terá acesso a um esquema com as diferenciações morfológicas entre eles.

As células da glia não são excitáveis e podem ser observadas no SNC em íntima associação com os neurônios, sendo responsáveis por fornecer nutrientes a eles. Os vertebrados possuem três tipos destas células:

- Astrócitos: exibem numerosos prolongamentos citoplasmáticos que se associam aos capilares sanguíneos e neurônios, controlando a passagem de solutos variados (íons, carboidratos, peptídeos, etc.).

- Oligodendrócitos: responsáveis por formar a bainha de mielina dos axônios.

- Microglia: são células móveis e capazes de realizar fagocitose, sendo responsáveis por capturar restos celulares e microrganismos presentes no SNC.

## Redes nervosas

O sistema nervoso dos animais possui grande capacidade de integrações complexas de múltiplas informações. Essa propriedade pode ser consequência do modo como os numerosos neurônios

se interconectam formando circuitos, mas até neurônios individuais podem exibir complexas capacidades integrativas.

Os interneurônios se comunicam com uma série de outros neurônios. Os sinais recebidos em seus dendritos ou corpos celulares podem ser excitatórios ou inibitórios. A quantidade de sinapses excitatórias necessárias para desencadear um potencial de ação pode variar de uma a várias. Do mesmo modo, a atividade de um neurônio inibitório pode prevenir a iniciação de um potencial de ação ou, em outros casos, é necessário uma quantidade maior de sinapses inibitórias para impedir a formação do potencial de ação. Portanto, o disparo do potencial de ação na célula pós-sináptica depende da somatória das sinapses excitatórias e inibitórias que chegam a essa célula.

Os neurônios de um sistema nervoso estão, tipicamente, organizados em padrões específicos, chamados de circuitos neuronais, que recebem informações sensoriais ou geram informações espontâneas, integram informações e controlam células efetoras. Esses circuitos variam amplamente em complexidade, dependendo do grupo animal estudado, partindo desde sistemas simples e difusos observados nos cnidários até os sistemas nervosos complexos de alguns invertebrados e vertebrados.

Muitos protozoários têm cílios que realizam movimento ondulatório, utilizados para uma grande variedade de funções associadas à locomoção e alimentação. O movimento dos cílios é baseado em um tipo de "controle nervoso" rudimentar, que é capaz de coordenar o batimento dos cílios e considerar fatores como a sua frequência e viscosidade do fluido extracelular.

Os poríferos são organismos multicelulares que não têm tecidos verdadeiros e, portanto, não exibem tecido nervoso ou células sensoriais.

Os cnidários e ctenóforos são organismos com simetria corporal radial e uma complexa estrutura corporal, com células sensoriais, neurônios e células efetoras. Boa parte dos cnidários apresentam uma rede nervosa bem desenvolvida, que consiste em um arranjo em forma de malha de neurônios bipolares ou multipolares,

capazes de conduzir informações sensoriais rapidamente de modo difuso ou específico, gerando uma resposta motora, como natação ou movimento dos tentáculos.

Os invertebrados mais primitivos (platelmintos) exibem um sistema nervoso que consiste, basicamente, de um a quatro pares de cordões nervosos longitudinais (que se comunicam entre si por comissuras e apresentam ramificações para a periferia do corpo) e um encéfalo rudimentar.

Os artrópodes exibem um sistema nervoso com um encéfalo anterior e dorsal e um cordão nervoso ventral com gânglios torácicos e abdominais. O encéfalo é consideravelmente mais complexo, apresentando três regiões: o protocérebro (integração sensorial e controle da resposta motora), deutocérebro (informação sensorial da antena) e tritocérebro (informação sensorial do segundo par de antenas, peças bucais e região anterior do canal alimentar).

Os vertebrados possuem um sistema nervoso oco e dorsal bem organizado. O SNC consiste de um encéfalo anterior e um único cordão nervoso. Já o sistema nervoso periférico (SNP) é formado de numerosos pares de nervos que se estendem a partir do cordão nervoso, com alguns gânglios de neurônios.

O SNP tem fibras nervosas que se comunicam com o encéfalo (nervos cranianos) ou com o cordão nervoso (nervos raquidianos), que transmitem a informação sensorial aferente para o SNC e comandos motores eferentes para estruturas eferentes periféricas.

As fibras nervosas podem ser de dois tipos:

- Somáticas: carregam informações da propriocepção (sentidos de percepção da orientação do próprio corpo) ou estímulos externos e também inervam músculos estriados esqueléticos.

- Viscerais: transmitem informações sensoriais relacionadas ao ambiente interno do organismo e ativam estruturas eferentes involuntárias (contrações musculares intestinais, vasos sanguíneos, glândulas, etc.).

Os nervos viscerais compõem o sistema nervoso autônomo, que pode ser observado em sua máxima complexidade nos mamíferos.

Esse sistema se divide em dois ramos funcionais antagônicos: o simpático e o parassimpático. De modo geral, o sistema nervoso simpático prepara o corpo para respostas às situações de perigo ou estresse, como elevação do ritmo cardíaco, aumento da força de contração muscular, vasoconstricção periférica e sudorese. Em contraste, o sistema nervoso parassimpático controla funções corporais mais gerais, como a digestão.

O cordão nervoso ou espinhal é a parte do SNC protegida pela coluna vertebral. Trata-se de um tubo oco com uma série de raízes dorsais e ventrais, divididas, nos humanos, em nervos cervical, torácico, lombar, sacral e do cóccix.

Quando observado em corte transversal, o cordão nervoso tem uma massa interna cinzenta (corpos celulares de neurônios e axônios não mielinizados) rodeada por uma substância branca (axônios mielinizados e não mielinizados).

Além de realizar a comunicação entre o encéfalo e o SNP, o cordão nervoso é capaz de realizar alguma coordenação sensorial-motora, em particular, os reflexos (por exemplo, o reflexo do joelho). No entanto, esse processo de integração de informações é bastante simplificado, envolvendo, geralmente, a comunicação entre três células (sensorial, interneurônio e efetora).



### Pesquise mais

Os reflexos ou arco reflexos ocorrem diariamente em nosso corpo, seja para a manutenção da postura, seja para evitar danos mais graves. Saiba mais sobre esse interessante fenômeno no texto disponível em: <<http://anatomiafacil.com.br/035-arco-reflexo-simples/>> (acesso em: 25 abr. 2017.).

O encéfalo dos vertebrados é um órgão extremamente complexo e pode ser dividido em três regiões principais: prosencéfalo (telencéfalo e diencéfalo), mesencéfalo (tecto e tegmento) e rombencéfalo (metencéfalo e mielencéfalo).

O rombencéfalo tem uma grande diversidade de funções, como o controle da respiração. O centro respiratório gera os ritmos

cíclicos de inspiração e expiração. O cerebelo é uma estrutura grande e dorsal do rombencéfalo, responsável pela coordenação e modulação de atividades motoras mais automáticas, como a locomoção e a manutenção da postura.

O mesencéfalo integra informações sensoriais de diversas naturezas, embora o processamento visual em mamíferos seja feito pelo prosencéfalo.

O prosencéfalo é o principal centro de integração e de processamento de informações sensoriais do encéfalo. Além disso, algumas de suas porções são responsáveis por controlar funções vegetativas, endócrinas e as emoções.

Nos vertebrados mais derivados (aves e mamíferos), a massa cinzenta do encéfalo se localiza em sua superfície, formando o córtex cerebral. Existem cerca de bilhões de neurônios no córtex cerebral de mamíferos que interagem com todas as outras regiões do sistema nervoso central.

As diferentes regiões do córtex têm funções específicas, que podem ser divididas em três áreas gerais: córtex sensorial (que recebe informações sensoriais a partir do SNP), associativo e motor (que envia informações efetoras para o SNP).

## **Processamento visual**

O sistema visual dos vertebrados é um excelente exemplo da sofisticada capacidade de processamento de informações sensoriais do sistema nervoso. A complexidade da interpretação visual inclui a discriminação de padrões, movimento, cores e profundidade.

O estímulo visual é recebido pelas células fotorreceptoras presentes na retina. No entanto, esses receptores não formam potenciais de ação, mas sim despolarizações ou hiperpolarizações graduadas.

Os neurônios do gânglio da retina exibem respostas sofisticadas a diferentes tipos de estímulos visuais. Em vez de passar uma

representação ponto a ponto dos sinais que chegam à retina, as informações que são transmitidas incluem variação da intensidade da luz, movimento das bordas das imagens, curvatura dessas bordas e contraste. Essas informações são enviadas para o corpo geniculado lateral do tálamo (proscéfal) e para o córtex visual, localizados no lobo occipital.

Há um processamento complexo da informação visual pelos neurônios do córtex visual, que incluem uma grande diversidade de neurônios especializados. Cada um desses tipos de neurônios são responsáveis pelo processamento de informações distintas: variação de intensidade, movimento de bordas, formato das bordas e contraste.

Nos mamíferos, cada olho tem seu próprio campo visual, que se sobrepõe para formar uma região de visão binocular. Como as imagens formadas por cada olho não são idênticas (por causa da distância de 5 cm entre eles), a comparação entre as imagens formadas pelos dois olhos permite a percepção da profundidade.

## **Memória e aprendizado**

A memória é um mecanismo no qual uma grande variedade de estímulos sensoriais são retidos no sistema nervoso, podendo ser memória de curto e longo prazo.

O aprendizado consiste em uma modificação de um padrão comportamental como resposta a uma experiência prévia e, portanto, requer memória para ocorrer. Os efeitos do estímulo inicial devem ser “lembrados” pelo sistema nervoso para permitir uma associação com o estímulo seguinte. De modo semelhante à memória, o aprendizado pode ser de curto e longo prazo. Em sua forma mais simples, o aprendizado é o processo de associação entre dois estímulos. A resposta ao segundo impulso é modificada pela experiência prévia do primeiro.

Memória e aprendizado são fenômenos neurofisiológicos incrivelmente complexos, o que pode ser evidenciado pela pouca compreensão acerca dos mecanismos que ocorrem nos exemplos

mais simples dos animais mais primitivos. Em contraste, muito se sabe sobre as habilidades de lembrar e aprender de diferentes animais do ponto de vista psicológico.

O aprendizado pode ser não associativo (em resposta a um estímulo sem associação com outro) ou associativo (em resposta a um estímulo associado a um segundo). A habitualização ou sensibilização são formas não associativas de aprendizado, no qual a repetição de um único tipo de estímulo leva a uma diminuição ou aumento da resposta do animal, respectivamente.

O condicionamento clássico é um exemplo de aprendizado associativo, no qual um estímulo inicial resulta em uma resposta associada a um outro tipo de estímulo. O exemplo clássico desse tipo de condicionamento são os “experimentos de Pavlov”, que treinou cães para associar sons ou estímulos luminosos coloridos com a apresentação de comida. Ao final do experimento, os cães respondiam a esses sons e luzes coloridas com salivação, mesmo na ausência de comida.



### Exemplificando

O condicionamento clássico de Pavlov pode ser observado nos seres humanos, incluindo situações do cotidiano. A grande maioria de nós tem uma grande repulsa quando pensamos em ir ao dentista, principalmente quando lembramos do som da broca. Este condicionamento ocorre pela associação desse som peculiar com a dor causada quando ela toca alguma nervura ou tecido sensível.

Outro exemplo de aprendizado associativo é o condicionamento operante. Neste caso, a apresentação de uma recompensa pela realização de uma determinada tarefa resulta em um aumento na frequência dessa ação específica.

A memória humana é categorizada em vários estágios. A memória sensorial é um estágio bastante efêmero de coleta e retenção de informações sensoriais, por cerca de 100 a 200 ms, antes de serem descartadas ou transferidas para uma forma mais estável. Caso esses estímulos sejam verbalmente associados por

um rótulo (como uma palavra, por exemplo), ela se torna uma memória primária de curto prazo, que dura alguns vários segundos. A memória secundária é capaz de armazenar uma quantidade maior de informações e por mais tempo, persistindo por vários minutos, até anos. A categoria final é a memória terciária, composta por informações permanentes e memórias aprendidas à exaustão, como nomes, senhas, habilidade de leitura, escrita, etc.

## **Relógio biológico**

Os ritmos biológicos são amplamente observados pelos diferentes seres vivos. Atividades rítmicas podem ser observadas em todos os níveis de organização dos animais, desde o nível subcelular até a fisiologia dos sistemas e o comportamento. A periodicidade dos mais diversos ritmos varia de acordo com as atividades e o tipo de organismo.

Esses ritmos estão, geralmente, coordenados com o ciclo natural do ambiente. O ciclo dia/noite de intensidade luminosa é um sinal importante utilizado pelos organismos para coordenar os ritmos biológicos com o ambiental.

Os ritmos biológicos não acompanham o ciclo ambiental, simplesmente. Grande parte desses ritmos são endógenos e persistem mesmo na ausência do sinal ambiental. Assim, esses ritmos biológicos endógenos devem ser mantidos por um relógio biológico interno. Embora pouco compreendidos, sabe-se que os relógios biológicos estão localizados no sistema nervoso e são controlados pelo por ele.

Existem muitos exemplos de ritmos diários na natureza. Em vários casos, a taxa metabólica, atividade e alimentação variam ao longo do dia, respeitando os ciclos de claro e escuro. Boa parte desses ritmos persistem mesmo quando ocorre uma mudança brusca no ciclo claro/escuro. Os ciclos circadianos são aqueles que ocorrem em um período aproximado de 24 horas. Os vertebrados diurnos tendem a ter uma periodicidade um pouco menor do que 24 horas, enquanto que os noturnos possuem um ciclo sutilmente superior.

O ciclo circadiano permite um ajuste temporal fino das atividades importantes do organismo e também a antecipação de sinais ambientais (como a mudança das estações, por exemplo). Além disso, ele permite que os animais “saibam” as horas do dia e da noite. Isso é de grande importância para organismos que viajam utilizando o sol ou as estrelas como referência.

Em aves e mamíferos, o relógio biológico se localiza no hipotálamo (proscéfalo). Conexões nervosas com os olhos permitem a obtenção do ritmo ambiental e controle do ciclo circadiano. A glândula pineal também tem um papel para a manutenção do ciclo circadiano.



### Refleta

Os fetos dos mamíferos têm um relógio biológico, embora a região do hipotálamo responsável por esse controle cíclico ainda não seja funcional antes do nascimento. Além disso, os fetos não têm acesso à luz ambiental. Como isso é possível? Na verdade, o relógio biológico dos fetos está sincronizado com o da sua mãe.

Além do ritmo circadiano, alguns animais apresentam ritmos baseados no ciclo lunar, com duração aproximada de 29,5 dias (atuando, principalmente, em animais noturnos), ou no ciclo circanual.

## Sem medo de errar

Nesta seção, estamos acompanhando o caso de um paciente que diz sofrer de crises de espírris quando sai de um ambiente escuro para outro claro. Exames realizados com esse paciente mostraram que ele não sofre com alergias.

Este caso, por incrível que pareça, é comum na população e não envolve fatores prejudiciais à saúde do indivíduo. Como sugerido por um dos membros da equipe médica, a causa dessa condição está relacionada, provavelmente, a um problema na ação do nervo

trigêmeo ou trigeminal, que realiza o controle motor e sensorial dos órgãos da face. Neste caso, ao mudar de um ambiente de pouca luz para outro com muita luz, ocorre um estímulo intenso das células fotossensíveis presentes na retina. Esse sinal leva a uma resposta produzida no encéfalo para o fechamento da íris, que viaja pelo nervo trigeminal para a musculatura associada aos olhos. Este sinal acaba estimulando os nervos associados à recepção de sinais das fossas nasais, que manda uma informação ao encéfalo como se houvesse um corpo estranho presente nas narinas. Deste modo, o encéfalo interpreta essa informação e gera uma resposta na forma de espirro, mesmo sem o estímulo dos sensores nasais.

Portanto, por conta de um problema na ação do nervo trigêmeo nesse paciente, o estímulo luminoso acaba gerando duas respostas distintas: o fechamento da íris e o espirro. Apesar da ausência de estudos rigorosos sobre esse assunto, acredita-se que entre 10 e 35% da população apresente essas características.

## Avançando na prática

### Fobias e traumas

#### Descrição da situação-problema

Durante a sua estadia no centro clínico de diagnósticos, você acompanhou alguns outros casos curiosos, incluindo os relacionados à Psicologia. Grande parte dos pacientes que passaram pela ala psicológica sofrem de distúrbios como depressão, crises de ansiedade, síndrome do pânico, etc. De acordo com dados divulgados pela Organização Mundial de Saúde (OMS), os casos de depressão e ansiedade têm aumentado no Brasil, afetando cerca de 30 milhões de pessoas. Portanto, o diagnóstico e tratamento desses pacientes têm grande importância. Muitos dos casos que você acompanhou envolvem complicações de fobias ou traumas causados na infância dos pacientes, que levam a consequências na vida adulta. Essas pessoas acabam desenvolvendo crises de ansiedade quando expostas a estímulos e, em grande parte dos

casos, tais crises acabam sendo incapacitantes e impedem que os pacientes desempenhem atividades básicas em seu dia a dia.

Com base nos seus conhecimentos sobre memória e aprendizado, como diferentes fobias e traumas desenvolvidos há tanto tempo podem ter resultados nos dias de hoje?

### **Resolução da situação-problema**

Esses casos mostram um exemplo de aprendizado associativo, no qual um estímulo inicial leva a uma resposta associada a um segundo tipo de estímulo. No caso das fobias ou traumas, esses "estímulos desprazerosos", em geral, ficam associados a outros tipos de estímulos secundários que foram captados no mesmo momento, como cheiros, sons, imagens, entre outros. Quando essas pessoas são submetidas a esses mesmos estímulos secundários, são desencadeadas respostas associadas aos "estímulos desprazerosos", causando as crises de ansiedade. Nestes casos, é necessário o acompanhamento desses pacientes por longos períodos de tempo para que ocorra uma dissociação entre os dois estímulos.

Um exemplo clássico de aprendizado associativo é demonstrado pelos "experimentos de Pavlov", que gera um tipo de condicionamento clássico.

### **Faça valer a pena**

**1.** Em grande parte dos animais, é possível observar um sistema nervoso responsável pela integração de informações provenientes do sistema sensorial e por gerar uma resposta a esses estímulos. Trata-se de um sistema de organização e fisiologia extremamente complexa e que varia bastante entre os diferentes grupos de animais.

Sobre o sistema nervoso é correto afirmar que:

a) Todas as informações recebidas e processadas pelo sistema nervoso passam por uma enorme quantidade de neurônios antes de gerarem uma resposta.

- b) Todas as células que compõem o sistema nervoso são excitáveis.
- c) O sistema nervoso periférico autônomo simpático e parassimpático atuam em conjunto, ativando as mesmas estruturas e potencializando sua resposta.
- d) Apenas o encéfalo é capaz de realizar processamento de informações sensoriais.
- e) O potencial de ação é transmitido mais rapidamente na massa branca, quando comparado com a massa cinzenta.

**2.** A visão é um sentido de grande importância para a maioria dos animais diurnos, como os seres humanos. Os olhos, estruturas sensoriais responsáveis por receber as informações luminosas, são estruturas complexas nos mamíferos e atuam em conjunto para a formação de uma imagem. Em geral, animais predadores possuem os olhos localizados na região frontal da cabeça, com grande sobreposição de imagens. Já os herbívoros, tendem a apresentar olhos nas laterais da cabeça, com pouca ou nenhuma sobreposição de imagens.

Com base na fisiologia do processamento visual, assinale a alternativa com a melhor hipótese para explicar essa diferença no posicionamento dos olhos entre predadores e presas:

- a) Os animais predadores têm uma percepção de cores mais clara, como consequência da maior sobreposição de imagens.
- b) Os animais herbívoros têm respostas motoras mais rápidas, como resultado do maior campo visual.
- c) Os animais predadores apresentam maior precisão na localização de sua presa por causa da visão binocular.
- d) Os animais herbívoros exibem uma visão em preto e branco, porque as cores são percebidas quando as imagens dos dois olhos são sobrepostas.
- e) Não há diferenças relevantes nas imagens formadas entre animais predadores e herbívoros.

**3.** Grande parte das pessoas que fazem viagens longas sofrem com um fenômeno conhecido como *jet lag*, que consiste em uma dificuldade em se adaptar a um novo fuso horário. Essas pessoas enfrentam problemas relacionados ao sono à noite e fadiga durante o dia.

Assinale a alternativa que explica corretamente a ocorrência do *jet lag*.

- a) Essas pessoas sentem dificuldade em dormir por causa da alta luminosidade nos períodos de noite em locais de latitudes elevadas.
- b) O relógio biológico endógeno demora a se adaptar ao novo ciclo ambiental de dia/noite da nova região.
- c) O relógio biológico, uma vez estabelecido por um determinado ciclo, não se adapta a um novo estímulo.
- d) Os problemas causados pelo *jet lag* são resultantes de problemas relacionados à viagem em si, como elevada altitude e baixa pressão de oxigênio.
- e) Os estímulos ambientais do novo ambiente alteram rapidamente o relógio biológico, causando esses sintomas.

## Seção 2.2

### Endocrinologia

#### Diálogo aberto

Nesta seção, vamos estudar as principais características do sistema endócrino dos animais. Vamos abordar conceitos de sua estrutura básica, os diferentes tipos de sistemas endócrinos, como eles estão presentes nos diferentes animais (invertebrados e vertebrados) e as tendências evolutivas do sistema endócrino nos animais.

Em seguida, vamos acompanhar o caso de mais um paciente em uma clínica de diagnósticos. Espera-se que ao final desta seção você esteja apto a ajudar na resolução de mais esse caso.

Desta vez, o paciente é um garoto de 15 anos de idade, que apresenta uma condição conhecida como aterosclerose. Esta condição é causada pelo acúmulo de colesterol nas paredes dos vasos sanguíneos, dificultando a circulação do sangue. No caso particular desse paciente, trata-se de um problema genético. Por causa desse problema, as células dele não são capazes de absorver o colesterol do sangue, o que resulta no acúmulo desse lipídio nos vasos sanguíneos. Entretanto, não é a aterosclerose que preocupa os pais do garoto neste momento. O menino ainda não apresentou as mudanças corporais características da adolescência, como alteração da voz, crescimento de pelos e do órgão genital. Qual será a causa desse problema hormonal? Será que há alguma relação com a condição genética apresentada por esse paciente?

#### Não pode faltar

##### O sistema endócrino

O sistema endócrino apresenta uma diversa organização de neurônios e outras células que secretam mensageiros químicos específicos ou hormônios. Estas moléculas mensageiras são secretadas nos fluidos corporais e viajam por todo o corpo, gerando

uma resposta em células-alvo específicas. As glândulas endócrinas não possuem ductos de comunicação, ao contrário das glândulas exócrinas, que exibem um sistema de ductos bem definido que conduz suas secreções aos locais de liberação.



### Assimile

As glândulas exócrinas, como a mamária, sudorípara e salivar, liberam sua secreção em uma determinada cavidade por meio de um ducto. Já as glândulas endócrinas secretam seus hormônios diretamente para o interior de vasos sanguíneos. Saiba mais sobre esse assunto no texto disponível em:

<<http://brasilescola.uol.com.br/biologia/glandulas.htm>>. Acesso em: 6 maio 2017.

O sistema endócrino é um importante sistema efetor. Alguns animais apresentam grande variedade de glândulas endócrinas que secretam uma diversidade de hormônios na corrente sanguínea, que por sua vez controlam múltiplas funções, como o metabolismo celular, crescimento, regulação iônica e osmótica, reprodução, coloração corporal, funções cardiovasculares e digestão. A regulação endócrina é, em geral, lenta e duradoura, pois a secreção de hormônios ocorre lentamente e o seu metabolismo ou excreção nas células-alvo diminui sua concentração em pequenas proporções.

Há dois tipos celulares principais que atuam no sistema endócrino. As células neurosecretoras são semelhantes a neurônios, mas liberam seus "neurotransmissores" na corrente sanguínea para ação em uma célula-alvo. As células endócrinas parácrinas atuam sobre células-alvo em pequenas distâncias e algumas delas são modificadas, exibindo uma extensão celular que reduz a distância com a célula-ovo.

Podemos classificar o sistema endócrino em duas categorias. O sistema neuroendócrino é formado por neurônios do sistema nervoso central especializados na síntese, armazenamento e secreção de grandes quantidades de neuro-hormônios na corrente sanguínea. O sistema endócrino clássico é composto por células não nervosas (epiteliais, em geral) que liberam hormônios na corrente sanguínea. Essas glândulas estão presentes apenas nos invertebrados mais derivados e nos vertebrados, sugerindo que o sistema neurosecretor tenha evoluído antes do clássico.

Os hormônios liberados na corrente sanguínea atingem praticamente todas as células do organismo, mas afetam apenas as células-alvo. Essa especificidade se dá pela presença de moléculas receptoras específicas localizadas na membrana plasmática das células-alvo. A ligação do hormônio com o seu receptor dá início a uma sequência de eventos intracelulares que resultam em uma resposta da célula efetora.

Os neurônios neurosecretores estão presentes em todos os vertebrados e invertebrados e apresentam uma estrutura anatômica muito semelhante à dos neurônios convencionais. Sua distinção é possível apenas por critérios histológicos ou histoquímicos. A neurosecreção pode ocorrer em terminais axonais não especializados ou em uma área anatomicamente diferenciada chamada de junção neurohemal, que facilita a difusão do neuro-hormônio para o sistema vascular.

As glândulas endócrinas clássicas liberam seus hormônios nos fluidos corporais e não apresentam junções neuro-hemais. Em vertebrados, essas glândulas têm grande irrigação sanguínea, com capilares que se espalham pelo seu interior. No caso de invertebrados, nos quais o sistema circulatório é aberto (como crustáceos), as glândulas endócrinas são banhadas pela hemolinfa.

### **Mecanismos da ação hormonal**

A especificidade da mensagem transmitida por um hormônio depende de sua estrutura tridimensional e capacidade de ligação correta aos receptores de membrana da célula-alvo. Assim, observa-se uma grande variedade na estrutura dos hormônios.

Grande parte dos hormônios clássicos e neuro-hormônios são peptídeos. Mesmo pequenas cadeias peptídicas podem variar bastante em forma, produzindo propriedades de ligação específicas. Os grandes polipeptídeos podem assumir, praticamente, infinitas conformações espaciais, considerando-se sua cadeia de aminoácidos, estruturas secundárias, terciárias e quaternárias.

As diferentes “famílias” de hormônios peptídicos compartilham algumas sequências homólogas de aminoácidos, mas diferem em sua função. Diversas delas evoluíram a partir de uma única sequência precursora de aminoácidos.

Outra categoria de hormônios clássicos são os derivados do colesterol, chamados de esteroides. Estas moléculas são, em geral, hormônios sexuais, tanto em vertebrados quanto em invertebrados, mas também podem ter outras funções. Uma terceira categoria de hormônios é baseada em modificações químicas realizadas em aminoácidos simples. O quarto e último grupo de hormônios é composto por moléculas sintetizadas a partir de precursores variados.

Como mencionado anteriormente, a especificidade da mensagem transmitida pelos hormônios depende da presença de receptores presentes nas células-alvo. Estes receptores podem estar localizados na superfície da célula ou no meio intracelular. De modo geral, os hormônios hidrossolúveis (peptídeos e aminoácidos modificados) se ligam a receptores formados por proteínas integrantes de membrana presentes na membrana plasmática. A ligação do hormônio com o receptor causa uma série de eventos bioquímicos, que tem início com a mudança conformacional da proteína receptora, ativando uma proteína transdutora (chamada de proteína G) por meio de sua reação com uma molécula de GTP (guanosina trifosfato). Esse processo leva à ativação de uma enzima ligada à membrana pelo lado citossólico, a adenil ciclase, que converte ATP em adenosina monofosfato cíclica (AMPc). O aumento da concentração do AMPc resulta na ativação de uma proteína quinase, que por sua vez fosforila e ativa uma série de outras proteínas. Essa cascata de fosforilação resulta em uma resposta da célula, que é específica para cada caso. Nesta sequência de eventos em particular, os hormônios são considerados os mensageiros primários (alta especificidade) e o AMPc é o mensageiro secundário (baixa especificidade).



### Exemplificando

Um bom exemplo desse tipo de ação hormonal é o caso da regulação da quebra do glicogênio em glicose nas células musculares esqueléticas em mamíferos, como resposta aos hormônios insulina e epinefrina (adrenalina). Nas células do fígado, esse mesmo processo é desencadeado pelo hormônio glucagon.

Já os hormônios lipossolúveis têm receptores intracelulares, pois a membrana plasmática é permeável a estas substâncias.

Os hormônios esteroides, por exemplo, atravessam a membrana plasmática e podem atuar sobre receptores presentes no citossol ou diretamente sobre genes específicos, ativando ou suprimindo sua expressão. O mecanismo de ação de hormônios esteroides é baseado em um modelo com dois passos e tem início com a combinação do receptor citoplasmático com a molécula mensageira, formando um complexo “receptor-hormônio”, com alta afinidade por DNA. O aumento na concentração intracelular desse complexo no interior do núcleo altera os processos de transcrição e tradução e, conseqüentemente, a síntese proteica.

### **O sistema endócrino dos invertebrados**

O sistema endócrino dos invertebrados é, predominantemente, neurosecretor. Uma tendência evolutiva no sistema endócrino dos invertebrados é o aumento da complexidade nos filos mais derivados em termos do número de hormônios clássicos e neurohormônios e nas funções fisiológicas que eles regulam. Em geral, os invertebrados mais primitivos (como cnidários, platelmintos e nematelmintos) têm uma limitada quantidade de neurohormônios, que estão envolvidos com a regulação de processos morfogenéticos, tais como desenvolvimento, crescimento, regeneração e maturação das gônadas. O controle endócrino mais complexo de funções, como desenvolvimento e postura dos ovos, osmorregulação, taxa cardíaca, níveis de metabólitos da hemolinfa e mudança de coloração corporal é observado em invertebrados mais derivados (anelídeos, moluscos e artrópodes). Esses animais têm um sistema circulatório mais desenvolvido e, portanto, exibem uma circulação mais rápida e eficiente dos hormônios.

Os poríferos não têm neurônios, células neuroendócrinas ou endócrinas clássicas. Os cnidários têm células neuroendócrinas com atividade associada ao controle do crescimento, reprodução assexuada e regeneração. Os vermes chatos (platelmintos) têm células neuroendócrinas que apresentam alteração em sua atividade durante a regeneração caudal, embora elas não sejam essenciais a esse processo. Alterações na osmolaridade ambiente influenciam a atividade neurosecretora e, portanto, um neuro-

hormônio deve estar envolvido na osmorregulação. Há evidências do controle neuroendócrino da reprodução nesses animais. Os vermes cilíndricos (nematelmintos) são recobertos por uma camada de cutícula que sofre ecdise (ou muda) ao longo da vida do animal. Uma quantidade variável de células neurosecretoras podem ser observadas nesses vermes, sendo responsáveis pelo controle da ecdise.

Células neuroendócrinas foram descritas em todos os grupos de anelídeos e estão envolvidas no controle de funções morfogenéticas. Nos poliquetas são observadas junções neuro-hemais com organização mais primitiva. Nos indivíduos imaturos, a adição de segmentos corporais e sua regeneração são controladas por neuro-hormônios. O controle da reprodução, o desenvolvimento e metamorfose das larvas também são controlados por neuro-hormônios. Os oligoquetos exibem células neuroendócrinas sem junções neuro-hemais, que controlam processos como o desenvolvimento reprodutivo, diferenciação do trato gonadal, vitelogênese (formação de vitelo), desenvolvimento das características sexuais secundárias, regeneração, osmorregulação e controle da glicemia. As sanguessugas têm células neuroendócrinas com junções neuro-hemais primitivas, associadas ao controle da atividade reprodutiva.

Grande parte dos estudos sobre o sistema endócrino dos moluscos é voltado para a compreensão do controle da reprodução. Esse processo é particularmente complexo, pois muitas espécies são hermafroditas e, portanto, há o controle dos sistemas reprodutivos masculino e feminino simultaneamente. Os moluscos também têm uma variedade de sistemas endócrinos não reprodutivos, que controlam o crescimento corporal e da concha, o metabolismo energético, atividade cardiovascular e o balanço hídrico e iônico dos fluidos corporais.

Os artrópodes exibem sistemas neuroendócrinos e endócrinos clássicos, que controlam uma variada gama de funções, como a ecdise, regeneração, taxa cardíaca, regulação iônica e osmótica, níveis de metabólitos do sangue, atividade neuronal e dispersão de pigmentos. No caso específico dos insetos, o sistema endócrino também é responsável pelo complexo controle da metamorfose.

## O sistema endócrino dos cordados

O sistema endócrino dos vertebrados é bastante distinto do observado nos invertebrados. A primeira característica mais marcante é o fato de que as células neuroendócrinas têm uma menor importância nos grupos de vertebrados considerados mais derivados. Como consequência, a maior parte das funções fisiológicas periféricas está sob controle do sistema endócrino clássico. Grande parte dessas glândulas é controlada por uma "glândula endócrina chefe", a pituitária anterior ou adeno-hipófise. O sistema nervoso regula a atividade das glândulas endócrinas periféricas pelo controle da secreção por meio da adeno-hipófise.

As glândulas endócrinas e os hormônios secretados pelos vertebrados são conservados ao longo da evolução, embora o papel de alguns hormônios tenha se modificado dramaticamente em diferentes grupos.

Existem três principais áreas de mudanças evolutivas no sistema endócrino de vertebrados: o sistema nervoso (especialmente o hipotálamo), o intestino anterior e os tecidos nefrogênicos (renais).

Células neuroendócrinas são amplamente distribuídas pelo encéfalo da lampreia, mas apenas quatro grupos dessas células são observadas em outros vertebrados primitivos e três nos tetrápodes. Um desses grupos, a neuro-hipófise (pituitária posterior), secreta um neuro-hormônio peptídico por meio de uma junção neuro-hemal e gera uma resposta em células-alvo distantes. Um segundo grupo de células neurosecretoras presentes no hipotálamo anterior controlam as secreções endócrinas de um órgão epitelial nas proximidades, a adenohipófise. O terceiro grupo de células neuroendócrinas formam o órgão da pineal. Por fim, o quarto grupo de células neuroendócrinas são encontradas na região caudal da coluna espinhal em peixes elasmobrânquios e teleostes.

Grande parte das glândulas endócrinas clássicas dos vertebrados são derivadas do sistema digestivo. A tireoide, por exemplo, é homóloga a órgãos endócrinos observados em cordados primitivos. Células difusas podem ser observadas no trato gastrointestinal primitivo, que promovem o controle da digestão; agrupamentos de tecido intestinal endócrino se

desenvolvem em um pâncreas. A adeno-hipófise se desenvolve a partir de uma invaginação do epitélio intestinal na região superior da boca do embrião.

Tecidos renais (nefrogênicos) se desenvolvem na glândula interrenal de vertebrados primitivos e no córtex adrenal em mamíferos. Células "cromafim" formam a medula da glândula adrenal, também nos mamíferos, e secretam os hormônios epinefrina (adrenalina) e norepinefrina (noradrenalina).

O sistema endócrino genérico dos vertebrados consiste, portanto, de uma neuro-hipófise (que secreta um hormônio peptídico) e uma adeno-hipófise controlada por neurosecreções produzidas pelo hipotálamo. O sistema controla diversas glândulas endócrinas clássicas, como a tireoide, e variadas glândulas periféricas.

O hipotálamo é responsável pela integração da informação sensorial proveniente de diversos centros neurais e controla funções viscerais pela relação, em partes, endócrina neurosecretora com a hipófise. Como mencionado anteriormente, a hipófise é dividida em neuro-hipófise e adeno-hipófise.

- Neuro-hipófise: secreta hormônios peptídicos conhecidos como octapeptídeos. Os primeiros deles a serem identificados foram a vasopressina e a ocitocina, mas existem uma variedade de outros hormônios conhecidos atualmente com uma estrutura similar. Tais hormônios apresentam efeitos antidiuréticos, estimulam a musculatura lisa uterina e a liberação do leite materno. Essa grande diversidade estrutural entre os hormônios permite uma distinção e complexidade em seus papéis.

- Adeno-hipófise: os principais hormônios secretados são o hormônio estimulante da tireoide (TSH, do inglês *thyroid stimulating hormone*), dois hormônios gonadotróficos (para o desenvolvimento das gônadas), o hormônio folículo-estimulante (FSH, do inglês *follicle stimulating hormone*), hormônio luteinizante (LH, do inglês *luteinizing hormone*), hormônio do crescimento (GH, do inglês *growth hormone*), prolactina e o hormônio adrenocorticotrófico (ACTH, do inglês *adrenocorticotropic hormone*). Esses hormônios podem ser divididos em algumas

famílias: glicoproteínas (TSH, FSH e LH), hormônios tróficos (GH e prolactina), cadeias polipeptídicas (GH) e melanocorticotrofinas (ACTH). Estes diferentes tipos de hormônios apresentam um padrão complexo de interações. De modo geral, a liberação de um hormônio pode estimular ou inibir a secreção de outros. Dentre as funções apresentadas por esses hormônios, podem-se destacar a gametogênese, crescimento, desenvolvimento, osmorregulação e reprodução. Outro hormônio secretado pela adenoipófise é a endorfina.



### Pesquise mais

O ciclo menstrual das mulheres é controlado por uma série de hormônios que interagem entre si, levando a diferentes respostas em seu corpo. Saiba mais no texto disponível em: <<http://www.vestibulandoweb.com.br/biologia/teoria/ciclo-menstrual.asp>>. Acesso em: 6 maio 2017.

A glândula tireoide varia em forma dentre os variados grupos de vertebrados, mas sua estrutura histológica é similar. Trata-se de um arranjo de folículos (esfera oca formada por uma única camada de células epiteliais que envolve um espaço preenchido por um material coloidal) altamente vascularizados. As células foliculares absorvem iodeto do sangue e produzem os hormônios tiroxina (T4) e tri-iodotironina (T3). O T3, provavelmente, afeta mais órgãos do que qualquer outro hormônio, relacionando-se a processos diversos como a metamorfose de anfíbios e peixes, aumento da taxa de crescimento, crescimento de ossos, dentes, chifres, cornos, proliferação de células da epiderme, promoção da ecdise, deposição de pigmentos na epiderme, regeneração de membros, desenvolvimento dos sistemas nervoso central, reprodutivo e digestivo. Além disso, os hormônios da tireoide exibem grande diversidade de efeitos fisiológicos e metabólicos, incluindo funções nervosas, absorção de nutrientes no intestino (glicose, galactose, ácido oleico e vitamina A), diurese, aumento da taxa metabólica em animais endotérmicos e metabolismo de nitrogênio.

Grande parte das células endócrinas do sistema gastrointestinal e do pâncreas endócrino compartilham características morfológicas

e funcionais. Estas células gastroenteropancreáticas (GEP) são melhores estudadas em mamíferos, embora sejam encontradas em outros grupos de vertebrados. As células GEP são classificadas de acordo com a estrutura molecular do hormônio peptídico secretado. As famílias são: gastrina, glucagon, pancreática peptídica e polipeptídica, insulina e outros hormônios não relacionados. O papel geral desses hormônios é regular a quebra do alimento ingerido para a absorção imediata dos nutrientes, contração da vesícula biliar, secreção exócrina do pâncreas e mobilidade intestinal.



### Refleta

A *diabete mellitus* é uma doença metabólica caracterizada por altos índices de açúcar na corrente sanguínea. Em indivíduos saudáveis, a liberação do hormônio insulina na corrente sanguínea resulta na diminuição da concentração desse açúcar no sangue. Há dois possíveis mecanismos para o desenvolvimento da *diabete mellitus*. Quais são eles? Considere que a resposta obtida via hormônios depende de sua produção e reconhecimento pelas células-alvo. Alguns indivíduos não produzem insulina (*diabete mellitus* do tipo 1), enquanto outros têm pouca sensibilidade a este hormônio (*diabete mellitus* do tipo 2).

Células cromafim são responsáveis pela secreção de epinefrina e norepinefrina. Estes hormônios estão associados a situações de estresse, como atividade física e mental, hipóxia, hemorragia, desidratação e jejum. Além disso, eles regulam a resposta emergencial de fuga ou luta, que levam a efeitos de curta duração, tais como hiperglicemia, aumento do ritmo cardíaco, redistribuição do fluxo sanguíneo e sudorese.

Os hormônios esteroides são derivados do colesterol e apresentam uma grande especificidade. Essas moléculas se ligam de modo reversível a proteínas carreadoras presentes no plasma sanguíneo, como a albumina. Os hormônios esteroides produzidos na gônada são os andrógenos (masculinos), estrógenos e progesteronas (ambos femininos), que são responsáveis pelo controle de processos relacionados à reprodução e ao

desenvolvimento das características sexuais dos vertebrados. Um dos exemplos mais notáveis da ação desses hormônios se refere ao ciclo reprodutivo feminino de mamíferos, que envolve variações cíclicas na concentração de diferentes hormônios esteroides.

## **Evolução do sistema endócrino**

Existem muitas similaridades básicas entre o sistema endócrino de invertebrados e vertebrados, bem como diferentes exemplos de evolução convergente de sistemas de controle. Sistemas neuroendócrinos são importantes em todos os animais, mas tendem a ser mais numerosos e fundamentais no controle direto de funções fisiológicas dos invertebrados, enquanto que as neurosecreções são geralmente restritas aos octapeptídeos da neuro-hipófise e aos fatores liberados pelo hipotálamo. Há uma progressão evolutiva que parte de pequenos arcos de respostas neuroendócrinas até glândulas endócrinas clássicas com funções independentes. Outra tendência observada tanto em invertebrados quanto vertebrados é o desenvolvimento de um papel regulador dos hormônios esteroides produzidos nas gônadas para função reprodutiva.

Outra tendência aparente na evolução do sistema endócrino é a ocorrência frequente de hormônios similares ou idênticos em grupos de animais não relacionados. Hormônios típicos de vertebrados podem estar presentes em invertebrados ou, até mesmo, em organismos unicelulares. A ocorrência dessas moléculas em uma grande variedade de organismos sugere um possível papel inicial destas como mensageiras intracelulares e sua subsequente utilização como neurotransmissores e/ou hormônios em metazoários.

Podemos fazer algumas generalizações acerca da evolução dos hormônios peptídicos. Diferentes células endócrinas produzem uma grande variedade de hormônios. Cada célula de um organismo contém a informação genética para a síntese de cada hormônio, permitindo uma boa compreensão da ampla distribuição de

hormônios em diversas células, embora sua significância fisiológica não seja clara. As diferentes famílias de hormônios peptídicos surgiram, provavelmente, a partir de duplicação gênica. O gene duplicado pode sofrer sucessivas mutações e se tornar específico para outros receptores, produzindo respostas variadas sobre diferentes células-alvo.

Os hormônios esteroides são consideravelmente conservados em invertebrados e vertebrados com relação à sua biossíntese e papéis fisiológicos. Uma molécula esteroide pode ter sido uma das moléculas primordiais presentes no primeiro arranjo biomolecular, a partir do qual evoluíram as primeiras células capazes de autorreplicação e de utilizar energia.

## Sem medo de errar

Agora que conhecemos um pouco mais sobre o sistema endócrino dos animais, podemos ajudar a resolver o caso do garoto de 15 anos apresentado anteriormente. Será que há alguma relação entre a aterosclerose com a ausência do amadurecimento sexual nesse adolescente?

Como mencionado anteriormente, a aterosclerose é causada pelo acúmulo de colesterol nas paredes dos vasos sanguíneos, diminuindo o fluxo de sangue. Esta condição pode ser causada por problemas relacionados à dieta, como resultado do alto consumo desse lipídio, ou por problemas genéticos, que impedem a absorção celular desse nutriente e sua remoção da corrente sanguínea. Esse paciente exibe problema genético e suas células são incapazes de absorver o colesterol do sangue. Esta molécula é necessária para a produção de hormônios esteroides nas células das gônadas, como os andrógenos (testosterona, por exemplo). Portanto, por causa da condição genética desse paciente, ele não é capaz de absorver o colesterol e, conseqüentemente, não produz hormônios andrógenos. Deste modo, o adolescente não desenvolveu as características sexuais típicas da puberdade.

### Hipotiroidismo

#### Descrição da situação-problema

Uma parte da população humana apresenta uma condição conhecida como hipotiroidismo ou hipotireoidismo, que consiste no mau funcionamento da glândula tireoide. As pessoas que têm esse problema não produzem quantidades suficientes de hormônios característicos dessa glândula. As causas do hipotiroidismo podem estar relacionadas a uma variedade de fatores, como inflamação da tireoide, consequências de tratamento contra outras doenças (como o câncer) e deficiência de iodo. Esta condição é, provavelmente, a mais comum em consultórios de endocrinologia, atingindo cerca de 3% da população, e chega a ser até três vezes mais comum em mulheres do que em homens.

Os sintomas do hipotiroidismo podem ser sutis e de difícil detecção, envolvendo fadiga, sonolência elevada, aumento de peso corporal, redução da taxa metabólica e desbalanço nutricional.

Conhecendo as características dessa glândula, explique como os distúrbios na glândula tireoide podem causar esses problemas.

#### Resolução da situação-problema

A glândula endócrina tireoide é responsável pela produção dos hormônios tiroxina (T4) e tri-iodotiroxina (T3), que agem em diversas partes do corpo e regulam uma grande variedade de processos. Esses hormônios agem sobre a absorção de nutrientes pelo sistema digestivo e também são capazes de aumentar a taxa metabólica dos seres humanos. Com o hipotiroidismo, esses hormônios deixam de ser produzidos em quantidade suficiente e, portanto, os indivíduos com essa doença apresentam problemas relacionados à absorção de nutrientes e, também, uma taxa metabólica mais baixa. Como consequência, o corpo exibe os sintomas descritos anteriormente.

## Faça valer a pena

**1.** O sistema endócrino dos animais pode ser classificado em dois sistemas distintos: o neuroendócrino e o endócrino, como é considerado de modo clássico. O primeiro deles é composto por células conhecidas como neuroendócrinas, que têm similaridades estruturais e funcionais com células nervosas.

Considerando essas semelhanças, o processo de liberação de neuro-hormônios pode ser comparado a:

- a) Potencial de ação.
- b) Sinapse elétrica.
- c) Potencial de repouso.
- d) Sinapse química.
- e) Hiperpolarização.

**2.** Uma das características mais importantes do mecanismo de ação hormonal é a sua especificidade. As moléculas mensageiras são liberadas por estruturas endócrinas, percorrem todo o corpo e geram uma resposta apenas nas células-alvo.

Assinale a alternativa que explica corretamente como se dá a especificidade do mecanismo endócrino.

- a) Os hormônios peptídicos podem assumir diferentes formatos tridimensionais, que dependem de sua cadeia de aminoácidos, estrutura secundária, terciária e quaternária.
- b) Os hormônios esteroides são lipossolúveis e são transportados pela corrente sanguínea por meio de proteínas carreadoras, que promovem a especificidade do sinal.
- c) A especificidade do sinal ocorre pela grande diversidade de hormônios produzidos pelos organismos, que apresentam diferentes naturezas.
- d) A especificidade da mensagem transmitida depende da presença de receptores específicos na membrana plasmática ou nuclear, presentes na célula-alvo.
- e) A especificidade da mensagem transmitida depende da concentração e combinação de hormônios presentes na corrente sanguínea.

**3.** Considere as afirmações a seguir sobre o sistema endócrino:

I. Os hormônios são reconhecidos por receptores e, portanto, nunca entram na célula.

II. O sistema neuroendócrino é mais representativo em grupos de animais mais primitivos.

III. O sistema endócrino dos vertebrados é formado principalmente por glândulas endócrinas clássicas, controlados por importantes núcleos espalhados pelo corpo.

IV. Problemas endócrinos são comuns na população e estão relacionados a uma grande quantidade de enfermidades.

Dentre as afirmações, estão corretas:

- a) II e III.
- b) I e III.
- c) I, II e III.
- d) II, III e IV.
- e) III e IV.

## Seção 2.3

### Fisiologia do movimento

#### Diálogo aberto

Nesta seção de fechamento da unidade, vamos estudar os principais elementos que promovem a movimentação nos animais. Partiremos desde os fundamentos da movimentação celular, baseados nos microtúbulos e microfilamentos, até os mecanismos moleculares da contração muscular. Por fim, vamos discutir sobre o sistema esquelético dos diferentes animais e como eles influenciam na sustentação corporal. Em seguida, vamos comparar os diferentes modos de locomoção observados nos animais, de acordo com o seu meio.

Após nosso estudo, vamos acompanhar o caso de um paciente que está sendo submetido à quimioterapia, como tratamento contra um câncer agressivo. Esta doença é causada por células que se dividem rapidamente e sem controle, formando massas celulares que interferem no bom funcionamento de órgãos e sistemas, os tumores. Esses tumores adquirem o potencial de se espalhar pelo corpo e invadir outros tecidos, causando o câncer.

Algumas das drogas utilizadas na quimioterapia são chamadas antimitóticas, ou seja, impedem a ocorrência da mitose. Tais substâncias atuam sobre os microtúbulos das células, afetando sua dinâmica de polimerização/despolimerização e, conseqüentemente, impedem o bom funcionamento das estruturas microtubulares. Dentre os processos afetados pelas drogas antimitóticas, podemos mencionar a mitose e meiose, que utilizam os microtúbulos para separar os cromossomos corretamente. Como as células tumorais têm altas atividades mitóticas, essas drogas são bastante efetivas no controle das células cancerígenas. No entanto, essas drogas são pouco específicas e acabam atuando sobre as células saudáveis também, causando uma série de efeitos colaterais.

No caso desse paciente, do sexo masculino, o tratamento já está ocorrendo há alguns meses e ele já perdeu grande parte dos pelos corporais. O paciente gostaria de saber o porquê da perda de pelos e quais são os outros efeitos que podem acontecer em seu corpo. Você saberia explicar?

### Movimento celular: o citoesqueleto – microtúbulos

Células animais têm uma estrutura composta por uma rede de túbulos e filamentos, responsável pelo movimento e suporte celular: o citoesqueleto. As células animais são capazes de desempenhar três tipos de movimentos: ciliar ou flagelar, ameboide e contração muscular.

O citoesqueleto é uma estrutura altamente organizada e dinâmica, sendo composto por três principais componentes: microtúbulos, microfilamentos e filamentos intermediários. Neste curso, serão abordados somente os dois primeiros elementos, uma vez que os filamentos intermediários são os únicos que não estão associados ao movimento celular.

Os microtúbulos são cilindros longos e delgados, com cerca de 20 nm de espessura. Cada microtúbulo é formado por 13 protofilamentos paralelos e cada protofilamento é um polímero de tubulinas (alfa + beta tubulinas). Os microtúbulos são estruturas extremamente dinâmicas, sendo constantemente polimerizadas e despolimerizadas pelas suas extremidades, pela adição ou remoção de tubulinas livres. A dinâmica de polimerização/despolimerização em uma extremidade (ponta +) é sempre mais intensa do que na outra (ponta -) e, portanto, os microtúbulos são estruturas polarizadas.

No interior das células, as pontas - são estabilizadas por uma capa de gama tubulina, que é muito mais estável. Deste modo, os microtúbulos crescem e diminuem apenas em suas pontas +. Todas as pontas estão concentradas no centrôssomo ou centro celular da célula. Os microtúbulos se organizam a partir de regiões de nucleação, que podem ou não coincidir com o centrôssomo, denominados de centro organizador dos microtúbulos (ou MTOC, do inglês *MicroTubule Organizing Center*).

Os microtúbulos formam uma série de estruturas nas células, que incluem parte do citoesqueleto, fusos mitóticos, cílios e flagelos.



Existem algumas drogas que atuam sobre a dinâmica de polarização/despolarização dos microtúbulos. Parte desses compostos são utilizados em coquetéis quimioterápicos e atuam sobre os microtúbulos das células do câncer, impedindo que essas células se dividam por meio da mitose, uma vez que os fusos mitóticos são afetados.

Grande parte dos movimentos celulares são baseados em estruturas microtubulares em associação com as proteínas ATPases (cinesinas e dineínas). O movimento intracelular de organelas utiliza os microtúbulos como uma rede de trilhos pelas quais as proteínas motoras (ATPases) se locomovem e transportam estruturas intracelulares. Como exemplo desses movimentos, podemos destacar o deslocamento e posicionamento de organelas, transporte de vesículas com neurotransmissores nos neurônios, a dispersão de pigmentos em melanócitos e a separação dos cromossomos durante a mitose e meiose.

Os cílios e flagelos são organelas móveis que se estendem a partir da superfície celular, com estrutura similar, mas com padrão de movimento distinto. Os flagelos, em geral, são estruturas observadas individualmente ou em pares e apresentam movimentos ondulatórios simétricos que se propagam por toda a sua extensão. Alguns flagelos batem em um padrão similar a uma onda, enquanto outros formam padrões helicoidais. Os cílios são observados em grande número e, geralmente, movem-se gerando uma única onda, com um batimento efetivo e outro de recuperação. Durante o batimento efetivo, os cílios se movem por meio de um grande volume de água, formando um amplo arco. Os cílios se dobram a partir da base e retornam à posição inicial. Essas estruturas geralmente batem em ritmos com padrões complexos de coordenação.

O dobramento dos cílios e flagelos é resultante do movimento de deslizamento em um feixe de microtúbulos que forma o axonema. O axonema consiste de dois microtúbulos centrais e nove pares que se distribuem radialmente, formando um

padrão 9+2. Esse padrão pode variar entre diferentes espécies de organismos, mas é consideravelmente conservado ao longo da evolução. O deslizamento entre os microtúbulos do axonema é causado pela presença de dineínas, que se localizam entre as duplas microtubulares externas. A ação dessas dineínas causaria o dobramento de todo o axonema, resultando no batimento ciliar ou flagelar.

### **Movimento celular: o citoesqueleto – microfilamentos**

Os microfilamentos são formados por dois filamentos trançados helicoidalmente em vez de túbulos. Cada filamento é um polímero de proteínas globulares chamadas de actina, que têm entre 5 e 7 nm de diâmetro. Esses filamentos podem ser observados em células de uma grande variedade de organismos, mas estão presentes em grandes concentrações e formam unidades extremamente organizadas (os sarcômeros) nas células musculares esqueléticas e cardíacas. Já as células musculares lisas não exibem o mesmo grau de organização dos microfilamentos.

Os microfilamentos exibem a mesma dinâmica de polimerização/despolimerização que observamos nos microtúbulos, sendo, também, polarizados, com uma ponta + e outra -.

Associados aos microfilamentos, podem ser observadas proteínas motoras, como a miosina, análoga à cinesina, e dineína com relação aos microtúbulos. Troponinas e tropomiosinas são outras proteínas associadas aos microfilamentos e são responsáveis por regular a interação entre a actina e miosina. Enquanto as tropomiosinas são encontradas em diversos tipos celulares e estão relacionadas à manutenção do formato celular, as troponinas são observadas apenas em células musculares, sendo importante no processo de contração muscular.

O princípio geral do movimento de microfilamentos envolve o deslizamento de filamentos adjacentes, microfilamentos ou estruturas celulares, semelhante ao discutido sobre o movimento microtubular.

Uma grande variedade de protozoários e células isoladas de organismos multicelulares apresentam ampla mobilidade. Alguns exemplos de movimento ameboide envolvem a projeção de extensões citoplasmáticas denominadas de pseudópodes ou, em outros casos, as células se deslocam pelo substrato sem a emissão de projeções evidentes do citoplasma. Leucócitos fagocíticos do sistema imune exibem um anel de citoplasma periférico, que não têm organelas ou membranas intracelulares. Esta região contém todas as estruturas necessárias para o movimento celular.

O modelo mais aceito para o movimento celular ameboide é baseado na hipótese de que o fluido citoplasmático (com consistência do tipo "sol") tem a capacidade de aumentar a sua viscosidade (consistência de "gel"). O fluido sol apresenta actinas globulares livres, enquanto o gel contém actinas organizadas em filamentos. O controle da consistência do fluido citoplasmático, associado a padrões de contração dos microfilamentos, é capaz de gerar pressões citoplasmáticas que propulsionam o deslocamento da célula sobre o substrato.

## **Tipos e estruturas dos músculos**

As células musculares são especializadas em contração e são divididas em duas categorias gerais baseadas em sua aparência microscópica geral: músculo estriado e liso. Os músculos estriados ainda podem ser classificados como esquelético ou cardíaco, que apresentam um mecanismo de contração semelhante, mas diferem quanto à organização das fibras de actina e miosina.

Os músculos estriados esqueléticos estão comumente sob controle voluntário do organismo. Células musculares individuais (ou fibras) são longas e multinucleadas, agrupadas em feixes visíveis a olho nu. O músculo esquelético dos vertebrados é, geralmente, organizado em grupos, conhecidos como unidade motora. Cada célula muscular em uma unidade recebe uma ou algumas conexões sinápticas de um único motoneurônio, cujo corpo celular se localiza na espinha dorsal. Um potencial de ação se propaga sobre a superfície de cada célula muscular em resposta ao potencial de ação axonal, gerando uma resposta "tudo ou nada".

As células estriadas cardíacas diferem relativamente em estrutura quando comparadas com as esqueléticas, sendo menores, bifurcadas e uni ou binucleadas. O músculo cardíaco não tem contração voluntária. Algumas células musculares cardíacas são especializadas na transmissão do potencial de ação e não se contraem, como as células das fibras de Purkinje e do nódulo atrioventricular. Grande parte das células musculares cardíacas não são enervadas, mas apresentam uma contração rítmica. Cada célula está conectada eletricamente à adjacente, formando uma rede, de modo que todo o músculo cardíaco se contrai como uma unidade. Algumas células musculares cardíacas são especializadas como um marca-passo, gerando despolarizações rítmicas que determinam a frequência de contração de todo o sistema cardíaco.

As células musculares lisas não exibem a mesma organização característica dos músculos estriados, mas também têm as proteínas contráteis actina e miosina. Estas células são relativamente pequenas, fusiformes (em forma de fuso) e com um único núcleo centralizado. Nos vertebrados, a musculatura lisa pode ser classificada em duas categorias funcionais: visceral (unitárias) ou multiunidade. O músculo liso visceral tem células organizadas em folhas ou fibras interconectadas eletricamente por junções comunicantes, de modo que a musculatura se contrai no mesmo passo. Este tipo de musculatura exibe uma enervação difusa a partir de nervos do sistema autônomo, além da capacidade de responderem a estímulos diversos, como hormônios, estiramento físico e temperatura. O músculo liso multiunidade se organiza em fibras discretas, com cada célula enervada por terminais nervosos individuais que operam independentemente. Essas células respondem apenas ao estímulo nervoso, ao contrário da musculatura visceral.

## **Fisiologia da contração muscular**

A característica mais evidente de uma fibra muscular estriada é a presença de estriações regulares. A matriz citoplasmática, ou sarcoplasma, contém numerosas miofibrilas, longas e cilíndricas, que também são estriadas. A maior parte do conteúdo do

sarcoplasma é composto pelas miofibrilas, mas podem ser observadas organelas como mitocôndrias, núcleos e inclusões como lipídios e glicogênio. As miofibrilas se organizam formando padrões claros e escuros alternados, por causa das suas características físico-químicas com relação à luz. As bandas mais claras são chamadas de banda I, as escuras são conhecidas como banda A e a linha transversal mais escura é a linha Z. Utilizando as bandas como referência, podemos definir o sarcômero como a unidade compreendida entre duas linhas Z.



### Assimile

O sarcômero é a unidade funcional do músculo estriado e sua estrutura consiste em um conjunto de fibras que formam padrões de estrias. Saiba mais sobre a estrutura e funcionamento do sarcômero no link disponível em: <<https://plantaoescolar.wordpress.com/tag/sarcomero/>>. Acesso em: 16 maio 2017.

Os filamentos de actina em um sarcômero estão conectados firmemente às linhas Z de cada extremidade do sarcômero e se estendem para a região central. Os filamentos de miosina, por outro lado, concentram-se na porção central do sarcômero e se projetam em direção às linhas Z, paralelamente aos filamentos de actina. As cabeças de miosina, regiões motoras que interagem com a actina, estão localizadas nas regiões de sobreposição entre as duas fibras contráteis.

As células musculares estriadas apresentam um importante sistema de membranas, conhecido como retículo sarcoplasmático (especialização do retículo endoplasmático liso), que é fundamental na transmissão da despolarização elétrica para o interior da célula e na regulação de  $\text{Ca}^{++}$  no processo de contração muscular. O retículo sarcoplasmático é composto por um sistema de túbulos que se distribui por toda a extensão do sarcômero, formando um anel em suas extremidades.

Atualmente, a contração muscular é compreendida de acordo com o modelo do deslizamento de fibras. De acordo com esse modelo, a contração do sarcômero ocorre pelo deslizamento das fibras de actina e miosina. Neste caso, não há redução no

comprimento das fibras contráteis, mas ocorre a diminuição da distância entre as linhas Z. Este encurtamento é causado pela interação entre as cabeças de miosina com os filamentos de actina.

O modelo de deslizamento de fibras prevê que:

- A quantidade de ligações cruzadas entre as cabeças de miosina e actina variam em função do comprimento do sarcômero.
- A força gerada pela contração do sarcômero deve ser proporcional à quantidade de ligações cruzadas realizadas.
- Há regiões no sarcômero em que não ocorre a sobreposição da actina com as cabeças de miosina.
- Não se produz força de contração quando as cabeças de miosina estão pressionadas contra a linha Z.

O processo de contração muscular tem início com a despolarização da membrana da célula muscular, resultante de uma sinapse química originada por um neurônio motor. A despolarização atinge as membranas do retículo sarcoplasmático, o que resulta na liberação de íons  $\text{Ca}^{++}$  pelo sarcoplasma. Este íon se liga às moléculas de troponinas e tropomiosinas (associadas às fibras de actina) e causa uma mudança conformacional, expondo os sítios de ligação das actinas com as cabeças de miosina e permitindo sua ligação cruzada. Em seguida, ocorre a hidrólise de ATP e uma mudança na forma da miosina, que faz que o sarcômero se contraia. A miosina se desconecta da actina (com gasto de energia) e se liga novamente a uma nova actina, repetindo o processo e encurtando ainda mais o sarcômero. A contração muscular é finalizada quando o estímulo nervoso é interrompido e os íons  $\text{Ca}^{++}$  são transportados de volta para o interior do retículo sarcoplasmático, fazendo que as troponinas e tropomiosinas retornem às suas conformações iniciais que impedem a ligação da actina com a miosina.



**Pesquise mais**

A fisiologia da contração muscular é um processo complexo e que envolve uma série de estruturas e eventos fisiológicos. Saiba mais detalhes sobre o fenômeno da contração muscular no artigo disponível no link <<https://goo.gl/y34xFi>>. Acesso em: 16 maio 2017.

## Suporte

Animais aquáticos não têm mecanismos que provém suporte aos seus corpos contra uma força gravitacional, pois estes organismos, geralmente, exibem uma flutuabilidade neutra, mas seus tecidos devem resistir à deformação exercida pela pressão externa. Esqueletos hidrostáticos são adequados para essas finalidades, mas muitos animais aquáticos têm um esqueleto sólido para um suporte adicional ou proteção corporal. Animais terrestres devem, em primeiro lugar, resistir à ação da gravidade, e a grande maioria apresenta um esqueleto sólido.

As propriedades mecânicas e contráteis dos músculos e as propriedades mecânicas dos esqueletos (e estruturas associadas) determinam a força e as funções do sistema musculoesquelético. A estrutura esquelética é exposta à tensão, compressão, encurvamento, dobramento, torção e outras forças. As propriedades mecânicas dos materiais que compõem os esqueletos determinam sua habilidade de resistir a essas forças. Dentre as mais importantes propriedades, podemos citar a densidade, elasticidade, viscoelasticidade e força.

Os esqueletos dão suporte ao corpo contra forças externas e permitem o movimento de certas partes corporais a partir de forças geradas pelos músculos. Esqueletos hidrostáticos utilizam a incompressibilidade dos fluidos biológicos e tecidos, enquanto esqueletos sólidos são formados por materiais mais resistentes e elásticos.

Os esqueletos hidrostáticos podem ser observados em alguns grupos de animais invertebrados e são sempre internos, utilizando fluidos encerrados em cavidades específicas pressurizadas. Já os esqueletos sólidos podem ser observados fora (exoesqueleto, como em artrópodes e outros invertebrados) ou dentro do corpo (endoesqueleto, como nos vertebrados).

Endo e exoesqueletos têm cada um suas vantagens e desvantagens. Os esqueletos externos têm maiores vantagens mecânicas, mas os internos compensam em outros fatores. Os exoesqueletos limitam o crescimento corporal do organismo. Para crescer, esses animais precisam trocar seus exoesqueletos por um novo com maiores dimensões, em um processo conhecido como muda ou ecdise. Durante esse processo, o organismo perde temporariamente todas as vantagens de possuir essa estrutura.

## Locomoção

Os animais evoluíram na diversa gama de métodos de locomoção, dependendo, em grande parte, do meio em que se deslocam, podendo ser aquáticos, terrestres ou aéreos.

Animais terrestres usam uma variedade de técnicas para se locomover sobre ou através do seu substrato sólido, variando bastante a velocidade de deslocamento. Animais de corpo mole ou com esqueleto hidrostático, em geral, rastejam, como as minhocas. Animais com esqueleto sólido são capazes de caminhar ou correr, como diversos vertebrados e artrópodes. Da estrutura esquelética desses animais é utilizada como um sistema de alavancas que transmitem forças musculares para o substrato.

Os princípios da locomoção aquática são consideravelmente diferentes quando comparados à terrestre. Da densidade de um meio fluido provém uma força de flutuação que, praticamente, equilibra a força da gravidade sobre o corpo. O movimento de objetos através de um meio fluido gera arrasto e, algumas vezes, força de sustentação, que facilita o movimento ou promove um mecanismo locomotor.

Animais que planam ou voam são submetidos aos mesmos princípios gerais de dinâmica dos fluidos que os aquáticos. Arrasto e sustentação são forças provenientes da dinâmica dos fluidos que provém forças de propulsão para a locomoção. No entanto, há algumas diferenças fundamentais entre os animais que se movimentam pelo ar e pela água. Entre as mais importantes delas, temos o fato de que o ar tem uma densidade muito menor do que a água e, portanto, as forças de flutuação são praticamente insignificantes. Assim, animais que voam horizontalmente devem gerar força de sustentação grande o suficiente para contrabalançar o seu tamanho corporal. Mesmo os animais que planam, que não são capazes de manter sua altura durante o voo (a não ser quando utilizam uma corrente de ar ascendente), devem gerar força de sustentação suficiente para não caírem muito rápido.

Do ponto de vista da eficiência do gasto energético sobre a locomoção, temos o deslocamento em meio aquático como o modo mais eficiente, seguido pelo voo e, em último lugar, a

locomoção em ambiente terrestre. Por que a natação é mais econômica do que as demais formas de locomoção? Porque os organismos aquáticos têm flutuação neutra ou quase neutra e, deste modo, quase nenhuma energia é gasta para dar suporte à massa corporal. Por que o voo é mais eficiente do que a locomoção terrestre? Porque grande parte do gasto energético é contrabalanceado pelo arrasto aerodinâmico. As forças de sustentação não são ativamente produzidas pelo animal voador, mas sim uma consequência do formato de suas asas, que gera essas forças por conta do ar que passa sobre suas asas. Já os animais terrestres devem sustentar seus corpos com os seus membros contra a gravidade. Uma grande quantidade de energia deve ser gasta para manter o tônus muscular que mantém a postura corporal nos movimentos de caminhada e corrida.



### Refleta

O bipedalismo (sustentação do corpo com apenas dois membros) é uma adaptação dos seres humanos, que nos difere dos demais grandes primatas (chimpanzés, gorilas e orangotangos). Algumas adaptações ocorridas no sistema musculoesquelético permitiram tal feito evolutivo. Considerando as características do deslocamento terrestre, reflita sobre os principais desafios a serem enfrentados pelos bípedes com relação aos tetrápodes. Um dos principais desafios dos animais que se locomovem com apenas dois membros é a manutenção da postura durante o movimento. Os corpos dos animais com quatro membros tende a ser mais estável do que naqueles com dois membros, pois o centro de massa tende a estar em uma altura menor e sobre um suporte mais amplo. Deste modo, os bípedes devem gastar mais energia em seus músculos para a manutenção de um tônus muscular capaz de manter a postura corporal do indivíduo.

## Sem medo de errar

Agora que sabemos mais sobre a fisiologia do movimento nos animais, podemos tentar ajudar o paciente mencionado anteriormente, que está enfrentando um longo e doloroso tratamento de quimioterapia como combate a um câncer agressivo.

Esse paciente está em tratamento há alguns meses e perdeu grande parte de seus pelos corporais e gostaria de saber o porquê disto.

Como mencionado ao longo da seção, as drogas antimitóticas, utilizadas no tratamento por quimioterapia, agem sobre os microtúbulos das células, principalmente sobre aquelas com alta atividade mitótica, pois elas atuam sobre as fibras do fuso e impedem a divisão celular. No entanto, essas drogas também afetam as células saudáveis, como as células que produzem os pelos e cabelos humanos. Estas células apresentam uma elevada atividade mitótica, que dão origem a células preenchidas por queratina, que se diferenciam e morrem, dando origem aos pelos e cabelos. Deste modo, a quimioterapia impede o crescimento e produção de novas dessas estruturas.

Quais seriam outros efeitos do uso dessas drogas?

Essas drogas podem atuar em outras estruturas microtubulares, por exemplo, cílios e flagelos. Os gametas masculinos, os espermatozoides, são células especializadas que têm um único e longo flagelo, utilizado para movimentar o gameta até o óvulo. Portanto, a quimioterapia pode interferir na produção de gametas viáveis nesse paciente.

## Avançando na prática

### **Espasmos musculares**

#### **Descrição da situação-problema**

Todos nós já vivenciamos uma situação dessas. De repente, uma parte do seu corpo (como as pálpebras dos olhos, dedos ou alguma musculatura qualquer) começa a se contrair involuntariamente e você não consegue fazer absolutamente nada a respeito. Há algumas medidas utilizadas pela sabedoria popular para interromper essas contrações, mas não há evidências concretas de que esses procedimentos funcionam efetivamente.

Em geral, essas contrações param após algum tempo, mas, em alguns casos, elas podem ser persistentes e trazer problemas para o indivíduo, como dores, paralisias e tremores. Esses fenômenos são conhecidos como tetania. A principal causa da tetania é a hipocalcemia, ou seja, deficiência de  $\text{Ca}^{++}$  na corrente sanguínea. Neste caso, a baixa concentração deste íon leva a um aumento de permeabilidade aos íons  $\text{Na}^+$ , resultando em eventuais despolarizações de membrana, que resultam em contrações musculares. No entanto, a ausência de íons  $\text{Ca}^{++}$  no interior dos músculos poderia influenciar a contração muscular de um modo diferente. Descreva esse modo.

### **Resolução da situação-problema**

Os íons  $\text{Ca}^{++}$  são fundamentais para a contração muscular. Com a despolarização da membrana plasmática da célula muscular ocorre a liberação destes íons a partir do retículo sarcoplasmático, aumentando a sua concentração citoplasmática. Os íons  $\text{Ca}^{++}$  se associam às proteínas troponinas e tropomiosinas, que mudam de conformação e liberam os sítios de ligação das actinas com as miosinas. Em seguida, as células musculares gastam energia para gerar o movimento de encurtamento do sarcômero. Após o término do efeito do potencial de ação, os íons  $\text{Ca}^{++}$  são transportados para o interior do retículo sarcoplasmático, fazendo que as troponinas e tropomiosinas impeçam a ligação da actina com a miosina e a contração muscular se encerre. Portanto, na ausência de  $\text{Ca}^{++}$  intracelular, não há contração muscular e o efeito seria contrário ao da tetania.

### **Faça valer a pena**

**1.** O citoesqueleto é uma estrutura presente em células eucarióticas composta por um complexo sistema de fibras e túbulos dispersos pelo citosol e desempenha duas funções principais: movimento e sustentação. Essa estrutura é composta por três elementos básicos: microtúbulos, microfilamentos e filamentos intermediários.

Assinale a alternativa correta sobre o citoesqueleto:

- a) Os microtúbulos são formados por filamentos compostos por dineína e cinesina.
- b) Os filamentos intermediários são responsáveis pelo movimento do citoplasma.
- c) Os microtúbulos estão associados ao movimento dos cromossomos durante a divisão celular.
- d) Os microfilamentos estão organizados em feixes bem definidos na musculatura lisa.
- e) Os microfilamentos estão organizados em protofilamentos de alfa e beta actina.

**2.** O *rigor mortis* ou rigidez cadavérica é uma evidência da morte de um organismo que leva ao enrijecimento da musculatura estriada, impossibilitando a movimentação ou manipulação. Esse fenômeno tem início cerca de três horas após a morte e atinge sua totalidade em 12 horas, em temperatura ambiente. Esse processo é causado por uma alteração bioquímica nas células musculares por causa da ausência de ATP disponível.

Assinale a alternativa correta.

- a) Na ausência de ATP, a interação entre actina e miosina é desfeita e, portanto, a musculatura enrijece.
- b) Quando não há ATP, os íons  $\text{Ca}^{++}$  não são capazes de se associar à troponina e à tropomiosina.
- c) Sem ATP não há sobreposição de fibras de actina com a miosina, impedindo a formação de ligações cruzadas.
- d) Quando não há ATP, os íons  $\text{Ca}^{++}$  não são reabsorvidos para o interior do retículo sarcoplasmático e a contração muscular não é interrompida.
- e) A falta de ATP impede a dissociação das ligações cruzadas, que ocorrem entre actina e miosina.

**3.** Os animais estão bem adaptados ao seu ambiente, apresentando adaptações que os permitem se deslocar eficientemente em seu meio. Deste modo, os organismos que se locomovem em diferentes meios apresentam adaptações distintas, condizentes com as características do meio em seu ambiente.

Assinale a alternativa correta.

- a) O voo é uma forma de locomoção mais eficiente do que a caminhada.
- b) A elevada densidade da água, quando comparada ao ar, dificulta a natação, tornando esse tipo de locomoção pouco eficiente.
- c) O ar, por ter uma densidade baixa, é o meio que possibilita a locomoção mais eficiente.
- d) O voo é pouco eficiente porque exige maior gasto energético para dar sustentação ao corpo durante o movimento.
- e) O ar e a água têm características muito diferentes e, portanto, as adaptações para a locomoção aérea e aquática são também distintas.

# Referências

FRENCH, Kathleen; RANDALL, David; BURGGREN, Warren. **Fisiologia animal: mecanismos e adaptações**. 4. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2000.

SCHMIDT-NIELSEN, Knut. **Fisiologia animal: adaptação e meio ambiente**. 4. ed. São Paulo: Santos, 2002.

# Fisiologia da respiração e da circulação

## Convite ao estudo

Nesta terceira unidade da disciplina, vamos estudar a fisiologia dos sistemas respiratório e circulatório dos animais. Na primeira seção, vamos abordar os conceitos iniciais sobre os princípios fisiológicos das trocas gasosas e também as implicações da água como meio circulante na respiração dos animais aquáticos. Em seguida, vamos estudar os detalhes da respiração dos animais terrestres e aéreos e os mecanismos utilizados para a realização das trocas gasosas com o ar atmosférico. Na última seção desta unidade, vamos compreender como diversas substâncias são transportadas pelo organismo através do sistema circulatório.

Os conceitos apresentados nesta unidade permitirão uma compreensão abrangente sobre como os gases respiratórios são trocados com o ambiente, seja ele aquático ou aéreo, e como são transportados, juntamente com outros nutrientes e hormônios, a todas as células do corpo pelo sistema circulatório.

Nesta unidade, vamos acompanhar um grupo de pesquisadores que está estudando a fisiologia respiratória e cardiovascular da fauna silvestre, com o intuito de monitorar o bem-estar dessa fauna e, também, do ecossistema em que estão inseridos. Com os conhecimentos obtidos nesta unidade, você poderá contribuir com esses pesquisadores a resolver esses problemas.

O caso que vamos acompanhar nesta seção envolve o estudo de uma espécie de sapos encontrados na Mata Atlântica. Esses sapos estão sendo monitorados por vários anos e, há alguns meses, tem aumentado a quantidade de indivíduos infectados por um fungo, resultando em uma micose dérmica. Os espécimes afetados apresentam o ressecamento da pele, aumento do

ritmo respiratório; em casos mais graves, redução da atividade metabólica e até morte. As demais estruturas dos sapos afetados não exibem alterações causadas pelos fungos. Os pulmões e as vias respiratórias não possuem qualquer alteração visível ou funcional.

Nesse caso, qual seria a relação entre a infecção por fungos e os sintomas apresentados por esses sapos?

# Seção 3.1

## O sistema respiratório: ambientes aquáticos

### Diálogo aberto

Caro aluno,

Nesta seção, vamos estudar os principais conceitos relacionados à fisiologia da respiração nos animais. Vamos conhecer os princípios fundamentais para a compreensão do mecanismo de suas trocas gasosas nos animais, especialmente com relação ao ambiente aquático.

Ao final, iremos acompanhar o trabalho de uma equipe de pesquisadores que estuda a fisiologia dos sistemas respiratório e cardiovascular de animais silvestres, com o objetivo de monitorar o bem-estar da fauna que compõe o ecossistema local.

Desta vez, esses profissionais estão analisando o caso de uma espécie de sapos que habita a Mata Atlântica. Ao longo dos anos, foi detectado um aumento na quantidade de indivíduos coletados que apresentam uma micose dérmica, exibindo ressecamento da pele, aumento do ritmo respiratório e redução da atividade metabólica, o que pode resultar em morte. Não foram detectadas quaisquer outras alterações nesses sapos.

Será que há alguma relação entre as alterações causadas pela micose e os sintomas apresentados?

### Não pode faltar

#### Os gases respiratórios

O processo de respiração consiste na troca de gases entre o ambiente e os fluidos corporais dos organismos. O processo de respiração celular é, comumente, chamado de respiração interna, e as trocas gasosas são conhecidas como respiração externa. Com relação ao assunto abordado nesta seção, estaremos considerando apenas a respiração externa.

A maioria dos animais depende do metabolismo aeróbico para a manutenção de sua taxa metabólica basal. Para isso, uma grande variedade de substratos (além dos carboidratos) podem ser oxidados para produção de energia. O gás oxigênio ( $O_2$ ) é obtido a partir da atmosfera, compondo cerca de 21% do volume total do ar. O metabolismo aeróbico produz o gás carbônico ( $CO_2$ ) como subproduto na mesma quantidade do oxigênio consumido. A excreção do gás carbônico é facilitada por dois fatores principais: a proporção de gás carbônico na atmosfera é, relativamente, baixa (cerca de 0,03% do volume do ar), e a solubilidade desse gás é, relativamente, elevada em meio aquoso, facilitando seu transporte pelos fluidos corporais.



### Assimile

O ar atmosférico seco é composto por, basicamente, três gases: gás oxigênio ( $O_2$ , 20,95%), gás carbônico ( $CO_2$ , 0,03%) e gás nitrogênio ( $N_2$ , 78,08%). Outros gases inertes, do ponto de vista fisiológico (como argônio, criptônio e neônio), somam 0,94% do ar atmosférico.

A composição do ar atmosférico tem sido, relativamente, constante ao longo dos quatro bilhões de anos da Terra, sofrendo algumas poucas mudanças drásticas. No entanto, mesmo pequenas mudanças são significativas no contexto da vida em nosso planeta. Queima de combustíveis fósseis, desmatamento e mudanças em padrões na agricultura levaram a uma pequena redução na quantidade de  $O_2$  e aumento de  $CO_2$  e do gás metano na atmosfera. Embora essas mudanças não estejam diretamente relacionadas à respiração, elas afetam os seres vivos pelas alterações climáticas causadas pelo aumento do efeito estufa.

A pressão total exercida por uma mistura de gases, como o ar atmosférico, é igual à soma das pressões parciais exercidas por cada um de seus constituintes (Lei de Dalton).



### Pesquise mais

A lei de Dalton (ou lei das pressões parciais) foi estabelecida em 1801 pelo cientista John Dalton. Para saber mais sobre esse princípio, acesse o link

<<http://brasilecola.uol.com.br/quimica/lei-de-dalton.htm>>. Acesso em: 2 jun. 2017.

O ar atmosférico sempre contém uma parcela de vapor de água, que também exerce uma pressão parcial. A pressão parcial de saturação de vapor d'água para o ar em equilíbrio com a água líquida e ao nível do mar (pressão de 1 atm) depende da temperatura. A umidade relativa do ar consiste na pressão parcial de vapor d'água com relação à sua pressão parcial de saturação a uma dada temperatura.



### Pesquise mais

A umidade relativa do ar é um fator que nos afeta diariamente, principalmente nos meses mais frios do ano. Para saber mais sobre esse assunto, acesse o material disponível em: <<http://fisica.ufpr.br/grimm/aposmeteo/cap5/cap5-3-3.html>>. Acesso em: 2 jun. 2017.

A composição de gases na água envolve uma análise mais complexa. A pressão parcial dos gases na água em equilíbrio com uma determinada mistura gasosa depende da pressão parcial de seus componentes e de sua solubilidade. A solubilidade dos gases depende do gás em questão, da natureza do solvente (água, lipídeos, etc.) e de outras variáveis, como temperatura e força iônica. Em geral, os gases importantes para a fisiologia da respiração exibem uma redução na solubilidade em água com o aumento da temperatura ou da força iônica.

Os gases  $O_2$  e  $N_2$  estão presentes em concentrações menores na água quando comparados ao ar, mas o  $CO_2$  exibe a mesma pressão parcial. Essas discrepâncias são resultantes da diferença nos coeficientes de solubilidade de cada um desses gases.

Todas as moléculas com temperatura acima do zero absoluto têm um movimento aleatório e velocidade proporcional à sua temperatura absoluta. Esse movimento é conhecido como movimento browniano e é a base para o processo de difusão. A difusão é o simples movimento

de moléculas de uma região para outra por causa do seu movimento térmico aleatório, que depende da diferença de concentrações, distância, fluxo de solutos no meio em questão e natureza do meio.

A difusão é um processo pouco eficiente para animais de grande volume corporal, por causa, principalmente, das distâncias estabelecidas para as trocas gasosas, por exemplo. Esses animais desenvolveram, ao longo da evolução, mecanismos que levam à formação de um fluxo de água sobre suas superfícies respiratórias (associado a adaptações do sistema circulatório), que minimizam os efeitos do elevado volume corporal. Nesse caso, o transporte de gases respiratórios ocorre por convecção, que é mais eficiente do que a difusão, desde que seja mantido um fluxo de água.

### **Sistema respiratório dos invertebrados**

As brânquias e os pulmões são duas estruturas respiratórias comuns entre os animais que aumentam a área de trocas gasosas. As brânquias são extensões da superfície corporal que podem exibir grande quantidade de dobras, elevando a área de superfície. Em geral, essas estruturas são protegidas por uma cobertura especializada e possuem um sistema circulatório interno que distribui o sangue através das brânquias e pelo corpo do animal. A circulação externa de água é mantida por bombeamento, por movimento ciliar ou pelo deslocamento das brânquias pela água.

Os pulmões, por outro lado, são estruturas internas, que têm uma área de superfície bastante elevada pelo dobramento de seu epitélio. Um sistema circulatório interno é responsável pelo transporte de gases pelos pulmões e também pelo corpo. Alguns animais apresentam um mecanismo que possibilita o movimento de convecção para o interior dos pulmões, mas há casos em que as trocas gasosas ocorrem apenas por difusão.

As esponjas são organismos que realizam trocas gasosas diretamente com a água circulante, que flui para o seu interior através de aberturas laterais e que sai por uma abertura superior, denominada de ósculo. O fluxo de água é mantido por movimentos ciliares de células conhecidas como coanócitos, que obtêm alimento e oxigênio do meio e eliminam excretas e células germinativas.

Os vermes chatos do filo Platyhelminthes realizam suas trocas gasosas pela superfície corporal. Em alguns casos, a cavidade digestiva ramificada também pode atuar na respiração.

Alguns vermes anelídeos também dependem apenas da difusão através da superfície corporal para a respiração, pois seus corpos são pequenos e cilíndricos. Outros anelídeos possuem extensões filamentosas da superfície corporal, que atuam como brânquias.

Os moluscos têm brânquias bipectinadas (com dois lobos) localizados na cavidade do manto. O fluxo de sangue através das brânquias é contracorrente com relação ao fluxo de água, que, por sua vez, é gerado por movimento ciliar. Além disso, a água entra na cavidade do manto por uma abertura inalante e sai por outra exalante. Portanto, as brânquias são sempre banhadas por água com elevada pressão parcial de oxigênio e pressão reduzida de gás carbônico. Esse arranjo tem grande eficiência nas trocas gasosas. No caso dos cefalópodes, a água é bombeada para o interior da cavidade do manto por ação muscular.

Boa parte dos crustáceos de tamanho reduzido realizam trocas gasosas por difusão através da superfície corporal. Quando estão presentes, as brânquias são porções especializadas dos apêndices torácicos ou abdominais (menos comuns). Em geral, essas brânquias estão expostas como projeções da superfície corporal, mas podem estar enclausuradas e protegidas sob o exoesqueleto. Nesse caso, a água é movimentada para as brânquias através do batimento de apêndices localizados na cabeça.

Os insetos possuem um sistema traqueal de respiração aérea e as espécies aquáticas ou fases larvais aquáticas exibem adaptações desse sistema para trocas gasosas com a água. O sistema traqueal é formado por uma série de tubos que se estendem a partir de aberturas no exoesqueleto (espiráculos) até os tecidos. As traqueias se ramificam internamente formando as "traqueolas" (traqueias de pequeno diâmetro) com fundo cego e que chegam até as células do organismo. Algumas larvas aquáticas têm brânquias traqueais, formadas por extensões corporais da própria superfície corporal, que contêm traqueias para absorção de  $O_2$  a partir do meio ambiente. Outras espécies possuem brânquias espiraculares, que consistem de projeções dos espiráculos e/ou da cutícula em seus arredores e formam estruturas com morfologia variável. Uma pequena quantidade

de insetos aquáticos tem brânquias preenchidas com hemolinfa e não contam com a presença de traqueias.

Os equinodermos apresentam uma grande diversidade de sistemas respiratórios que variam entre os diferentes grupos. No entanto, a organização geral desses sistemas envolve, geralmente, evaginações ciliadas da cavidade celômica.

### **Sistema respiratório dos vertebrados**

Os animais vertebrados aquáticos contam, ao menos, com uma das seguintes superfícies de trocas gasosas: a superfície cutânea, as brânquias filamentosas externas ou brânquias lamelares internas.

Uma grande variedade de peixes, anfíbios e répteis dependem, principalmente, de respiração cutânea. Algumas espécies são capazes de manter sua taxa metabólica basal apenas com o  $O_2$  obtido por meio da pele. No entanto, a eficiência da respiração cutânea depende de uma elevada relação entre superfície e volume corporal.

Alguns anfíbios possuem extensas dobras de pele, que aumentam a superfície cutânea disponível para trocas gasosas. Outras espécies aumentam sua capacidade respiratória com respostas comportamentais, realizando movimentos corporais que misturam a água em contato com a pele.

As brânquias filamentosas são raras entre os vertebrados e são observadas apenas em períodos de elevada atividade metabólica e de demanda de  $O_2$ . Em geral, essas projeções filamentosas altamente vascularizadas são utilizadas como estruturas secundárias para as trocas gasosas.

Grande parte dos peixes realizam trocas gasosas cutâneas, mas contam principalmente com brânquias lamelares internas para a respiração. Os peixes cartilaginosos e teleósteos possuem estruturas branquiais mais elaboradas do que os demais grupos. Esses animais exibem aberturas nas laterais das regiões encefálicas que conectam a cavidade bucal com o meio externo. Os arcos branquiais são tecidos localizados entre duas aberturas branquiais e oferecem suporte esquelético às brânquias, contêm os vasos sanguíneos eferentes e aferentes e dão suporte aos longos septos interbranquiais. Esses septos apresentam, em cada lado, uma série de filamentos branquiais, sobre os quais podem ser observadas pequenas placas semicirculares, as lamelas branquiais secundárias (principal sítio de trocas gasosas).

A área branquial total depende do número de estruturas associadas às brânquias. Há uma considerável variação na área de superfície branquial entre os diferentes peixes, que se correlacionam com sua demanda metabólica. Peixes ativos tendem a ter maior quantidade de filamentos branquiais e de lamelas branquiais secundárias por filamento do que os peixes menos ativos. A área branquial total também se correlaciona com a massa corporal.

O fluxo sanguíneo através das lamelas branquiais ocorre, geralmente, em direção contracorrente ao fluxo de água, permitindo uma alta eficiência nas trocas de  $O_2$  entre a água e o sangue. Este fluxo contracorrente possibilita uma pressão parcial de  $O_2$  sanguínea tão alta quanto à da água circulante.



### Refleta

O que aconteceria se o fluxo sanguíneo nas brânquias fosse no mesmo sentido do fluxo de água? Nesse caso, a pressão parcial de  $O_2$  entre a água circulante e o sangue iria se equilibrar em algum ponto, impedindo a absorção de maiores quantidades desse gás.

## Regulação da respiração

A adequação da ventilação respiratória com a demanda metabólica requer um sistema de regulação. Em geral, o sistema respiratório tem um grupo de neurônios atuando como um marca-passo, que exibe atividade espontânea e produz o ciclo respiratório básico. Os sistemas reguladores da respiração podem ser encontrados no sistema nervoso central ou nas proximidades das estruturas respiratórias, e ainda necessitam de um sistema sensorial de detecção e outro sistema efetor motor. De modo geral, a respiração de animais aquáticos responde, primariamente, às variações nas pressões parciais de  $O_2$ , ao invés de  $CO_2$ .

Os animais cujo mecanismo de ventilação depende da ação de musculatura esquelética tendem, em geral, a possuir um sofisticado sistema neural de controle respiratório, especialmente no que diz respeito à regulação dos neurônios do marca-passo. O ciclo respiratório rítmico estabelecido pelo centro respiratório deve estar

modulado de acordo com a disponibilidade ou demanda de  $O_2$ . No entanto, a natureza e a localização dos sensores de pressão parcial de  $O_2$  (e de  $CO_2$ ) não é clara para grande parte dos animais.



### Exemplificando

Em boa parte das espécies aquáticas, a situação de hipóxia (baixa pressão parcial de  $O_2$ ) resulta no aumento da ventilação das brânquias até um determinado ponto, a partir do qual se reduz a atividade ventilatória.

Outros estímulos (além das pressões parciais de  $O_2$  e  $CO_2$ ) influenciam o ritmo respiratório, como o estiramento da cavidade branquial, estresse osmótico e mecânico e estímulos químicos. A temperatura influencia a respiração de dois modos: a elevação da temperatura reduz a pressão parcial de  $O_2$  da água e eleva a taxa metabólica dos animais pelo aumento da temperatura corporal. Ambos os efeitos levam ao aumento da demanda respiratória.

### Implicações fisiológicas da respiração aquática

As propriedades físicas da água como meio para animais aquáticos têm significância considerável na organização dos sistemas respiratórios e nas implicações fisiológicas desses organismos.

É possível e eficiente manter um fluxo contínuo e unidirecional de água sobre as superfícies respiratórias aquáticas por causa da alta densidade de viscosidade desse meio. A maioria dos sistemas branquiais mantém um fluxo unidirecional de água pela presença de uma abertura inalante e outra exalante. O trabalho mecânico necessário para acelerar e desacelerar o fluxo de água em sistemas não unidirecionais exigiria um gasto energético relativamente alto.

Esse fluxo de água pode estar acoplado a um fluxo contracorrente de sangue através das lamelas branquiais, aumentando consideravelmente a eficiência nas trocas gasosas, principalmente com relação ao  $O_2$ .

A regulação da respiração ocorre, geralmente, como resposta às variações na pressão parcial de  $O_2$ , ao invés de  $CO_2$ , por causa da alta solubilidade do gás carbônico na água, quando comparado ao oxigênio.

A respiração aquática tem um elevado custo metabólico porque a água é um fluido denso e viscoso.

A água apresenta elevada capacidade térmica quando comparada ao ar. A quantidade de calor metabólico produzido por animais aquáticos e terrestres é praticamente igual. Por esse motivo, animais aquáticos têm maior dificuldade em regular a temperatura corporal a níveis muito diferentes daquele encontrado nas águas do ambiente em que vivem.

## Sem medo de errar

Como podemos relembrar, estamos acompanhando uma equipe de pesquisadores que estuda a fisiologia respiratória e cardiovascular de animais silvestres com o objetivo de realizar um monitoramento do bem-estar dessa fauna.

Nesse caso, estamos acompanhando o caso de uma espécie de sapos encontrados na Mata Atlântica. Esses sapos estão sendo monitorados por vários anos e, há alguns meses, tem aumentado a quantidade de indivíduos infectados por um fungo, resultando em um tipo de micose dérmica. Os espécimes afetados apresentam o ressecamento da pele, aumento do ritmo respiratório; em casos mais graves, redução da atividade metabólica e até morte. As demais estruturas dos sapos afetados não exibem alterações causadas pelos fungos. Os pulmões e vias respiratórias não têm qualquer alteração visível ou funcional.

Nesse caso, qual seria a relação entre a infecção por fungos e os sintomas apresentados por esses sapos?

O fungo age sobre a pele dos sapos, tornando-as ressecadas e rígidas. Esses animais realizam grande parte das trocas gasosas através da pele, apesar de contarem também com os pulmões. Para que as trocas gasosas sejam realizadas de modo eficiente, a pele deve estar umedecida. Portanto, a micose dérmica resulta em baixa pressão parcial de oxigênio no seu sangue desse modo, o sistema de controle da respiração leva a respostas comportamentais, como o aumento do ritmo respiratório, na tentativa de compensar a baixa absorção de oxigênio através das trocas gasosas pulmonares. Em casos extremos,

a pressão parcial de oxigênio no sangue se torna insuficiente para a manutenção do metabolismo basal, reduzindo a taxa metabólica, o que pode levar à morte.

## Avançando na prática

### Aquecimento global

#### Descrição da situação-problema

Atualmente, uma das principais preocupações dos líderes mundiais envolve o problema relacionado à intensificação do efeito estufa, resultando no aquecimento global. De acordo com uma série de especialistas, a temperatura média de nosso planeta está aumentando nos últimos anos como consequência das emissões de gases do efeito estufa, principalmente do gás carbônico.

A elevação da temperatura ambiental e o aumento das concentrações de gás carbônico na atmosfera terá consequências extremamente negativas sobre os seres vivos, principalmente para os organismos marinhos.

Como o aquecimento global e a intensificação do efeito estufa podem influenciar nas trocas gasosas realizadas pelos animais aquáticos?

#### Resolução da situação-problema

O aquecimento global e a intensificação do efeito estufa vão levar a duas grandes consequências no ambiente aquático: o aumento da temperatura das águas do planeta e sua acidificação.

A elevação da temperatura da água reduz a solubilidade do oxigênio na água, resultando em uma certa redução na pressão parcial de oxigênio no ambiente aquático. Com isso, a capacidade de aporte de oxigênio para os fluidos corporais dos animais também é afetada, comprometendo suas atividades metabólicas.

Além disso, a elevação da concentração de gás carbônico na atmosfera, aliada à sua alta solubilidade em água, resultam no aumento da pressão parcial de gás carbônico no ambiente aquático, que leva

à acidificação dessas águas. Com este efeito, os animais terão maior dificuldade em liberar o gás carbônico de seus fluidos corporais para o ambiente, causando, novamente, maiores problemas metabólicos.

## Faça valer a pena

**1.** Os animais necessitam absorver o oxigênio presente no ar atmosférico para a manutenção do metabolismo energético e produção de ATP. As trocas gasosas são realizadas através de superfícies respiratórias, onde ocorre a difusão dos gases respiratórios.

Sobre o processo de difusão, é correto afirmar que:

- a) É um processo eficiente para organismos de elevado volume corporal.
- b) A difusão demanda um gasto energético relativamente alto, principalmente nos animais aquáticos.
- c) Quanto maior a superfície de contato, maior será a eficiência das trocas gasosas.
- d) Esse processo ocorre apenas em organismos unicelulares.
- e) Apenas as brânquias podem ser utilizadas como superfície de trocas gasosas em animais aquáticos.

**2.** As trocas gasosas nos animais podem ser realizadas por meio de diferentes superfícies respiratórias. Algumas espécies utilizam a pele (1) como superfície de trocas gasosas, enquanto outros possuem estruturas especializadas para essa função: as brânquias (2).

Assinale a alternativa que há seres que realizam trocas gasosas através das estruturas 1 e 2, respectivamente:

- a) Platelminetos e anelídeos.
- b) Anfíbios e insetos.
- c) Mamíferos e peixes.
- d) Crustáceos e anfíbios.
- e) Anelídeos e crustáceos.

**3.** A respiração dos animais é um processo controlado por um sofisticado sistema, que adequa a ventilação respiratória à demanda metabólica do organismo a condições fisiológicas diversas. Esse sistema de controle utiliza células sensoriais e executa respostas através de estruturas motoras.

Assinale a alternativa correta sobre o sistema de controle da respiração nos animais.

- a) O controle do ritmo respiratório básico é realizado pelo marca-passo cardíaco.
- b) A pressão parcial de gás carbônico é utilizada como parâmetro para o controle do ritmo respiratório.
- c) O controle da respiração depende exclusivamente das pressões parciais de gases respiratórios no sangue e no ambiente.
- d) A temperatura pode afetar a frequência dos ciclos respiratórios dos animais.
- e) Por causa da baixa solubilidade em água, o oxigênio não é utilizado como estímulo para o controle da respiração.

## Seção 3.2

### O sistema respiratório: ambientes aéreos

#### Diálogo aberto

Caro aluno,

Nesta seção, vamos abordar as principais características e as implicações da fisiologia da respiração em ambientes terrestres, que utilizam o ar como meio para trocas gasosas. As diferenças entre as propriedades físicas do ar e da água criam pressões seletivas distintas para os animais terrestres, que resultaram na evolução de estruturas e processos específicos para esse ambiente.

Em seguida, vamos continuar acompanhando o trabalho da equipe de pesquisadores que estuda a fisiologia da respiração como meio de monitorar o bem-estar da fauna silvestre de diferentes ecossistemas. Desta vez, esses profissionais estão estudando alguns indivíduos de uma espécie de roedores que vivem na Cordilheira dos Andes, os *degus*. Pouco se conhece sobre a fisiologia da respiração desses animais, e os pesquisadores notaram que eles são capazes de manter o seu metabolismo de repouso com uma pressão parcial de  $O_2$  bem mais baixa do que os seus primos: os porquinhos-da-índia (que não vivem em altitudes elevadas). Quando submetidos a situações de hipóxia, estes roedores passam a hiperventilar e urinam mais do que o normal, o que não ocorre com os *degus*.

Os pesquisadores estão se questionando se a ausência de respostas fisiológicas adaptativas do processo respiratório nos *degus* em situação de hipóxia seria uma condição normal ou se é resultado de um quadro patológico. O que você acha disso? Caso não seja um caso patológico, por que os *degus* não exibem as respostas fisiológicas observadas nos porquinhos-da-índia?

### Respiração aérea dos vertebrados

As diferentes propriedades físicas entre ar e água alteram significativamente as características das trocas gasosas com o ar. A respiração aérea confere uma taxa de trocas gasosas mais aceleradas, mas também gera um potencial aumento de perda de água através das superfícies respiratórias. Essa nova via de perda de água é, geralmente, considerada negativa para o organismo, mas pode ser utilizada como um meio de dissipação de calor corporal por evaporação em condições de estresse térmico.

A transição do meio aquático para o ambiente terrestre ocorreu independentemente em diversas linhagens animais. Os três grupos que foram bem-sucedidos na ocupação do ambiente terrestre são: os vertebrados (répteis, aves e mamíferos), alguns moluscos gastrópodes e diversos artrópodes (aranhas, escorpiões e insetos). Outras linhagens de animais não foram tão bem-sucedidas nessa transição e se tornaram dependentes de ambientes úmidos (peixes, anfíbios, anelídeos e crustáceos).

A transição dos vertebrados para o ambiente terrestre envolveu a modificação de suas estruturas respiratórias. Alguns animais exibem brânquias lamelares modificadas ou, mais comumente, estruturas novas mais adequadas para a respiração aérea.

Diversos grupos de peixes são capazes de trocar gases respiratórios com o ar atmosférico, incluindo os peixes pulmonados. Esses animais são os atuais sobreviventes de um grupo de organismos que compartilham um ancestral comum com todos os vertebrados terrestres (tetrápodes).

As brânquias são estruturas pouco eficientes para as trocas gasosas com o ar atmosférico, pois elas colapsam e tendem a se manter juntas por causa da tensão superficial da água, reduzindo a área de superfície para a absorção de  $O_2$  e eliminação de  $CO_2$ . Desse modo, as trocas gasosas nos peixes com respiração aérea ocorrem por meio de outras superfícies vascularizadas, como as mucosas bucal, opercular, estomacal e intestinal, sacos aéreos faríngeos, labirinto supra branquial, bexiga natatória e pulmões. Em alguns casos, as brânquias se apresentam modificadas para a respiração aérea.

Aparentemente, tanto pulmões quanto bexigas natatórias evoluíram como projeções dorsais da faringe. Além da função associada às trocas gasosas, as bexigas natatórias também estão comprometidas com o controle da flutuabilidade dos peixes.

De modo geral, os pulmões dos peixes são utilizados primariamente para a absorção de  $O_2$ , e não para a excreção de  $CO_2$ . Por causa da alta solubilidade do gás carbônico em água, a excreção deste metabólito é realizada através das brânquias.



### Exemplificando

A piramboia (*Lepidosiren paradoxa*) é um peixe pulmonado encontrado na bacia amazônica e é capaz de respirar fora da água através de uma estrutura associada à faringe, semelhante a uma bexiga natatória. Esses peixes vivem em ambientes pantanosos que secam em determinados períodos do ano.

Grande parte dos peixes dependem, primariamente, das brânquias para as trocas gasosas, desde que a pressão parcial de  $O_2$  seja elevada. Em caso de hipóxia, a respiração aérea pode ser utilizada facultativamente. Em geral, as espécies de maior tamanho corporal respiram ar obrigatoriamente, mesmo em condições de pressões parciais de  $O_2$  normais.

Os peixes capazes de respirar ar atmosférico geralmente utilizam sua cavidade bucal como bomba que impulsiona o ar através das vias respiratórias. No entanto, há espécies que possuem músculos específicos para essa função.

Os anfíbios atuais (sapos, rãs, salamandras e cecílias) exibem uma diversidade relativamente alta de sistemas respiratórios, que refletem suas relações filogenéticas e habitats. Esses animais dependem de estruturas cutâneas, bucais, branquiais e pulmonares para realizarem as trocas gasosas. De modo geral, espécies aquáticas utilizam suas brânquias e da superfície cutânea para as trocas gasosas, enquanto que as terrestres dependem mais da pele e dos pulmões.

Os pulmões dos anfíbios variam desde um saco simples, não compartimentalizado e pouco vascularizado, até uma estrutura com compartimentos distintos e rico em capilares sanguíneos. Nesses

pulmões mais complexos, há uma grande área de superfície disponível para a realização das trocas gasosas.

De modo semelhante aos peixes pulmonados, os anfíbios utilizam uma bomba de ar bucal para a ventilação dos pulmões. O ar atmosférico é trazido para o interior da cavidade bucal através das narinas por uma pressão negativa, causada pelo aumento de volume desse compartimento. Em seguida, a glote (válvula presente entre a cavidade bucal e os pulmões) se abre e o ar presente nos pulmões é expelido, misturando-se com os gases presentes na cavidade bucal. As narinas se fecham e o ar é pressurizado, sendo empurrado para os pulmões. A glote se fecha novamente e as narinas se abrem, eliminando o ar que resta na cavidade bucal. Em geral, a ventilação bucal tem uma frequência três vezes maior do que a pulmonar, permitindo que o ar empurrado aos pulmões tenha uma elevada pressão parcial de  $O_2$ . No entanto, o processo respiratório desses animais pode ser considerado de baixa eficiência, por causa da mistura dos gases inalados e exalados.

Os pulmões de répteis primitivos se assemelham aos descritos para os anfíbios, mas os grupos mais derivados possuem pulmões bem compartimentalizados e com uma aparência esponjosa. Alguns répteis exibem extensões do sistema respiratório na forma de sacos aéreos e sua função ainda é desconhecida.

A maior modificação respiratória dos répteis com relação aos anfíbios está relacionada ao mecanismo de ventilação. Os répteis (e demais vertebrados terrestres – aves e mamíferos) aspiram o ar para o interior dos pulmões pela formação de uma pressão intrapulmonar negativa, ao invés de bombear o ar para o seu interior. Esses animais apresentam costelas bem desenvolvidas que se articulam com a coluna vertebral e a ação da musculatura torácica, resultando na expansão ou na contração dos pulmões. A fase inspiratória é caracterizada pela pressão intrapulmonar negativa, seguida pelo fechamento da glote e pelo relaxamento da musculatura torácica, resultando em uma sutil elevação da pressão. Após um período de tempo, a glote se abre novamente e o ar é eliminado passivamente.

A respiração cutânea é mais significativa para os répteis aquáticos do que para os terrestres. No entanto, seu papel fundamental está relacionado à excreção de  $CO_2$  ao invés da absorção de  $O_2$ .

Os pulmões dos mamíferos são muito mais compartimentalizados do que o dos répteis. O ar inspirado é levado através de uma traqueia e chega aos pulmões pelos brônquios. Essas estruturas se ramificam cada vez mais, dando origem aos bronquíolos. Estes canais terminam em pequenos sacos de fundo cego, denominados alvéolos, que correspondem ao sítio primário de trocas gasosas. A morfologia da “árvore respiratória” dos mamíferos é, essencialmente, uma série sucessiva de tubos com ramificações dicotômicas.

A ventilação pulmonar é possível pela combinação da contração muscular do diafragma e o movimento da caixa torácica. A contração desse músculo faz com que os pulmões tomem um formato expandido, diminuindo a pressão interna dos pulmões e preenchendo-os com ar. Em geral, o processo de expiração é passivo, por causa do relaxamento de tecidos pulmonares, tórax e diafragma. No entanto, em situações de alta atividade metabólica, a expiração pode envolver a ação de contrações musculares para aumentar a velocidade do processo. As musculaturas intercostais, localizadas entre as costelas, é responsável pela expansão e contração da caixa torácica, atuando, desse modo, no processo de inspiração e expiração. Em alguns mamíferos, a locomoção auxilia na ventilação respiratória.

Os alvéolos dos pulmões dos mamíferos não são homogêneos quanto a sua localização anatômica ou em relação ao coração e traqueia, diferindo na quantidade de ar e sangue que fluem nessas estruturas.

Os pulmões das aves são os mais especializados dentre todos os vertebrados, e sua complexidade fisiológica e morfológica é, provavelmente, a maior entre todos os animais. Esses organismos são capazes de manter um volume pulmonar relativamente constante ao longo de todo o ciclo respiratório. O mecanismo em “fole” para ventilação do pulmão é possível por uma série de complexos sacos aéreos conectados à traqueia e pulmões de uma maneira bastante elaborada. Essas projeções do sistema respiratório cercam as vísceras e podem, até mesmo, projetar-se para o interior dos maiores ossos do corpo. As traqueias das aves se ramificam em brônquios primários e sofrem sucessivas ramificações, formando brônquios secundários dorsais e ventrais. Cada brônquio primário se conecta aos sacos aéreos abdominais, enquanto os brônquios secundários se comunicam com numerosos tubos de pequeno diâmetro (os parabrônquios), a partir

dos quais se ramificam os capilares aéreos, que correspondem às superfícies de trocas gasosas.

O sistema de sacos aéreos pode ser compreendido, simplificada, como dois grupos funcionais: anteriores e superiores, ambos conectados aos pulmões. Essas estruturas são responsáveis por prover ventilação aos pulmões durante o ciclo respiratório. Na inspiração, os sacos aéreos são expandidos e movimentam o ar através da traqueia e dos brônquios primários. Uma parte do ar vai para os sacos aéreos posteriores, enquanto que a outra parte atravessa os brônquios secundários e parabônquios até os sacos aéreos anteriores. Durante a expiração, os sacos aéreos colapsam e forçam o ar para fora dos sacos posteriores em direção aos brônquios secundários e parabônquios, passando pela traqueia e sendo, finalmente, eliminados. O ar acumulado nos sacos anteriores também é expulso nesse processo.

Desse modo, o fluxo de ar através dos brônquios secundários e parabônquios são mantidos relativamente constantes durante a inspiração e expiração, sendo a superfície de trocas gasosas sempre ventilada com ar rico em  $O_2$ .



### Assimile

O sistema respiratório das aves envolve uma série de estruturas e fenômenos complexos. Na figura disponível em: <<https://image.slidesharecdn.com/26-trocasgasosas-120405190959-phpapp01/95/biogeo10trocas-gasosas-27-638.jpg?cb=1368608292>> (acesso em: 16 jul. 2017), podemos ver os eventos que ocorrem durante um ciclo respiratório nesses animais.

## Respiração aérea dos invertebrados

Um grande número de invertebrados fez a transição do ambiente aquático para o terrestre. O grupo mais bem-sucedido nesse processo é o dos artrópodes, sendo os insetos os animais mais numerosos e diversos em nosso planeta. A tendência evolutiva geral do sistema respiratório desses invertebrados envolvem a perda das brânquias e o surgimento de pulmões ou traqueias.

Os anelídeos realizam suas trocas gasosas através da pele vascularizada, que é suficiente para suprir a demanda por  $O_2$  de sua baixa taxa metabólica.

A respiração aérea deve ter evoluído, ao menos, duas vezes, independentemente, dentre os moluscos gastrópodes, e a maioria desses invertebrados são pulmonados. Os pulmões são formados pela fusão da cavidade do manto com a região posterior do animal, formando uma câmara fechada que se comunica com o ambiente externo através de uma única abertura, o *pneumostomo*. A ventilação dos pulmões ocorre por simples difusão do ar através do *pneumostomo*. As trocas gasosas dérmicas são relevantes para os moluscos.

Diferentes grupos de crustáceos foram capazes de ocupar o ambiente terrestre. Uma parte desses animais retiveram as brânquias lamelares torácicas e também realizam trocas gasosas através da pele. Suas adaptações terrestres são primariamente comportamentais, por exemplo, quando se restringem aos habitats úmidos e hábitos noturnos para evitar a desidratação.

Os variados decápodes anfíbios e terrestres são incapazes de manter trocas gasosas de modo adequado e podem se afogar quando submersos em água. As brânquias lamelares desses crustáceos tendem a colapsar quando expostas ao ar e, em alguns casos, elas são reforçadas por um revestimento mais espesso de quitina. O aumento da sustentação dessas estruturas permite uma melhor eficiência nas trocas gasosas, mas a área de superfície disponível é, geralmente, reduzida nesses animais, e a parede branquial assume um papel respiratório, de modo semelhante a um pulmão. Para maximizar as trocas gasosas, a superfície da cavidade branquial é expandida (podendo apresentar dobras) e bem vascularizada.

As brânquias e cavidade branquial desses crustáceos é mantida úmida pela imersão dos animais no ambiente aquático, em períodos de tempo regulares. A água é mantida nesse compartimento durante sua estadia no ambiente terrestre e é constantemente aerada pelo fluxo de ar através de aberturas posteriores, inalantes, e anteriores, exalantes. A umidade das superfícies respiratórias é importante, pois, caso contrário, a taxa de trocas gasosas decresce dramaticamente.

Os isópodes (tatuzinhos de jardim) são os crustáceos mais bem-sucedidos na invasão do ambiente terrestre. A maioria deles

está restrita a ambientes úmidos e dependem de suas brânquias abdominais para trocas gasosas. As espécies com maior independência do ambiente aquático (e mais tolerantes à desidratação) têm uma cavidade semelhante aos pulmões ou às pseudotraqueias em alguns de seus apêndices (pleópodes).

Grande parte dos quelicerados (aranhas, escorpiões, carrapatos e ácaros) são capazes de respirar o ar atmosférico através de pulmões foliáceos ou traqueias. Os pulmões foliáceos são estruturas presentes em números pares, que se localizam na superfície ventral do abdômen, e consistem em um sistema de lamelas invaginadas. Em alguns aracnídeos, essas estruturas são as únicas superfícies respiratórias presentes.

As aranhas de grupos mais derivados exibem um sistema de traqueias que evoluíram a partir de seus pulmões foliáceos posteriores ou, até mesmo, após uma transformação completa desses pulmões em traqueias.

Os insetos têm um sistema respiratório baseado em espiráculos (aberturas no exoesqueleto) e traqueias. O número de espiráculos é altamente variável: diversos insetos adultos têm até 10 pares dessas estruturas, enquanto algumas espécies não têm espiráculos, embora as traqueias ainda estejam presentes.

O sistema traqueal dos insetos é formado por um complexo sistema de traqueias, que se ramificam a partir dos espiráculos, mas o padrão de ramificação pode variar. Esses tubos originam outros com diâmetros cada vez menores, até formarem as *traqueolas*, que entram em contato direto com as células individuais. A troca gasosa efetiva ocorre no nível desses pequenos tubos, por causa da grande área de superfície e baixa espessura da cutícula.

O sistema respiratório dos insetos é, essencialmente, baseado em simples difusão. Desse modo, esses organismos têm seu tamanho corporal limitado pelo sistema traqueal. Uma parte dos insetos compensam essas limitações pela ventilação das traqueias de maior diâmetro.

### **Regulação da respiração aérea**

A regulação da respiração aérea ocorre pelo controle dos níveis internos de  $\text{CO}_2$  nos animais terrestres. Além de ser um medidor mais

preciso para o ambiente aéreo, o monitoramento das concentrações de  $\text{CO}_2$  pode ser feito conjuntamente com o controle do pH sanguíneo.

O ciclo respiratório básico nos animais, tanto aéreos quanto aquáticos, é controlado pela atividade rítmica de neurônios localizados no centro respiratório. Esse centro recebe informação sensorial de diversos outros centros e neurônios periféricos para controlar o ritmo respiratório. Há dois grupos de neurônios: os inspiratórios e os expiratórios. Os primeiros inervam os músculos inspiratórios (diafragma e os intercostais externos), enquanto os segundos se associam à musculatura expiratória (principalmente, os intercostais internos).

O controle do ritmo respiratório também pode ter outros papéis além das trocas gasosas. Por exemplo, as regiões do hipotálamo comprometidas com o controle da temperatura podem promover a dissipação do calor corporal pela evaporação através da superfície respiratória. Os seres humanos são capazes de controlar o ritmo respiratório via córtex cerebral, embora o ritmo básico seja involuntário. No entanto, os sinais provenientes de quimiorreceptores (que monitoram  $\text{pO}_2$ ,  $\text{pCO}_2$  e pH) de receptores centrais ou periféricos são os mais importantes no controle do ritmo respiratório básico.

## **Os efeitos do mergulho e da altitude**

A profundidade do mergulho não tem efeitos nas trocas gasosas de animais aquáticos, mas tem sérias implicações fisiológicas em animais aéreos mergulhadores. Em primeiro lugar, esses animais devem ser capazes de prender a respiração por longos períodos de tempo. Em segundo, a pressão hidrostática tem profundos efeitos nas trocas gasosas.

A pressão hidrostática da coluna de água sobre um espaço preenchido com ar (como pulmões ou bexigas natatórias) exerce pressão sobre este compartimento. Vertebrados capazes de mergulhar a grandes profundidades têm seus pulmões colapsados por causa da excessiva pressão da coluna de água. Seres humanos mergulhadores (com equipamento adequado) são uma exceção: seus pulmões são expandidos normalmente por conta da elevação da pressão interna resultante do uso de tanques de oxigênio e reguladores de pressão.

Em profundidades elevadas, as pressões parciais de  $O_2$  e  $N_2$  presentes no ar e nos fluidos e lipídeos corporais aumentam dramaticamente. Pressões parciais elevadas de  $O_2$  podem ser tóxicas para o organismo e causar convulsões, enquanto que o excesso de  $N_2$  tem efeito narcótico. Além disso, as altas concentrações desses gases nos fluidos corporais exercem sérios efeitos nos animais quando retornam à superfície. O excesso desses gases pode formar bolhas no interior do corpo, resultando em dores ou até mesmo em morte.



**Refleta**

Qual seria a relação entre um mergulhador que explora águas profundas e uma garrafa de refrigerante? Após explorações em grandes profundidades, os mergulhadores devem retornar à superfície de modo gradual, de modo a evitar a formação de bolhas de gases (principalmente de  $O_2$  e  $N_2$ ) nos fluidos corporais. A redução súbita da pressão do ambiente causa a formação dessas bolhas de modo semelhante ao que ocorre quando abrimos uma garrafa de refrigerante.

Altas altitudes também têm efeitos significativos na fisiologia de animais terrestres e aquáticos, por uma grande variedade de motivos. Nesses ambientes, a pressão atmosférica é reduzida e, portanto, a pressão parcial de  $O_2$  é menor. Além disso, a taxa de desidratação aumenta nessas condições por causa de baixas temperaturas e umidade relativa do ar.

A hiperventilação é a resposta respiratória mais adequada em altas altitudes, mantendo a pressão parcial de  $O_2$  nos alvéolos elevada. No entanto, esse fenômeno reduz a  $pCO_2$  no sangue, levando a uma redução na frequência respiratória. Nesse caso, o organismo compensa tal efeito pela redução do pH dos fluidos corporais, pela remoção ativa de bicarbonato do fluido cérebro espinhal e eliminação desses íons pela atividade dos rins.

### **Interação com o ar e implicações fisiológicas da respiração aérea**

O papel principal da superfície respiratória consiste na troca de  $O_2$  e  $CO_2$  entre os fluidos corporais e o ar atmosférico. Entretanto, para os animais terrestres, outro papel importante dessa estrutura é

minimizar a perda de água para o ambiente no processo respiratório. Quando comparamos os diferentes sistemas respiratórios dos animais terrestres, o sistema traqueal oferece uma visível vantagem com relação aos demais quanto à economia hídrica.

Muitos animais, terrestres e aquáticos, põem seus ovos em terra. Em alguns grupos, como nos anfíbios, os ovos são envoltos por uma camada de uma substância gelatinosa que permite uma imediata troca de gases respiratórios. No entanto, a sobrevivência desses ovos é determinada pela taxa de água perdida para o ambiente. Portanto, esses animais ficam restritos a ambientes úmidos. Alguns répteis, aves e insetos exibem ovos cleidoicos, que reduzem as perdas de água para o ambiente e ainda permitem as trocas de gases respiratórios. Entretanto, esses ovos ainda ficam restritos a ambientes relativamente úmidos para o seu desenvolvimento.

Os ovos da maioria dos répteis e das aves têm uma casca grossa, que pode ser flexível ou rígida (calcificada). A absorção ou perda de água para o ambiente durante o desenvolvimento embrionário resulta em variações no volume dos ovos de casca flexível. Já os ovos calcificados desenvolvem uma bolsa de ar dentro do ovo conforme a água é perdida durante o desenvolvimento. Nos ovos das aves, forma-se um grande compartimento preenchido com ar entre as membranas interna e externa do ovo, que tem importante papel para as trocas gasosas do embrião em desenvolvimento. As membranas do córion e alantoide se tornam altamente vascularizadas para promover as trocas gasosas.



### Pesquise mais

Os ovos das aves são exemplos de ovos amnióticos, que envolvem estruturas (anexos embrionários) fundamentais para uma invasão efetiva do ambiente terrestre. Saiba mais sobre os anexos embrionários e o ovo amniótico no material disponível em: <<http://www.sobiologia.com.br/conteudos/embriologia/reproducao14.php>>. Acesso em: 16 jun. 2017.

A estrutura da casca dos ovos é importante na determinação das propriedades das trocas gasosas. Os ovos de galinha, por exemplo, possuem membranas internas revestidas pela casca calcificada. Esse revestimento rígido promove proteção mecânica do ovo e exhibe

inúmeros poros de formato variado que permitem a difusão de gases entre o embrião em desenvolvimento e o ambiente externo.

As diferenças entre as propriedades físicas do ar e da água resultam em grandes e importantes diferenças na fisiologia respiratória dos animais terrestres. O ar tem um conteúdo de  $O_2$  mais elevado, menor densidade e viscosidade do que a água. Há uma tendência evolutiva geral em animais terrestres de ter uma elevada taxa metabólica de repouso, provavelmente como consequência das vantagens do ar como meio para trocas gasosas. Além disso, a taxa metabólica máxima de animais terrestres também tende a ser mais elevadas do que em animais aquáticos.

A baixa capacidade térmica do ar permite que os animais terrestres utilizem o calor gerado pelo seu metabolismo para a regulação térmica corporal, bem como a radiação solar.

A perda de água para o ambiente através da superfície respiratória é uma consequência da respiração aérea. As perdas de água são máximas quando a pele ou cutícula é utilizada como superfície de trocas gasosas e mínimas no sistema traqueal dos insetos.

Ao contrário dos animais aquáticos, o controle da respiração nos organismos terrestres ocorre pelo monitoramento da pressão parcial de  $CO_2$  e pH dos fluidos corporais.

## Sem medo de errar

Agora que sabemos mais sobre a fisiologia da respiração em animais terrestres, podemos ajudar a equipe de pesquisadores em sua nova investigação.

Como podemos lembrar, esses profissionais estão estudando roedores que vivem na Cordilheira dos Andes: os *degus*, animais que vivem em altitudes elevadas e não apresentam respostas fisiológicas a condições de baixa pressão parcial de  $O_2$ . Em situações semelhantes, outras espécies relacionadas, como os porquinhos-da-índia, tendem a hiperventilar e urinar mais do que o normal.

Será que a ausência dessas respostas fisiológicas nos *degus* são resultantes de algum quadro patológico?

Provavelmente, a resposta correta a essa pergunta é não. Os *degus* são roedores adaptados à vida em grandes altitudes, onde a pressão atmosférica é baixa e, conseqüentemente, a pressão parcial de  $O_2$  também é menor. Desse modo, esses animais devem ser capazes de manter um metabolismo basal com uma  $pO_2$  menor do que os porquinhos-da-índia.

A hiperventilação é uma das respostas desencadeadas por animais não adaptados à altitude quando submetidos à condição de hipóxia. Esse processo mantém a quantidade de  $O_2$  alveolar alta. Além disso, tais animais transportam ativamente íons bicarbonato para fora do fluido cérebro espinhal, causando redução do pH e permitindo a manutenção da hiperventilação. Esses íons são excretados pelos rins dos animais, levando a um aumento na produção de urina.

## Avançando na prática

### Crucificação

#### Descrição da situação-problema

A crucificação é, provavelmente, o método de tortura mais icônico de toda a história da humanidade. Geralmente, atribui-se um aspecto religioso à crucificação, mas esse procedimento foi aplicado extensivamente por diversas culturas e períodos históricos.

Esse processo consiste em prender uma pessoa a uma cruz de madeira, com os braços abertos. A distribuição de peso corporal nessa posição sobrecarrega os músculos torácicos e abdominais, podendo levar à sua fadiga. Em geral, as pessoas submetidas a tal processo morriam por asfixia e parada cardiorrespiratória.

Considerando essas informações e o seus conhecimentos sobre a fisiologia da respiração, elabore uma hipótese para explicar porquê a crucificação leva à asfixia.

#### Resolução da situação-problema

Dentre os músculos torácicos que podem ser afetados pela crucificação, podemos mencionar a musculatura intercostal, que é responsável pela expansão da caixa torácica. A expansão desse

espaço permite o aumento do volume do pulmão, resultando na redução de sua pressão interna. Desse modo, a pressão atmosférica se torna temporariamente maior do que a do interior do pulmão e o ar é empurrado para o seu interior. Portanto, a musculatura intercostal tem um papel ativo na ventilação pulmonar.

Conseqüentemente, as pessoas submetidas à crucificação devem perder a sua capacidade de expandir a caixa torácica, limitando a entrada de ar atmosférico nos pulmões. Com isso, o diafragma fica sobrecarregado e, em pouco tempo, sua funcionalidade acaba sendo comprometida, levando a uma redução drástica no aporte de ar para o interior dos pulmões. Desse modo, as pessoas submetidas à crucificação não são capazes de realizar suas trocas gasosas de modo adequado, resultando em asfixia.

## Faça valer a pena

**1.** Muitos atletas profissionais, como jogadores de futebol, por exemplo, sofrem quando vão competir em locais de elevadas altitudes. Eles sofrem com fadiga excessiva, lentidão no raciocínio, dores de cabeça e falta de ar. Quando possível, os atletas realizam um treinamento adaptativo prévio ao evento na altitude.

No que diz respeito às características relacionadas às trocas gasosas em elevadas altitudes, assinale a alternativa correta.

- a) O ar rarefeito impede a excreção adequada de gás carbônico.
- b) A baixa quantidade de vapor de água presente nessas regiões resulta em desidratação severa.
- c) A elevada pressão atmosférica nessas regiões impede a ventilação dos pulmões, reduzindo a eficiência nas trocas gasosas.
- d) A baixa pressão atmosférica resulta na formação de bolhas de gases nos fluidos corporais.
- e) A concentração de oxigênio é baixa em altitudes elevadas.

**2.** Os animais terrestres e aquáticos têm profundas diferenças entre os seus sistemas respiratórios, por causa das distintas propriedades físicas

do ar e da água como meio para trocas gasosas. Além disso, podem ser observadas outras adaptações significativas nos animais terrestres, que possibilitaram a sua independência do ambiente aquático.

Assinale a alternativa que corresponde a uma tendência evolutiva dos animais terrestres relacionada às trocas gasosas com o meio aéreo.

- a) Elevação da taxa metabólica de repouso.
- b) Concentração de  $O_2$  como principal sinal para o controle do ritmo respiratório.
- c) Utilização da pele como principal estrutura para trocas gasosas.
- d) Superfícies respiratórias externas ao corpo, otimizando as trocas gasosas.
- e) Redução na eficiência do controle da temperatura corporal.

**3.** A bronquite é uma doença que afeta os brônquios, resultando em sua inflamação e constrição. O muco presente nas vias respiratórias se acumula, prejudicando a respiração dos afetados. O principal sintoma da bronquite é a tosse, que tende a ser mais intensa no período da noite.

Assinale a alternativa que corresponde à função dos brônquios no sistema respiratório de mamíferos.

- a) Principal superfície de trocas gasosas.
- b) Musculatura que promove a ventilação dos alvéolos.
- c) Órgãos sensoriais que monitoram os níveis de gás carbônico nos fluidos corporais.
- d) Conduzir o ar para dentro e para fora dos pulmões.
- e) Bombear o ar para o interior dos pulmões.

## Seção 3.3

### O sistema cardiovascular

#### Diálogo aberto

Caro aluno,

Nesta última seção da unidade, vamos conhecer a função e os principais elementos do sistema cardiovascular dos animais. A organização desse sistema é extremamente diversa entre os diferentes grupos de organismos e está associada à sua adaptação ao ambiente e aos seus mecanismos de trocas gasosas.

Ao final da seção, vamos acompanhar mais um caso da equipe de pesquisadores que estuda a fisiologia da respiração e a circulação de animais silvestres, como meio de monitorar o bem-estar do ecossistema local. Na verdade, vamos voltar a analisar a população de sapos da Mata Atlântica que estão infectados por fungos, os quais causam o ressecamento da pele desses animais. O grupo de pesquisadores que estuda o sistema cardiovascular dos animais analisados, em uma experimentação, notou que o coração desses anfíbios estavam hipertrofiados, ou seja, com suas paredes mais espessas do que o normal. Após algumas análises, concluiu-se que esse quadro foi causado pela sobrecarga do coração e não tem relação direta com a infecção por fungos. Por que houve essa hipertrofia cardíaca? Há alguma possível relação com os problemas respiratórios causados pelos fungos?

#### Não pode faltar

##### Principais características do sistema circulatório

Os organismos metazoários mais complexos dependem da circulação de fluidos corporais, como o sangue, para o transporte de  $O_2$  e  $CO_2$  entre suas superfícies respiratórias e células individuais.

Os insetos, com seu sistema respiratório traqueal, são uma exceção a essa regra. No entanto, o transporte de gases respiratórios não é, necessariamente, a principal função do sistema circulatório. Diversos nutrientes, metabólitos, excretas, hormônios e calor (no caso dos animais endotérmicos) também são conduzidos por meio desse sistema. A pressão sanguínea fornece a força hidráulica para a extensão de membros em aranhas e para eclosão e expansão das asas nos insetos. O sistema circulatório de muitos desses animais distribui células sanguíneas especializadas envolvidas na defesa imune e também leva solutos e fluidos para filtração renal ou nefridial (ligada aos néfrons) e excreção.

Muitos animais exibem algum tipo de sistema que envolve e conduz os fluidos corporais em um circuito. Entretanto, há uma considerável diversidade entre os animais com relação ao funcionamento e à organização do sistema circulatório, como a estrutura e a localização desse sistema, a natureza do fluido corporal circulante (vascular ou celômico) e o modo como se impulsiona o fluido corporal.

Um sistema circulatório tem três componentes essenciais: um fluido circulante, um sistema vascular por meio do qual o fluido circula e algum mecanismo que mantém o fluxo, como um coração.

Organismos multicelulares mais simples (poríferos, cnidários e platelmintos) não têm uma cavidade corporal e, geralmente, não exibem um sistema circulatório. Alguns grupos de animais pseudocelomados e celomados contêm um fluido celomático em suas cavidades corporais e não têm um sistema circulatório. Em geral, esses animais circulam ou misturam o fluido celomático pelo movimento corporal.

O sistema circulatório aberto exhibe um sistema de vasos sanguíneos incompletos: o fluido corporal circulante, denominado de **hemolinfa**, flui através dos vasos e percorre livremente entre os espaços intercelulares. Um ou mais corações podem estar presentes para impulsionar a hemolinfa através dos vasos. No sistema circulatório fechado, há um fluido intersticial, que banha o espaço intercelular, e um fluido linfático, que flui no interior dos vasos linfáticos, além do sangue que percorre o interior dos vasos sanguíneos. Esse sistema apresenta um completo conjunto de vasos e o sangue que fica completamente separado dos demais fluidos corporais, além de possuir uma composição distinta.

A circulação do sangue requer a presença de uma ou mais bombas para gerar um gradiente de potencial que impulsiona esse fluido através dos vasos: o coração. No entanto, o coração não é, necessariamente, parte do sistema circulatório. Os corações com câmaras têm uma parede muscular que expelle o sangue presente em um compartimento interno que, normalmente, possui válvulas que garantem o fluxo unidirecional. Toda a parede muscular cardíaca contrai-se em sincronia. Em geral, existem duas ou mais câmaras adjacentes: um deles, o ventrículo, é muscular e especializado na geração de pressão, enquanto que a outra, o átrio, coleta o sangue venoso e enche o ventrículo com sangue por uma contração de baixa pressão.



### Refleta

Por que o sistema circulatório opera com uma pressão interna positiva, ao contrário do sistema respiratório? Qual seria a consequência de corações que pudessem gerar uma pressão negativa, que puxariam o sangue para o seu interior ao invés de bombeá-lo para fora? A geração de uma pressão negativa é praticamente impossível por causa da natureza da contração muscular, que é capaz, apenas, de se contrair. Além disso, os vasos sanguíneos devem se colapsar com uma pressão interior negativa.

## Reologia

O fluxo de sangue depende dos mesmos fatores físicos que determinam o movimento de quaisquer outros líquidos, como a pressão do sistema, a viscosidade do fluido e as dimensões físicas dos vasos.

As propriedades reológicas (ou de fluidez) do sangue são melhores descritas para o sangue de vertebrados, especialmente o de mamíferos. A viscosidade do sangue é influenciada, em especial, por sua composição. O sangue contém glóbulos vermelhos, principalmente eritrócitos, e uma fase fluida, conhecida como plasma. A porcentagem do sangue que corresponde à quantidade de glóbulos vermelhos é o hematócrito. A viscosidade do plasma sanguíneo é um pouco superior à da água, por causa da presença de proteínas (particularmente fibrinogênio).



Além dos glóbulos vermelhos e do plasma, o sangue também é composto por glóbulos brancos (células de defesa do organismo) e plaquetas (fragmentos de células relacionadas ao processo de cicatrização e regeneração).

A fluidez do sangue depende da concentração de proteínas do plasma. Essa característica é especialmente significativa para o sangue, que contém os pigmentos respiratórios (que, geralmente, têm natureza proteica) livres em solução.

A viscosidade do sangue também depende do diâmetro do tubo através do qual ele flui. Em geral, a viscosidade do fluido é menor em vasos de menor calibre quando comparada à de vasos de maior diâmetro. Esse efeito é bastante significativo, uma vez que grande parte dos vasos sanguíneos são de pequeno calibre em um sistema circulatório. Consequentemente, a resistência do sistema ao fluxo de sangue é menor do que o esperado, por causa de tal efeito.

O fato de o pigmento respiratório estar concentrado no interior dos eritrócitos no sangue de vertebrados resulta em uma viscosidade sanguínea mais elevada do que se a hemoglobina estivesse livre e solubilizada no plasma. No entanto, isso ocasiona uma redução da pressão osmótica do sangue, prevenindo a excreção da hemoglobina pelos rins.

O fluxo sanguíneo pode ser laminar ou turbulento, dependendo das condições. Em vasos retilíneos, o fluxo tende a ser laminar, mas se tornam turbulento em junções ou curvas. O fluxo sanguíneo é laminar na maioria dos animais, por causa da grande quantidade de vasos sanguíneos de baixo calibre. Nos grandes vasos, o fluxo tende a ser turbulento, como na aorta e na veia cava (os principais vasos arteriais ou venosos). A natureza pulsátil do fluxo sanguíneo no sistema arterial também ajuda a promover a turbulência do sangue.

Em geral, os vasos sanguíneos têm paredes elásticas e, portanto, o diâmetro dos vasos e o volume intravascular mudam de acordo com diferentes condições. As veias têm maior distensibilidade do que as artérias, ou seja, exibem maior aumento de volume interno

como resposta ao aumento da pressão sanguínea. Já as artérias são mais elásticas e são capazes de armazenar energia elástica a partir das variações na pressão causada pelo batimento cardíaco, fazendo que a pressão total do sistema seja relativamente constante.

### **O sistema circulatório dos invertebrados: cnidários, nemertinos, asquelmintos e anelídeos**

Há uma considerável diversidade no padrão da circulação entre os invertebrados. Alguns grupos não possuem um tipo qualquer de sistema circulatório, enquanto outros exibem uma circulação em sistema fechado e com alta pressão sanguínea.

Os cnidários têm um plano corporal baseado em uma superfície corporal de células epidérmicas e gastrodérmicas com uma camada de mesogleia. As células da epiderme e gastroderme estão em contato direto com o meio externo, realizando trocas gasosas por difusão. Algumas espécies de anêmonas-do-mar possuem invaginações da gastroderme, formando mesentérios que aumentam a área de superfície para trocas gasosas. Certas medusas exibem canais ciliados que se projetam a partir da cavidade estomacal, através das quais há um fluxo constante de água para trocas gasosas.

Os vermes nemertinos são achatados, acelomados e com corpos alongados, que apresentam um sistema circulatório simples e fechado, que consiste, basicamente, de dois vasos sanguíneos laterais conectados na região anterior por uma lacuna cefálica e posteriormente por uma lacuna anal. Contrações dos vasos sanguíneos e da musculatura da parede corporal criam um fluxo de sangue irregular. O sistema circulatório está intimamente associado ao excretor.

Os asquelmintos (vermes que incluem nematódeos, rotíferos, entre outros) são pseudocelomados, sua cavidade corporal é derivada da blastocele embrionária e não é um celoma verdadeiro. Nenhum desses animais possui um sistema circulatório, e somente aqueles com uma grande cavidade celomática, como os nematódeos, fazem uso de uma circulação interna do fluido celomático impulsionado pelo movimento e pela contração da musculatura corporal.

Os anelídeos possuem, em geral, um sistema circulatório fechado bem desenvolvido, com exceção de algumas espécies de

sanguessugas. Vasos sanguíneos dorsais se ramificam para nutrir os tecidos do tegumento (para trocas gasosas), vísceras, nefrídios e sistema digestivo. Os vasos dorsais são contráteis e uma quantidade variável de vasos anteriores os conectam com os ventrais, agindo, também, como corações tubulares.

### **O sistema circulatório dos invertebrados: moluscos, artrópodes, equinodermos e hemicordados**

Os moluscos, em geral, possuem um sistema circulatório aberto com o movimento sanguíneo dependente parcialmente de um coração em câmaras. O sangue é bombeado pelo coração através de artérias e para o interior da *hemocela*, retornando ao coração pelos sinos abertos. No entanto, o sistema circulatório desses invertebrados apresenta uma grande diversidade em estrutura e função. Nesta disciplina, vamos abordar apenas a organização do sistema circulatório dos cefalópodes (lulas, polvos e náutilos).

Em contraste aos outros moluscos, os cefalópodes exibem um sistema circulatório fechado que funciona sob alta pressão. Esses animais possuem corações branquiais que auxiliam a passagem do sangue através das brânquias. A pressão nos capilares das brânquias é menor e mais variável do que a pressão arterial, mas há uma clara sincronia entre as contrações do coração sistêmico e branquial.

O sangue venoso é, portanto, oxigenado nas brânquias e retorna para o coração sistêmico (com dois átrios laterais e um ventrículo medial), a partir do qual partem duas artérias aortas (anterior e posterior) que conduzem o sangue para o resto do corpo. O sangue retorna da cabeça pela veia cava, passa pelos rins (impulsionados pelo coração branquial) e retorna para o coração.

O sistema circulatório dos artrópodes é, em geral, aberto, com a hemolinfa fluindo livremente através da *hemocela*. Esse sistema é bem desenvolvido em crustáceos, mas reduzido ou, até mesmo, ausente em espécies menores. O sistema circulatório destes artrópodes marinhos tem uma aorta anterior e, geralmente, artérias posteriores, laterais e ventrais. O sistema venoso é formado por uma série de sinos abertos. A pressão para a circulação do sangue é provida por um coração muscular e movimentos corporais ou intestinais. O coração, quando presente, é um órgão com câmaras internas que se localiza dorsalmente sobre o intestino, revestido por um pericárdio.

Esse órgão varia em complexidade e possui uma variável quantidade de aberturas, ou **óstios**, para a entrada de sangue.

Em insetos, a organização geral do sistema circulatório exibe semelhanças com o padrão observado nos crustáceos, mas com longos corações tubulares dorsais presentes na região abdominal. Esses órgãos são, geralmente, fechados posteriormente e se abrem em uma aorta na região anterior, responsável pelo envio de hemolinfa para a cabeça. O sangue retorna para o coração através de óstios. Órgãos pulsáteis acessórios estão presentes: na cabeça, tórax, pernas e asas, auxiliando no fluxo de hemolinfa por meio dessas estruturas.

Os artrópodes apresentam um sistema circulatório aberto e são enclausurados por um exoesqueleto rígido. Desse modo, a pressão da hemolinfa é, em geral, similar à pressão corporal interna e pode ser influenciada por forças externas agindo sobre o exoesqueleto. A regulação da pressão da hemolinfa pode ser conseguida pelo controle dos corações tubulares, da pressão interna total e pelo volume de água/sangue.



### Exemplificando

A elevação da pressão sanguínea em insetos está associada a fenômenos como a perda de asas em cupins, eversão da probóscide em lepidópteros, expansão corporal durante a muda e desdobramento das asas após a metamorfose.

Os equinodermos têm quatro compartimentos internos de fluidos corporais: os sistemas vascular de água, fluido celômico visceral, perihemal e hemal. No entanto, nenhum desses compartimentos é particularmente efetivo no transporte de fluidos e isso pode ser explicado pela baixa taxa metabólica característica desses organismos.

Os hemicordados exibem um sistema circulatório aberto. Um vaso dorsal leva sangue para a região anterior do corpo e um vaso ventral realiza o transporte sanguíneo para as porções posteriores. Um vaso pulsátil na região da probóscide age como um coração e impulsiona o sangue, juntamente com contrações dos vasos dorsais e ventrais.

## O sistema circulatório dos cordados

Nesta disciplina, vamos dar enfoque apenas ao grupo dos vertebrados. Esses animais possuem um sistema circulatório fechado

e com um coração que evoluiu de um caso ventral mediano da região das brânquias. O sistema circulatório é formado por quatro seções: arterial, capilar, venoso e linfático.



### Pesquise mais

O sistema cardiovascular dos vertebrados exibe elevada complexidade e diversidade entre os principais grupos. Saiba mais sobre as principais características da circulação nos animais vertebrados no material disponível em: <<http://www.ufpa.br/lobio/AulasAnimaliaIleIII/pdf/AnimaliaIII/sistema%20circulatorio.pdf>>. Acesso em: 23 jun. 2017.

Os vertebrados têm um único coração muscular, que impulsiona o sangue através do sistema arterial de alta pressão até os vasos capilares nos tecidos. Os capilares sanguíneos são os sítios de trocas de gases, nutrientes e excretas entre o sangue e o fluido intersticial. O sistema linfático providencia o retorno adicional de fluidos e, especialmente, de proteínas que vazam da circulação.

A aorta se ramifica progressivamente em diversas artérias, arteríolas e capilares, que se fundem em algumas vênulas, veias e veia cava. Assim, há um aumento dramático na quantidade de vasos com um correspondente decréscimo em seus diâmetros e comprimentos. Em contrapartida, o volume de sangue na área de seção transversal e na área de superfície são muito maiores no conjunto de capilares do que nos vasos de maior calibre.

O sistema circulatório dos vertebrados é fechado e, portanto, o fluxo sanguíneo deve ser o mesmo em todos os níveis do sistema circulatório, ou seja, o fluxo de sangue através da aorta deve ser o mesmo que o fluxo total através dos capilares. Entretanto, a velocidade do fluxo é muito menor nos capilares do que nas artérias. Desse modo, a baixa velocidade do fluxo de sangue e a elevada área de superfície dos capilares sanguíneos maximizam as trocas realizadas com o fluido intersticial.

A estrutura dos vasos sanguíneos varia de acordo com suas funções. As grandes artérias possuem maior quantidade de tecido elástico em suas paredes. Artérias menores possuem menos elastina (proteína elástica) e maior quantidade de musculatura lisa. Arteríolas

têm vasos formados, predominantemente, por células de músculos lisos, que refletem seu papel no controle do fluxo da microcirculação. As paredes dos capilares exibem uma membrana basal e uma delgada (e, até mesmo, perfurada) camada de células endoteliais. As vênulas apresentam um pouco de elastina, musculatura lisa e colágeno. Os vasos das veias possuem maior quantidade de células de músculo liso e colágeno, sendo importantes regiões de acúmulo de sangue. A musculatura lisa permite a regulação do volume de sangue venoso.

O sistema linfático dos vertebrados é semelhante ao sistema venoso em estrutura, função e, em grande parte, em topografia, mas não há qualquer comunicação com o sistema arterial. Um fluido conhecido como linfa entra nos capilares linfáticos (que possuem fundo cego) a partir do espaço intersticial por difusão ou por uma leve pressão negativa. Os vasos linfáticos têm baixa pressão interna e paredes finas, com um pouco de tecido conjuntivo ou musculatura.

Os corações linfáticos são pequenas estruturas musculares com duas câmaras internas que retornam fluidos a partir dos espaços linfáticos subdermais para a circulação venosa. Os mamíferos e a maior parte das aves não têm essas estruturas, contando com as contrações da musculatura esquelética adjacente para impulsionar o movimento do fluido linfático de volta para a circulação sistêmica. Além do fluido propriamente dito, o sistema linfático retorna proteínas do plasma. Em mamíferos, esse sistema também tem importante papel na imunidade celular.

A organização do sistema circulatório nos vertebrados e a estrutura do coração variam de acordo com a taxonomia e o modo de respiração.

O vertebrado primitivo possuía uma circulação composta por um circuito simples, com um coração que bombeia sangue desoxigenado para as brânquias. O sangue oxigenado saía das brânquias por uma aorta dorsal em direção aos tecidos corporais e retornaria ao coração com baixo teor de oxigênio, via vasos venosos.

O sistema circulatório de peixes cartilaginosos e ósseos é fechado, como o dos demais vertebrados terrestres. Seus corações exibem quatro câmaras, que são distintas dos compartimentos observados em aves e mamíferos. Nos peixes, as câmaras são enclausuradas por um pericárdio e o sangue venoso chega no compartimento conhecido como sino venoso, que o bombeia esse fluido para o

átrio. O segundo compartimento cardíaco tem maior capacidade volumétrica e funciona como uma bomba para o preenchimento do ventrículo. Essa câmara é a principal responsável pela propulsão do sangue através do sistema circulatório, ejetando-o para o *bulbus cordis*, cujo papel é estabilizar a pressão arterial e atuar como bomba acessória.

O coração dos anfíbios tem dois átrios completamente separados e um ventrículo, parcialmente dividido lateralmente pela presença de uma válvula espiral. O átrio esquerdo recebe sangue venoso sistêmico, enquanto que o direito recebe sangue oxigenado proveniente dos pulmões. Esses dois volumes de sangue são transferidos para o ventrículo e são parcialmente separados pela válvula espiral, mas há uma pequena mistura entre o sangue oxigenado e desoxigenado. O ventrículo possui duas saídas distintas: uma leva sangue para os tecidos e outra leva oxigenação sanguínea através da pele e dos pulmões. O sangue oxigenado pelas trocas gasosas cutâneas ainda se mistura ao sangue venoso proveniente dos tecidos antes de retornar ao átrio esquerdo.

O sistema circulatório dos répteis é bem diferente do observado em anfíbios, refletindo sua adaptação ao ambiente terrestre e realização das trocas gasosas exclusivamente pelos pulmões.

A saída de vasos arteriais sistêmicos e pulmonares no coração de lagartos, cobras e tartarugas saem diretamente do ventrículo. Os dois átrios são completamente separados, mas o ventrículo tem uma complexa organização, com três câmaras interconectadas. O átrio direito se abre em um *cavum venosum* e o esquerdo se conecta ao *cavum arteriosum*. O terceiro subcompartimento ventricular é o *cavum pulmonale*, que se separa do *cavum venosum* por uma barreira muscular espessa.

A separação funcional do sangue oxigenado e desoxigenado em sua passagem pelo coração destes répteis se dá por uma complexa interação entre estas três câmaras ventriculares. Durante a contração dos átrios, o sangue desoxigenado é passado do átrio direito para o *cavum venosum* e, em seguida, para o *cavum pulmonale*. O sangue oxigenado é ejetado do átrio esquerdo para o *cavum arteriosum* e fica ali retido pela presença de uma válvula atrioventricular que oclui a comunicação entre os compartimentos do ventrículo. Durante a sístole ventricular, o sangue desoxigenado é enviado para as artérias

pulmonares e, em uma segunda etapa, a válvula atrioventricular muda de posição e permite a passagem do sangue oxigenado para o *cavum venosum* e, então, para os arcos sistêmicos.

O coração de crocodilos tem quatro compartimentos distintos, resultantes da completa separação dos átrios e ventrículos em um lado direito (desoxigenado) e esquerdo (oxigenado). O sangue desoxigenado flui para o átrio direito, segue para o ventrículo direito e, então, para as artérias pulmonares. Já o sangue oxigenado é enviado para o átrio esquerdo, ejetado para o ventrículo esquerdo e bombeado para os arcos arteriais para a circulação sistêmica. Entretanto, os arcos sistêmicos do lado esquerdo se originam a partir do ventrículo direito e deveriam carregar sangue desoxigenado para os tecidos corporais. Esse fenômeno é evitado pela presença do forâmen de Panizza, que consiste de uma comunicação entre os arcos arteriais direito e esquerdo, localizado na base dos vasos. Desse modo, o sangue oxigenado bombeado pelo ventrículo esquerdo pode ser transportado pelos dois arcos arteriais.

Os sistemas circulatórios de aves e mamíferos adultos exibem dois circuitos separados para o sangue oxigenado e desoxigenado. O coração é dividido anatomicamente em dois átrios e dois ventrículos sem qualquer possibilidade de desvios e mistura de sangue.

No coração dos mamíferos, o sangue sistêmico (desoxigenado) entra no átrio direito, passa por uma válvula atrioventricular (tricúspide) e chega ao ventrículo direito. O sangue é ejetado através de válvulas semilunares para as artérias pulmonares, onde será oxigenado e retornará pelas veias pulmonares ao átrio esquerdo. O sangue passa por uma válvula mitral atrioventricular (bicúspide) e chega ao ventrículo esquerdo, com uma parede muscular mais espessa do que as outras câmaras. O sangue é bombeado para a aorta, através da qual será enviado para a circulação sistêmica. O coração tem a sua própria circulação coronária que fornece sangue oxigenado às camadas externas do miocárdio (músculo cardíaco), uma vez que apenas as suas camadas internas obtêm oxigênio diretamente do sangue que passa pelas câmaras do coração.

As aves evoluíram, de modo independente, uma circulação similar à dos mamíferos, baseada em dois circuitos independentes e um coração de quatro cavidades. A diferença mais marcante diz respeito à natureza das válvulas cardíacas, que são membranosas nos vertebrados e musculares nas aves.

## Regulação do sistema cardiovascular

O sistema cardiovascular deve ser regulado de modo a adequar a circulação sanguínea à demanda metabólica dos organismos. Os principais aspectos da circulação que são regulados são: o coração (taxa de batimentos cardíacos e força de contração), pressão sanguínea (pelo controle do coração e da resistência periférica ao fluxo de sangue) e o padrão de distribuição do sangue através do sistema circulatório (pelo controle seletivo da resistência ao fluxo de regiões específicas).

Corações miogênicos e neurogênicos diferem no que diz respeito à origem de seus batimentos cardíacos. Os primeiros são controlados por estruturas não neurais e um grupo especializado de células musculares que atuam como verdadeiros “marca-passos”. Já os segundos dependem da ação de células nervosas para uma iniciação neural do ciclo de contração. O controle desses marca-passos musculares ou neurais resulta em um ajuste da taxa de batimentos cardíacos.

Uma grande variedade dos fatores regulam a pressão sanguínea nos organismos, que podem ser divididos em mecanismos de curto prazo (ou agudos) e de longo prazo (ou crônicos). A adaptação aguda pode ocorrer em alguns poucos segundos, minutos ou horas e se adaptam rapidamente. Os mecanismos crônicos levam várias horas ou dias e envolvem uma relação entre volume sanguíneo, pressão arterial e excreção renal (urina).

O sistema circulatório de vertebrados tem três mecanismos gerais que regulam a distribuição de sangue a diferentes órgãos: controle metabólico local, controle simpático do sistema vascular local e controle endócrino do sistema vascular local.

### Sem medo de errar

Agora que sabemos mais sobre a organização e os princípios de funcionamento do sistema cardiovascular nos animais, podemos ajudar a equipe de pesquisadores a responder algumas perguntas sobre os problemas cardíacos apresentados pelos sapos da Mata Atlântica que estão infectados por fungo. Por que será, então, que

esses anfíbios exibiam hipertrofia do coração? Será que há alguma relação com a infecção de fungos?

Como foi evidenciado pela própria equipe, a hipertrofia da musculatura cardíaca não é resultado direto da infecção por fungos.

A micose resultou em ressecamento e enrijecimento da pele, reduzindo a eficiência nas trocas gasosas dos sapos. Desse modo, a concentração de oxigênio do sangue se torna mais baixa do que o normal, sendo insuficiente para a demanda metabólica desses animais. Assim, o sistema cardiovascular se adequa para suprir a demanda dos tecidos por oxigênio, elevando a frequência cardíaca e a quantidade de volume bombeado por tempo. Esse fenômeno exige uma maior força de contração dos músculos do coração e resulta na hipertrofia do miocárdio (musculatura cardíaca).

## Avançando na prática

### Embolia gasosa

#### Descrição da situação-problema

Os mergulhadores devem tomar um cuidado adicional quando retornam de excursões em grandes profundidades. Ao ascender à superfície, onde as pressões externas são menores, podem ser formadas bolhas de gases na corrente sanguínea (como discutido na Seção 3.2 desta disciplina), que podem resultar em dores ou, até mesmo, morte. Essas bolhas de gases trazem consequências graves para o sistema cardiovascular, comprometendo o seu bom funcionamento circulatório e cardíaco.

Qual seria a consequência da presença de bolhas de gases na corrente sanguínea?

#### Resolução da situação-problema

As bolhas de gases se deslocam através dos vasos de grande calibre até chegar, eventualmente, a uma artéria menor ou arteríola, interrompendo o fluxo sanguíneo do vaso. Esse fenômeno é conhecido como embolia. Desse modo, o fornecimento de nutrientes

e gases respiratórios para os tecidos associados ao referido vaso é interrompido, causando danos celulares locais. As bolhas de gases podem atingir vasos importantes, como as artérias pulmonares ou coronárias, ou, até mesmo, chegar ao coração, (caso tenha grandes dimensões), impossibilitando o bombeamento de sangue para o corpo, levando o indivíduo à morte.

## Faça valer a pena

**1.** O sistema cardiovascular é responsável pelo transporte de nutrientes, gases respiratórios, excretas, hormônios e outras substâncias pelo corpo, passando por todos os tecidos. Em alguns grupos de animais, ocorre a mistura entre o sangue oxigenado com o desoxigenado.

Assinale a alternativa que corresponda a um exemplo de animal em que não haja mistura entre o sangue oxigenado com desoxigenado.

- a) Tartarugas.
- b) Salamandras.
- c) Pássaros e mamíferos.
- d) Peixes.
- e) Cobras.

**2.** Um dos papéis relacionados ao sistema cardiovascular dos animais é o transporte dos gases respiratórios obtidos pelo sistema respiratório. Desse modo, há uma grande integração entre essas duas funções, que pode ser evidenciada por diversos fenômenos.

Assinale a alternativa que representa uma evidência da integração entre os sistemas circulatório e respiratório.

- a) A tendência evolutiva do desenvolvimento de um sistema circulatório fechado.
- b) A circulação e respiração são regulados pela demanda metabólica.
- c) Os sistemas circulatórios abertos são menos eficientes do que os fechados.
- d) O coração sistêmico é a principal fonte de energia que mantém o fluxo de sangue.
- e) A ocorrência de uma organização circulatória para cada tipo de respiração.

**3.** O sistema circulatório é responsável por nutrir cada célula do corpo e eliminar as excretas produzidas pelo metabolismo celular, por exemplo, gás carbônico e compostos nitrogenados. Para isso, o sangue deve fluir através de um sistema de vasos: as artérias, veias e capilares.

Em relação aos vasos do sistema circulatório, assinale a alternativa correta.

- a) As veias contêm vasos com paredes mais rígidas do que as artérias para manter a pressão do sistema constante.
- b) As artérias são os vasos mais flácidos do corpo para lidar com a elevada pressão proveniente do coração.
- c) Os capilares são formados a partir das arteríolas e terminam em fundo cego.
- d) As veias e artérias são formadas por vasos com estrutura bem similar, com paredes espessas e com altas quantidades de elastina.
- e) As principais trocas entre o sangue e o fluido intersticial ocorrem no nível dos capilares.

# Referências

RANDALL, D.; BURGGREN, W.; FRENCH, K. : mecanismos e adaptações. 4. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2000.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal**: adaptação e meio ambiente. 4 reedição. São Paulo: Livraria Editora Santos, 2002.



# Fisiologia do balanço hídrico, da excreção e da digestão

### Convite ao estudo

Nesta unidade final da disciplina, vamos estudar os principais conceitos relacionados ao controle dos fluidos corporais, a fisiologia da excreção e da digestão. Na primeira seção, vamos entender melhor qual é a composição e função do sangue e demais fluidos corporais, bem como os mecanismos utilizados pelos animais para a regulação e manutenção desses fluidos. Na segunda seção, conheceremos os princípios fisiológicos do sistema excretor dos animais, responsável pela eliminação dos restos do metabolismo celular de um organismo. Por fim, na última seção do curso, vamos estudar a fisiologia da digestão e compreenderemos melhor como os diferentes alimentos são processados para fornecer os nutrientes necessários para o bom funcionamento do metabolismo celular.

Os conceitos apresentados nesta unidade permitirão uma visão abrangente do funcionamento básico de um animal, desde sua captação de estímulos, processamento de informações, troca de gases, alimentação, transporte de nutrientes, produção de energia e eliminação de excretas.

Nesta unidade, vamos acompanhar um grupo de discussão formado por alunos de graduação em Ciências Biológicas, que buscam compreender melhor a fisiologia animal por meio da discussão de casos particulares, científicos ou não, relacionados a assuntos diversos da área de fisiologia. Com o conhecimento adquirido nesta unidade será possível contribuir para uma formação mais completa desses alunos.

A discussão inicial desses grupo está relacionada aos efeitos da anemia, que causam sintomas como fadiga, anorexia, palidez e apatia. Esses alunos devem debater quais elementos sanguíneos foram afetados e quais os efeitos dessa doença sobre o organismo.

# Seção 4.1

## O sangue e o balanço de água e solutos

### Diálogo aberto

Caro aluno, nesta seção de abertura da Unidade 4, vamos estudar uma série de conceitos relacionados aos fluidos corporais e os principais mecanismos fisiológicos utilizados por esses animais para realizar o controle hídrico, bem como a composição iônica corporal, envolvendo sua interação com o meio externo.

Começaremos os estudos com a caracterização do sangue, seus principais componentes e funções (transporte de substâncias e defesa do organismo). Em seguida, vamos tratar dos mecanismos fisiológicos relacionados ao controle da composição iônica e hídrica dos seus fluidos corporais, como difusão, osmose, transporte ativo, ingestão de fluidos e produção de urina. Esses mecanismos são utilizados pelas diferentes espécies de animais de acordo com os ambientes em que vivem.

Após finalizarmos os estudos, vamos acompanhar alguns alunos de graduação em Ciências Biológicas que organizaram um grupo de discussão para analisar casos específicos relacionados à fisiologia animal.

O primeiro caso a ser estudado envolve os efeitos da anemia, doença bastante comum na população brasileira. Essa doença está relacionada à deficiência de alguns minerais, principalmente o ferro, e causa sintomas como fadiga, anorexia, palidez e apatia. O diagnóstico preciso da anemia depende de análises laboratoriais, que devem detectar baixos níveis de hemoglobina no sangue.

Baseado nessas informações, o grupo de alunos deve discutir quais elementos do sangue são afetados pela anemia e quais processos serão afetados por essa doença.

Vamos acompanhar?

### O sangue: composição e o transporte de gases

Sangue é um termo geral usado para definir o fluido que circula dentro dos organismos, responsável pelo transporte de gases, nutrientes e excretas. Em animais que consideramos ter um tipo de circulação denominada "circulação aberta", o sangue é chamado de hemolinfa.

O sangue é composto, primariamente, por água, baixas concentrações de íons, solutos orgânicos e células sanguíneas. Sua composição é diferente quando observa-se aquela do meio externo e dos demais fluidos internos do organismo..

A composição proteica do sangue, bem como sua concentração, varia de acordo com o grupo animal analisado. Os vertebrados e moluscos cefalópodes possuem a maior concentração de proteínas no plasma sanguíneo dentre os animais.

Além da sua importância funcional, as proteínas também possuem um papel na regulação osmótica do plasma sanguíneo (pressão osmótica coloidal). A concentração osmótica depende da concentração proteica que são inversamente proporcionais ao seu peso molecular.

O sangue da maioria dos animais tem células circulantes. Os eritrócitos ou glóbulos vermelhos contêm o pigmento hemoglobina e estão presentes em grandes quantidades, facilitando o transporte de oxigênio. Outros tipos de células sanguíneas não possuem pigmentos e estão relacionados a diferentes funções, como fagocitose ou coagulação. Os diferentes tipos de células sanguíneas variam dramaticamente em concentração nos diferentes grupos de animais.

Todos os vertebrados possuem células sanguíneas, que podem ser divididas em uma variedade de leucócitos (glóbulos brancos) e eritrócitos. Os glóbulos brancos podem ser classificados em leucócitos linfoides agranulares (linfócitos e monócitos) e leucócitos polimorfonucleares granulares (eosinófilos, basófilos e neutrófilos). Trombócitos são células relacionadas ao processo de coagulação e estão presentes em diversos animais, incluindo os mamíferos (conhecidos também como plaquetas).

Os pigmentos respiratórios são moléculas capazes de se associar ao oxigênio de modo reversível, transportando-o através da corrente sanguínea até os tecidos. Existem quatro diferentes tipos de

pigmentos respiratórios: hemoglobina, hemocianina, hemeritina e clorocruorina.

Esses pigmentos variam na estrutura da proteína e no tipo de íon metálico que se associa à molécula de oxigênio. A taxa de associação ao  $O_2$  depende da pressão parcial desse gás. De modo geral, a água é um péssimo meio para o transporte de oxigênio e os pigmentos respiratórios possuem essa função principal na maioria das espécies.

Os quatro tipos de pigmentos respiratórios se distribuem pelo reino animal. A mioglobina se assemelha bastante a uma subunidade da hemoglobina e as duas são observadas em fungos, bactérias simbiotes de plantas, protozoários e animais. A hemocianina é encontrada em diversos protostomados; a hemeritina é característica de alguns poucos protostomados. Os anelídeos são os únicos organismos que possuem os quatro tipos de pigmentos espalhados entre as suas espécies.



### Assimile

Os pigmentos respiratórios são essenciais para o transporte de grandes quantidades de oxigênio por meio do organismo. A hemoglobina (pigmento circulante) e mioglobina (observado dentro dos músculos) são os principais pigmentos encontrados nos animais.

## Defesa

O sangue tem numerosas funções relacionadas à defesa do organismo. Uma delas está associada à restrição da perda sanguínea em resposta a danos físicos ao sistema circulatório (hemostase); a outra se relaciona ao combate de invasores exógenos, como microrganismos e parasitas (resposta imune).

Diversos mecanismos podem prevenir a perda de sangue contínua a partir de um vaso sanguíneo rompido, como a redução da pressão arterial, contração dos vasos rompidos e coagulação. O fenômeno da coagulação sanguínea é baseado na formação de coágulos no sangue, que atuam como um tampão que obstrui o fluxo no vaso danificado, até que o tecido lesado seja regenerado. Esse processo tem início com a aglutinação de plaquetas na região da lesão, seguida pela formação de coágulos de fibrina que se contraem e formam um plugue sólido. A coagulação é um processo complexo e

regulado por mais de 40 diferentes proteínas, com propriedades pró e anticoagulantes.

Os invertebrados, em geral, também possuem mecanismos de coagulação, que envolvem aglutinação de corpúsculos e proteínas sanguíneas. Nesse caso, os animais do grupo dos anelídeos, moluscos e artrópodes também são exemplos de grupos de invertebrados que dependem, em certo grau, de um mecanismo de coagulação para reparo de lesões.

A habilidade dos animais de resistir à invasão de corpos estranhos é chamada de imunidade geral. Esse processo é baseado no reconhecimento dessas estruturas exógenas e uma combinação de mecanismos fisiológicos variados, como a fagocitose, a destruição por enzimas digestivas ou a presença de certos tipos de materiais no sangue, como proteínas do sistema complemento e anticorpos, que se ligam e destroem os componentes invasores. Alguns animais (principalmente os vertebrados) exibem um sistema imune chamado "sistema imune adquirido", no qual anticorpos e linfócitos ativados atacam e destroem toxinas ou organismos específicos.

Os vertebrados apresentam o mais sofisticado sistema de defesa, que inclui uma resposta imune adquirida de elevada especificidade e eficiência. Existem dois tipos de resposta imune adquirida: uma é chamada de imunidade humoral que envolve a ação de anticorpos; e a outra, conhecida como "imunidade celular", na qual linfócitos específicos atacam o material exógeno. Esses dois sistemas respondem a antígenos específicos (proteínas, glicoproteínas ou polissacarídeos de grande peso molecular).

Células sanguíneas específicas conhecidas como linfócitos são células responsáveis pela resposta imune adquirida. Essas células são formadas a partir de células-tronco hematopoiéticas e são de dois tipos: linfócitos T e B.

A imunidade humoral é conferida pela atividade de linfócitos B. Macrófagos presentes nos tecidos fagocitam os antígenos e os apresentam para os linfócitos B, que respondem imediatamente, diferenciando-se em células do plasma, multiplicando-se intensamente e produzindo grandes quantidades de anticorpos. Esses anticorpos são liberados na corrente sanguínea e aglutinam seus respectivos antígenos.

A imunidade celular é uma consequência da ativação dos linfócitos T. Após a exposição do organismo aos antígenos, os linfócitos T se proliferam (bem como os linfócitos B) e produzem grandes quantidades de linfócitos T ativados. Algumas delas são células de memória, enquanto que outras circulam pela corrente sanguínea e tecidos corporais em busca de novos antígenos. Os linfócitos T possuem grandes quantidades de receptores de antígenos localizados em sua membrana plasmática. Existem outros tipos de células derivadas a partir dos linfócitos T. As células T killer ou citotóxicas destroem as células invasoras ou infectadas, associando-se a elas, liberando substâncias tóxicas. As células T auxiliares secretam substâncias quando são ativadas por um antígeno que resultam na ativação de linfócitos B e demais células T. As células T supressoras têm papel oposto às auxiliares e devem impedir reações imunes excessivas.

Os anticorpos oferecem proteção pelo ataque direto aos antígenos ou por ativar proteínas do sistema complemento que destroem a fonte de antígenos. Os anticorpos precipitam os antígenos como complexos insolúveis, neutralizam a fonte de antígenos, recobrando-os ou rompendo a membrana plasmática (nos casos de anticorpos muito específicos). A maior parte da ação dos anticorpos, no entanto, leva à ativação de mais de 20 proteínas diferentes do sistema complemento. Esse sistema consiste de uma cascata de eventos que envolvem a ativação e secreção de diversas proteínas que caracterizam o processo inflamatório. O sistema complemento também pode ser ativado sem o intermédio da resposta antígeno-anticorpo, em algumas situações específicas.

A interação específica entre antígeno-anticorpo, especialmente em vertebrados mais complexos, permite identificar materiais exógenos bem específicos e gerar uma resposta adequada.



### Exemplificando

Essa é a base do processo de rejeição de tecidos em transplantes de órgãos entre indivíduos de uma mesma ou diferentes espécies. O sistema imune de mamíferos pode, até mesmo, responder ao desenvolvimento dos seus fetos no interior do útero, embora este efeito seja limitado pela impermeabilidade relativa da placenta a antígenos de elevado peso molecular.

A temperatura tem um efeito significativo na resposta imune de animais ectotérmicos. De modo geral, as baixas temperaturas inibem a produção de anticorpos em vertebrados e, em alguns casos, a síntese dessas moléculas pode ser interrompida.

### **Composição dos fluidos corporais**

A água é o constituinte primário dos animais, correspondendo entre 60 e 90% da massa corporal total. Os fluidos corporais são formados por solutos dissolvidos, mas a composição desses elementos variam drasticamente entre os diferentes compartimentos e espécies.

Em seu estado líquido, a água possui uma combinação única de propriedades físicas que a tornam o solvente universal para a vida em nosso planeta. As propriedades mais importantes da água, do ponto de vista biológico, são consequência de sua estrutura molecular: dois átomos de hidrogênio se ligam covalentemente a um átomo de oxigênio. A eletronegatividade do oxigênio torna a molécula de água um dipolo, ou seja, ela é mais negativa na região do oxigênio e positiva nas extremidades de hidrogênio.

Uma das principais características da água que a torna um dipolo é a possibilidade da formação de ligações secundárias com moléculas adjacentes, como pontes de hidrogênio. Deste modo, a estrutura tridimensional da água líquida é bastante complexa e desorganizada. As moléculas de água são fortemente atraídas a íons ou outras moléculas carregadas eletricamente e, assim, tornam-se parte de sua estrutura, aumentando significativamente o tamanho dessas moléculas.

Os fluidos corporais dos animais contêm uma grande variedade de solutos, dos quais podemos destacar o  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  e  $\text{Cl}^-$ . Podemos, também, observar os íons  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$  e  $\text{HCO}_3^-$ , mas em concentrações mais baixas. Os solutos orgânicos mais importantes podem ser iônicos (aminoácidos, proteínas) ou não iônicos (glicose, ureia).

Existem diferenças nas concentrações da maioria dos solutos para vários animais, bem como entre os fluidos intra e extracelulares. Muitos invertebrados e vertebrados marinhos apresentam as mesmas concentrações osmóticas da água do mar. Em alguns invertebrados, a composição do fluido extracelular é similar ao da água do mar, mas

esse fenômeno não é observado em vertebrados. Em geral, esses animais exibem uma concentração osmótica bem menor do que a água do mar.

De modo geral, o principal cátion extracelular dos animais é o  $\text{Na}^+$  (com baixa concentração de  $\text{K}^+$ ), com o  $\text{K}^+$  como principal intracelular (com baixa concentração de  $\text{Na}^+$ ).

É importante que as células tenham mecanismos de controle iônico e osmótico para a manutenção do ambiente intracelular e para a regulação do volume celular, especialmente quando ocorrem mudanças no ambiente extracelular.

A membrana plasmática das células animais são, geralmente, permeáveis à água. Em contraposição, os solutos encontram uma barreira de baixa permeabilidade na membrana. Desse modo, o volume celular pode variar rapidamente, de acordo com alterações nas concentrações de solutos. A regulação do volume celular depende, portanto, de um controle rápido da composição intracelular de solutos.

A osmose é o movimento de água através de uma membrana semipermeável como consequência de um gradiente de concentração de solutos. As consequências deste fenômeno em sistemas biológicos variam enormemente, podendo ser observado na redução em volume de células animais e vegetais, na troca de água em capilares sanguíneos, nas trocas passivas com o ambiente externo e mecanismos de obtenção e excreção de água.



**Refleta**

A hipertensão ou pressão alta é um problema muito comum na população nos dias atuais e consiste na elevação da pressão arterial. As pessoas que sofrem desse mal são orientadas a ingerir alimentos com menores quantidades de sal. Qual a relação entre a ingestão de sal e o aumento da pressão arterial?

O aumento da concentração de íons ( $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$ ) na corrente sanguínea leva à entrada de água nos vasos sanguíneos por osmose. Esta elevação no volume do sangue resulta no aumento da pressão arterial.

## **Ambientes aquáticos**

Animais aquáticos regulam os fluxos de íons e água em resposta às trocas passivas que ocorrem através do tegumento. Uma perda de

água por osmose é imediatamente reabastecida pela ingestão de água do meio externo, embora possa levar ao aumento do fluxo iônico. Um ganho de água por osmose leva à eliminação do excesso pela produção de urina, apesar de envolver a excreção de íons. Bombas de íons presentes no tegumento são responsáveis por compensar esses ganhos e perdas de íons pelo organismo. Consequentemente, a regulação da concentração iônica é um problema mais importante para os seres vivos aquáticos do que a osmorregulação.



### Pesquise mais

Os protozoários são organismos unicelulares que interagem com o meio externo apenas pela sua membrana plasmática. Grande parte das espécies de água doce possuem uma organela chamada de vacúolo contrátil ou pulsátil, que está relacionada ao controle hídrico desses organismos. Saiba mais no texto disponível em: <<http://www.sobiologia.com.br/conteudos/Citologia/cito18.php>>. Acesso em: 7 jul. 2017.

Invertebrados aquáticos habitam diferentes meios, desde água doce até ambientes de alta salinidade. Muitas espécies são isosmóticas com relação ao meio (mesma concentração osmótica), mas uma parcela significativa desses animais dependem de um eficiente processo de regulação iônica e osmótica.

Em geral, invertebrados marinhos apresentam uma concentração osmótica similar a do meio externo, o que limita a necessidade de mecanismos complexos de osmorregulação. Entretanto, ainda ocorrem pequenas trocas hídricas entre os organismos e a água circulante, como o ganho de água através do tegumento e brânquias e perda através da urina e fezes (que é contrabalanceada pela ingestão de água).

O transporte ativo de íons através do tegumento é um mecanismo importante em uma grande variedade de invertebrados marinhos, para a manutenção das diferenças nas concentrações iônicas entre os fluidos corporais extracelulares e o ambiente externo.

Os invertebrados de água doce são hipertônicos com relação ao meio (maior concentração osmótica) e devem regular a concentração de íons e água constantemente. O tegumento desses animais tem

baixa permeabilidade à água e íons, mas, ainda assim, ocorre um fluxo significativo de íons e de água, devido ao elevado gradiente osmótico entre os fluidos corporais e o meio externo. O excesso de água que entra no corpo por osmose é, normalmente, excretado via urina. No entanto, esse processo é responsável pela perda de íons, que são recuperados pelo transporte ativo através do tegumento.

Algumas espécies de invertebrados são capazes de habitar ambientes de água salobra, que apresenta uma concentração osmótica intermediária entre a água marinha e doce. Estes locais abrigam invertebrados marinhos que toleram salinidades mais baixas, animais de água doce que suportam maior salinidade e espécies exclusivas de água salobra. Esses invertebrados exibem mecanismos de regulação iônica e osmótica, tanto em alta, quanto em baixa salinidade.

Uma grande diversidade de invertebrados é capaz de sobreviver em variados níveis de salinidade ambientais. Essa capacidade reflete uma série de mecanismos de regulação iônica e osmótica (bombas iônicas no tegumento, ingestão de água e produção de urina) ou uma elevada tolerância fisiológica a diversas concentrações dos fluidos corporais.

Muitos vertebrados aquáticos habitam uma grande variedade de ambientes e, desta forma, muitas espécies são consideradas tolerantes a diferentes faixas de salinidade. Esses animais formam um grupo filogenético mais parecido do que quando comparados aos invertebrados, e é possível traçar as tendências evolutivas nas diferentes linhagens com relação à regulação iônica e osmótica.

Todos os vertebrados de água doce são hiperosmóticos com relação ao meio e, portanto, tendem a perder íons por difusão e ganhar água por osmose. O balanço iônico e osmótico é realizado pelo transporte ativo de íons através do tegumento e eliminação de água por uma urina diluída.

Os vertebrados marinhos tendem a perder água por osmose para o ambiente e a ganhar íons por difusão. As perdas hídricas (por osmose e urina) são contrabalanceadas pela ingestão de água.

## **Ambientes terrestres**

O balanço de água e íons em animais terrestres é consideravelmente diferente dos organismos aquáticos devido à baixa disponibilidade de água no ambiente. Em terra, os seres vivos

perdem água por evaporação através do tegumento e são incapazes de absorver água do ar atmosférico.

A quantidade de água presente no ar atmosférico é representada pela umidade relativa do ar, que é proporcional à pressão parcial de vapor de água. A taxa de perda de água para o ambiente depende da umidade relativa do ar.

Além das perdas de água por evaporação pelo tegumento dos animais, uma quantidade significativa das perdas hídricas ocorre através das superfícies respiratórias. As características dessas estruturas possibilitam uma alta taxa de evaporação.

Algumas poucas espécies de animais terrestres (e todos são artrópodes) são capazes de absorver água a partir do ar atmosférico não saturado. Esse fenômeno depende de uma série de adaptações estruturais e fisiológicas (em geral, associadas ao sistema digestório) para sua ocorrência.

Existem grandes diferenças entre os invertebrados terrestres quanto às concentrações osmóticas de seus fluidos corporais. Os crustáceos semiterrestres exibem um sangue sutilmente hiposmótico com relação à água do mar, o que reflete sua origem marinha recente. No entanto, os moluscos, insetos e aracnídeos terrestres possuem concentrações osmóticas mais baixas, possivelmente relacionada a uma distância evolutiva maior do ambiente marinho.

Os rins dos vertebrados estão bem adaptados para a produção de grandes quantidades de urina, mas, nas linhagens mais derivadas, estes órgãos foram modificados para um papel relacionado à conservação de água e excreção de íons. Répteis e aves exibem estratégias diferentes para a regulação osmótica e iônica com relação aos mamíferos. A produção urinária está modificada e associada à reabsorção de água e íons pelo intestino, além de glândulas de sal, que eliminam o excesso de íons em complemento aos rins. Em contraste, os mamíferos dependem do sistema renal para excreção de água e solutos.

## Sem medo de errar

Agora que conhecemos mais sobre o sangue, suas características e funções, podemos contribuir com a discussão da equipe de alunos que tenta entender mais sobre a anemia.

A anemia é uma doença causada por deficiência de minerais (como o ferro) e causa uma redução na produção de hemoglobina. Assim, essa condição afeta os eritrócitos, que são os tipos celulares que carregam essas proteínas através do sangue. A hemoglobina é um tipo de pigmento respiratório que dá cor vermelha ao sangue dos vertebrados e tem como função transportar o oxigênio obtido pela respiração para as células do corpo. Esse oxigênio será utilizado na respiração celular para produzir grandes quantidades de energia para o organismo.

Portanto, a anemia afeta apenas os eritrócitos, reduzindo a quantidade de oxigênio captado pelo sangue e diminuindo a quantidade de energia produzida pelo organismo. Nenhum outro elemento sanguíneo é afetado por essa condição e, deste modo, o indivíduo afetado não terá problemas relacionados à defesa do organismo (função associada aos linfócitos), coagulação (plaquetas e fibrinas) ou excreção.

## Avançando na prática

### Os efeitos do HIV

#### Descrição da situação-problema

O vírus do HIV é responsável pelo desenvolvimento de uma doença conhecida como AIDS (Síndrome da Imunodeficiência Adquirida), que leva a uma redução da resposta imunológica. Esse vírus é transmitido por relações sexuais, transfusões de sangue contaminado e por compartilhamento de agulhas com indivíduos infectados. O HIV invade alguns tipos de linfócitos T específicos, fazendo com que a célula produza mais cópias do vírus e acabe morrendo.

Discuta quais são os efeitos da invasão do vírus HIV no corpo de um indivíduo e como acontece o ataque aos linfócitos.

#### Resolução da situação-problema

A ação do HIV afeta os linfócitos T e, portanto, a imunidade celular fica comprometida. Deste modo, o corpo se torna incapaz de gerar memória para infecções futuras, deixando de produzir células que

buscam por novos antígenos, não formam linfócitos T citotóxicos (que se associam a células invasoras, matando-as), nem auxiliares (que produzem e secretam substâncias que ativam outros elementos do sistema imune, como os linfócitos B ou T) ou supressoras (que reduzem a ação dos linfócitos e limitam as reações imunes excessivas).

Portanto, a destruição dos linfócitos T reduzem, gradualmente, a ação do sistema imune em diversos aspectos, causando uma deficiência imunológica generalizada.

## Faça valer a pena

**1.** O sangue é um fluido corporal complexo que tem como função transportar diversas substâncias, como gases respiratórios, hormônios, excretas e nutrientes. Além disso, nos organismos mais complexos, como nos vertebrados, o sangue também tem elementos relacionados à defesa do organismo contra corpos estranhos.

Sobre a função do sangue relacionada à defesa, assinale a alternativa correta:

- a) O sistema imune reconhece materiais invasores conhecidos como anticorpos.
- b) A coagulação é um importante fenômeno desencadeado pela resposta imune do corpo.
- c) Os linfócitos T participam da imunidade humoral e produzem anticorpos.
- d) O sistema imune reconhece, principalmente, glicoproteínas ou polissacarídeos exógenos.
- e) Os linfócitos B participam da imunidade celular e possuem funções bastante diversas, como ativação e supressão de outros componentes do sistema imune.

**2.** Os animais aquáticos exibem uma grande variedade de mecanismos relacionados ao controle do volume corporal e quantidade de íons nos fluidos corporais. Esses mecanismos diferem amplamente entre as diferentes espécies e dependem do meio em que esses animais habitam.

Quanto à regulação hídrica e iônica de animais aquáticos, assinale a alternativa correta:

- a) Animais aquáticos não precisam ingerir água porque não perdem água para o ambiente, como os organismos terrestres.

- b) Animais de água doce absorvem fluidos do ambiente e apresentam mecanismos fisiológicos como a produção de grandes quantidades de urina, por exemplo.
- c) Organismos que vivem em ambiente marinho possuem, em geral, uma pressão arterial mais elevada do que os de água doce.
- d) Animais marinhos tendem a reter fluidos corporais e produzem quantidades elevadas de urina.
- e) Ambientes de água salobra apresentam apenas um conjunto de organismos exclusivos desse tipo de habitat.

**3.** O ambiente terrestre tem uma série de características que os diferenciam do meio aquático. Tais diferenças também podem ser observadas nas adaptações que esses organismos apresentam para o controle hídrico e iônico dos seus fluidos corporais.

Com relação ao controle hídrico e iônico dos fluidos corporais de animais terrestres, assinale a alternativa correta:

- a) Ao contrário dos animais aquáticos, os organismos terrestres são incapazes de obter água a partir do meio circulante.
- b) No meio terrestre, os organismos perdem água apenas através do tegumento.
- c) O sistema excretor tem um importante papel na regulação hídrica e iônica no ambiente terrestre.
- d) A perda de água por transpiração é um fenômeno constante em organismos terrestres e independem de fatores ambientais.
- e) Os rins dos vertebrados terrestres atuam de modo semelhante ao dos vertebrados aquáticos.

## Seção 4.2

### O sistema excretório

#### Diálogo aberto

Caro aluno, nesta seção, vamos estudar as principais estruturas e funções relacionadas ao sistema excretório dos animais. As diferentes características ambientais resultam em uma grande diversidade de mecanismos de controle iônico e osmótico exercidos pelo sistema excretório, além de variadas estratégias para a eliminação de compostos nitrogenados, resultantes do metabolismo de proteínas e ácidos nucleicos.

Em seguida, vamos acompanhar a segunda seção de discussões do grupo de alunos de graduação em Ciências Biológicas que estuda casos particulares relacionados à fisiologia animal. Desta vez, eles estão discutindo sobre uma condição conhecida como gota, doença causada pela elevação na quantidade de ácido úrico no sangue, que resulta na precipitação de sais de monourato de sódio nas articulações, causando dores e inflamações. As causas da gota são bastante variadas, incluem, por exemplo, problemas nos rins, impedindo a excreção do ácido úrico.

Com base nas informações obtidas com os estudos sobre o sistema excretório, ajude esses alunos a compreender os seguintes pontos:

- De onde surge o ácido úrico nos animais?
- Quais são as características do ácido úrico, quando comparadas à amônia/amônio e ureia? O que favorece o desenvolvimento da gota?
- Quais são as vantagens e desvantagens de se produzir o ácido úrico como principal excreta nitrogenado?

## Não pode faltar

### Os órgãos do sistema excretório

Os animais normalmente eliminam uma grande variedade de produtos insalubres, incluindo solutos inorgânicos ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{NH}_4^+$ ) e orgânicos (ureia, urato e outras substâncias tóxicas). Essas substâncias podem ser obtidas a partir da dieta ou podem ser produzidas através de excretas do metabolismo.

Essas excretas devem ser eliminadas para evitar o seu acúmulo em quantidades excessivas, sendo considerado níveis tóxicos para o organismo. Uma parte é eliminada prontamente através do tegumento (pele ou brânquias), no caso de animais aquáticos. No entanto, uma porção significativa dessas substâncias é eliminada em solução especificamente produzida pelos animais para sua excreção, juntamente com o excesso de água.



### Pesquise mais

A urina é o produto final do sistema excretório e é composto por uma variedade de íons, excretas e água. Além disso, ela também pode ser utilizada como indicador sobre as condições metabólicas do organismo. Leia mais sobre como a coloração da urina pode ser utilizada como indicativo sobre a saúde no texto disponível em: <<https://www.tuasaude.com/o-que-pode-alterar-a-cor-da-urina/>>. Acesso em: 18 jul. 2017.

Praticamente todos os animais têm órgão excretor, o que pode ser classificado em duas categorias gerais: superfícies epiteliais excretórias e órgãos excretórios tubulares.

A superfície epitelial dos animais é adaptada para limitar a transferência de solutos e água, mas há regiões específicas comprometidas com o transporte de solutos, como íons, glicose, aminoácidos e ureia. Por outro lado, o fluxo de água é passivo, embora esteja associado ao transporte de solutos.

As brânquias dos peixes teleósteos são especializadas tanto em trocas respiratórias, quanto em regulação iônica e osmótica. A porção osmorregulatória do epitélio tem quatro tipos de células: pavimentosas (revestimento), caliciformes (produção de muco), de cloreto (ionorregulação) e acessórias (funções auxiliares).

Em crustáceos são observadas bombas iônicas branquiais com função semelhante às das células de cloreto dos peixes teleosteos.

Os órgãos excretórios tubulares são encontrados em praticamente todos os animais multicelulares. Essas estruturas evoluíram, primariamente, para a excreção de solutos ao invés dos excretas nitrogenadas, enquanto que as excretas nitrogenadas eram eliminadas através do tegumento em animais aquáticos.

Os órgãos excretórios tubulares podem ser divididos em três categorias principais: nefrídios (protonefrídios e metanefrídios) e túbulos de Malpighi. Os nefrídios são tubos ectodérmicos que se desenvolvem para o interior do corpo a partir de sua superfície externa. Os celomodutos são tubos mesodérmicos que se originam no interior do animal e se projetam para o exterior por uma abertura. Já os túbulos de Malpighi são órgãos excretores de insetos que derivam do sistema digestivo, mantendo uma comunicação com o lúmen intestinal e liberam seu conteúdo diretamente ao intestino posterior.

Os protonefrídios são nefrídios de fundo cego que não se comunicam diretamente com a cavidade celomática. Os fluidos corporais são trazidos para o seu interior a partir de batimentos de cílios ou flagelos, passam por toda a extensão do tubo e são eliminados por um protonefridióporo na superfície corporal.

Os metanefrídios são túbulos que se abrem para a cavidade celomática por uma abertura ciliada em forma de cone (nefridióstomo), que movimenta o fluido pelo interior do túbulo, que, por sua vez, será eliminado pelo nefridióporo.

De modo geral, os animais simples tendem a possuir protonefrídios, enquanto os maiores e mais complexos apresentam metanefrídios.

Os celomodutos são muito similares em estrutura aos nefrídios, mas diferem em origem embrionária e desenvolvimento. O fluido celomático é transportado para a abertura ciliada dos celomodutos, passando pelos tubos, sendo eliminada pelo celomóporo.

Os túbulos de Malpighi são estruturas excretoras de fundo cego encontradas principalmente em insetos. Esses órgãos devem ter evoluído independentemente das mais diversas linhagens e o número de estruturas varia entre as espécies. Em geral, as extremidades livres dos túbulos de Malpighi se encontram livres na hemocela, mas sua organização pode variar dramaticamente de acordo com diversos fatores (filogenia e dieta, por exemplo).



Algumas cigarras e cigarrinhas (ordem Hemiptera de insetos) utilizam fontes de alimento muito diluídas, como a seiva das plantas, o que dificulta a absorção de nutrientes. Nesses animais, as porções livres dos túbulos de Malpighi se associam à região anterior do intestino, transportando o excesso de água diretamente para o intestino posterior em uma espécie de "curto-circuito" e resultando na concentração dos nutrientes para absorção.

Em geral, a urina é formada no interior dos tubos excretórios e flui em seu interior, sendo modificada ao longo do seu percurso até a sua eliminação. Esse processo geral pode ser simplificado em quatro passos:

- Filtração: os fluidos corporais atravessam uma membrana que possui um conjunto de poros, formando a urina primária.
- Reabsorção: água e nutrientes presentes na urina primária (glicose, aminoácidos e íons) são reabsorvidos pelo organismo.
- Secreção: liberação de substâncias na urina para serem eliminadas.
- Concentração osmótica da urina (em mamíferos e aves).

### **Excreção de água e solutos: invertebrados**

Os invertebrados mais simples são caracterizados por utilizar vacúolos pulsáteis para excreção (protozoários) ou protonefrídios.

Os platelmintos contam com células flama (protonefrídios) para excreção. Trata-se de células especializadas com um único cílio ou conjunto de cílios que batem continuamente, filtrando os fluidos corporais.

Há uma grande diversidade de órgãos excretórios entre os anelídeos. Os poliquetas possuem protonefrídios e metanefrídios, partindo de um par por segmento até poucas unidades por organismo. Os oligoquetos exibem metanefrídios organizados por segmentos, com exceção do primeiro e último. As sanguessugas apresentam de 10 a 17 pares de metanefrídios, localizados nos segmentos corporais medianos.

O sistema excretório dos moluscos inclui protonefrídios nas fases larvais e metanefrídios nos adultos. Nos bivalves, o filtrado excretório primário é formado por ultrafiltração do fluido do átrio para o saco pericardial, através da glândula pericardial, e flui pelo canal renocardial até os rins. Nos cefalópodes, os fluidos corporais entram no saco renal via canal renopericardial dos corações branquiais e seus apêndices. Nos gastrópodes, o principal local de filtração parece ser os rins em vez do pericárdio. A filtração primária ocorre por meio do epitélio renal, diretamente da hemolinfa ou de capilares sanguíneos que se ramificam pelo tecido conectivo em suas proximidades.

Os artrópodes apresentam uma grande variedade em órgãos excretórios. Órgãos renais com celomodutos estão presentes nas linhagens mais primitivas, mas foram perdidas nos grupos mais derivados. Nos insetos, são observados os túbulos de Malpighi, além de outras estruturas acessórias.

Os crustáceos têm glândulas antenais e maxilares (além das derivadas do sistema digestivo, como as glândulas retais e cefálicas), raramente presentes em conjunto. As glândulas antenais apresentam diversas estruturas distintas (celomosaco, labirinto, túbulo nefridial, bexiga e nefridióporo), que filtram os fluidos corporais e produzem a urina primária.

Os principais órgãos excretórios de aracnídeos são as glândulas coxais, que têm origem embrionária relacionada às glândulas antenais dos crustáceos, túbulos de Malpighi ou uma combinação dos dois. As glândulas coxais consistem de sacos esféricos com paredes finas que coletam excretas da hemolinfa e eliminam urina através de um ducto que se abre para a coxa (segmento da perna). Em aranhas, os túbulos de Malpighi ramificados substituem as glândulas coxais em seu papel na excreção. Já os escorpiões possuem os dois órgãos como sistema excretório.

Como já discutido anteriormente, as principais estruturas excretórias dos insetos são os túbulos de Malpighi. A urina primária é produzida no lúmen dos túbulos, que transportam ativamente íons  $K^+$ , seguidos por um fluxo passivo de  $Cl^-$ , outros íons e água. Essa urina é formada por filtração e sofre extensa modificação ao longo dos túbulos. Os túbulos de Malpighi podem apresentar regiões distintas, dos pontos de vista morfológico e funcional.

## Excreção de água e solutos: vertebrados

A estrutura excretória básica dos rins dos vertebrados é o túbulo renal ou néfron, que contém um corpúsculo renal e um túbulo bastante enrolado. Esse corpúsculo consiste de duas partes: um agrupamento de pequenos capilares, o glomérulo, e uma cápsula de Bowman como revestimento. A camada externa da cápsula de Bowman é contínua, com o endotélio do túbulo contorcido proximal, enquanto que sua face interna está associada ao lúmen do túbulo proximal. A superfície interna da cápsula é composta por células altamente modificadas, denominadas de podócitos, que revestem e dão suporte aos capilares dos glomérulos. Cada podócito exibe numerosas extensões que formam pedicelos, que se interdigitam com as células adjacentes formando barreiras com pequenas aberturas alongadas que cobrem as paredes dos vasos. Os capilares glomerulares apresentam grandes quantidades de fenestras (poros) que, associadas às aberturas entre os pedicelos, formam uma estrutura de filtração bastante eficiente. O túbulo contorcido proximal é especializado na reabsorção e secreção com função osmorregulatória da urina, principalmente em aves e mamíferos. Em geral, os túbulos renais desembocam em uma bexiga urinária, na qual a urina será temporariamente armazenada. Em algumas espécies de mamíferos, essa urina presente na bexiga atua como reserva de água para ser reabsorvida em momentos de desidratação.

Há uma grande diversidade com relação à estrutura e função dos rins de vertebrados adultos, refletindo seu complexo desenvolvimento embriológico e filogenético, bem como a variação nas funções de regulação iônica e osmótica necessária para a sobrevivência nos diferentes ambientes.

Em peixes, os néfrons possuem, tipicamente, um glomérulo e uma cápsula de Bowman com uma constrição ciliada que as conectam com o restante do túbulo renal. O movimento ciliar deve auxiliar o fluxo de fluidos por meio do néfron, uma vez que os peixes apresentam baixas pressões de filtração.

Nos peixes de água doce, os túbulos renais exibem uma série de adaptações relacionadas à reabsorção de nutrientes orgânicos, íons e água, além de secreção de metabólitos. Deste modo, os néfrons atuam com uma elevada taxa de filtração e reabsorção, produzindo uma urina hiposmótica. Já em peixes marinhos, a estrutura e função

dos néfrons são diferentes. Os glomérulos desses animais são reduzidos ou, até mesmo, ausentes, além de atuar com uma taxa de filtração mais baixa quando comparados aos peixes de água doce.

Os anfíbios adultos possuem dois tipos de néfrons: o ventral, com glomérulos e uma abertura que coleta o fluido celomático (nefróstoma); e néfron dorsal, que contém apenas um glomérulo para a formação da urina. Os néfrons também possuem uma constrição ciliada, um túbulo proximal, um segundo segmento ciliado além de um túbulo distal, que se conecta aos dutos arquinéfricos. Quanto à função, os néfrons de anfíbios se assemelham bastante aos dos peixes de água doce.

Os néfrons de répteis e aves são, geralmente, adaptados para minimizar as perdas de água na urina e para excretar solutos (íons e componentes nitrogenados).

Os rins dos répteis são bilobados e os néfrons liberam seus produtos em ureteres que se comunicam com o intestino. Cada lobo recebe um aporte de sangue arterial pela aorta e são drenados pela veia cava. Além disso, cada lobo recebe sangue da veia porta renal. O glomérulo forma o filtrado primário, que passa por um túbulo enrolado, um segmento intermediário, o túbulo distal, um segmento conector, túbulo coletor e, então, passa para o ureter.

Os rins das aves possuem uma estrutura mais complexa do que o dos répteis: são trilobados (lobos cervical, medial e caudal) e cada um deles exibe pequenos lóbulos. Essas estruturas possuem um tecido cortical (que contém os glomérulos) e um cone medular que formam os ramos que se ligam ao ureter. Os néfrons das aves são funcionalmente mais especializados do que o dos répteis e há dois tipos diferentes dessas estruturas: néfrons semelhantes aos dos répteis e os similares aos de mamíferos, que possuem alças de Henle e permitem a formação de uma urina hiperosmótica.

Os néfrons de mamíferos estão adaptados para minimizar as perdas de água pela urina e a excreção de íons e solutos nitrogenados. Eles exibem as estruturas e funções glomerulares e tubulares padrão (filtração, reabsorção e secreção) e também são capazes de concentrar a urina, como consequência da presença da alça de Henle entre os túbulos contornados proximal e distal.

Os rins de mamíferos exibem uma organização estrutural complexa de seus néfrons e vasos sanguíneos. Os néfrons de

mamíferos apresentam um glomérulo, com arteríolas aferentes e eferentes, uma cápsula de Bowman, túbulos contornados proximais e distais, alça de Henle e dutos coletores, que drenam os fluidos a uma pelve renal e se comunica com o ureter. Existem dois tipos diferentes de néfrons: os corticais, que possuem alças de Henle mais curtas, e os justamedulares, com alças de Henle mais alongadas, que invadem profundamente a medula. O principal mecanismo para a formação da urina em mamíferos se dá por ultrafiltração nos néfrons, seguido por reabsorção, secreção e osmoconcentração.

### **Metabolismo de nitrogênio**

O metabolismo de carboidratos e lipídios formam, essencialmente, um único tipo de excreta: o gás carbônico. Em contraste com esse fato, o metabolismo de aminoácidos demanda a eliminação de elementos como nitrogênio e enxofre. O enxofre por sua vez, é eliminado prontamente como íons  $\text{SO}_4^{2-}$ , mas o nitrogênio demanda um maior trabalho metabólico para sua excreção, pois a quantidade deste elemento obtido pelos aminoácidos é consideravelmente mais elevada. Os ácidos nucleicos (DNA e RNA), formados por repetições de nucleotídeos (compostos por fosfato, pentose e bases nitrogenadas), são outra fonte de nitrogênio para ser excretado: as bases podem ser purinas (adenina e guanina) ou pirimidinas (timina e citosina).

O nitrogênio de grande parte dos aminoácidos é convertido, inicialmente, em  $\text{NH}_3$  ou  $\text{NH}_{4+}$ , e o passo seguinte depende do tipo de animal e do seu estado fisiológico. Essas moléculas podem ser excretadas sem modificações ou podem ser convertidas em ureia, ácido úrico ou guanina. As pirimidinas são eliminadas como  $\text{NH}_3$  e as purinas passam por uma série de alterações.

Os animais são capazes de produzir uma variedade considerável de outras excretas nitrogenadas, que possuem uma importância menor com relação à sua osmorregulação ou balanço de nitrogênio do organismo, mas podem ter outras funções relevantes.

A degradação de hemoglobina, como a bilirrubina e biliverdina, pode ser excretada pelo intestino em vertebrados. Aminoácidos e proteínas são comumente encontrados em excretas e, portanto, constituem uma forma minoritária de excreção de nitrogênio.

## Padrões de excreção do nitrogênio

Animais que excretam componentes nitrogenados na forma de amônia ( $\text{NH}_3$ ) ou amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) são amonotéticos; aqueles que eliminam ureia são urotéticos; os que liberam purinas são os purinotéticos (que incluem os uricotéticos – ácido úrico – e guanotéticos – guanina).

A amônia é uma excreta nitrogenada mais adequada para animais aquáticos, por sua elevada solubilidade, alto coeficiente de difusão e o fato de as membranas biológicas serem permeáveis a essa molécula. Deste modo, a amônia pode ser prontamente excretada para o meio aquático externo através das superfícies corporais, como brânquias, pele ou cutícula. Os íons amônia são impermeáveis nas membranas biológicas e devem ser excretados por transporte ativo. Os íons amônia e amônio são extremamente tóxicos e exigem grande quantidade de água para a sua eliminação.

Geralmente, animais terrestres não excretam amônia/amônio devido à sua toxicidade, que exige grandes quantidades de água para a sua diluição. Um mecanismo comum nesses animais é a conversão desses componentes nitrogenados em compostos menos tóxicos, como ureia ( $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ ), que possui elevada solubilidade em água. A ureia é uma importante excreta produzida em diversos vertebrados, anelídeos, moluscos, crustáceos e insetos. Muitos vertebrados sintetizam ureia a partir de amônia e aspartato via ciclo da ureia. Esta via metabólica converte duas moléculas de amônia em uma de ureia, gastando dois ATPs (adenosina trifosfato).



### Refleta

Por que animais terrestres gastam energia para converter amônia em ureia ao invés de excretá-la diretamente? Animais terrestres estão adaptados para economizar o máximo de água, reduzindo os riscos de desidratação. A excreção de ureia é mais uma dessas adaptações, que minimizam as perdas de água às custas de gasto de energia na forma de ATP.

O ácido úrico é o maior composto nitrogenado excretado por uma série de invertebrados, além de répteis e aves. O ácido úrico é sintetizado por uma complexa via metabólica a partir dos aminoácidos

glicina, aspartato, glutamina, gás carbônico e outros compostos de carbono.

Essas substâncias purínicas possuem baixa solubilidade em água, principalmente quando comparadas à amônia/amônio e ureia. A baixa solubilidade aliada à reduzida toxicidade torna o ácido úrico (e outras purinas) uma excreta nitrogenada quase perfeita para a máxima conservação de água.



### Assimile

A excreção de compostos nitrogenados baseada em ácido úrico nas aves tem duas importantes funções: reduzir a quantidade de água perdida na excreção e diminuir a quantidade de água no organismo, o que reduz a massa corporal e diminui o gasto energético associado ao voo.

## Sem medo de errar

Agora que compreendemos melhor as principais características do sistema excretório, podemos contribuir para a discussão dos alunos de graduação em Ciências Biológicas que estudam diferentes aspectos da fisiologia animal.

Como mencionado anteriormente, esses alunos estão discutindo sobre uma condição conhecida como gota, que é resultante do acúmulo de cristais de monourato de sódio nas articulações e causam dores e inflamações. Os alunos têm algumas questões sobre a patologia da gota que podemos ajudar a responder:

“De onde surge o ácido úrico nos animais?”

O ácido úrico é produzido a partir do metabolismo de aminoácidos, proteínas e ácidos nucleicos, como meio de eliminação do conteúdo de nitrogênio contido nessas moléculas.

“Quais características do ácido úrico, quando comparadas à amônia/amônio e ureia, favorecem o desenvolvimento da gota?”

O ácido úrico é consideravelmente menos solúvel do que amônia/amônio e ureia. Portanto, a elevação da concentração dessa substância na corrente sanguínea resulta em sua precipitação e acúmulo em determinadas regiões do corpo, como as articulações.

“Quais são as vantagens e desvantagens de se produzir o ácido úrico como principal excreta nitrogenada?”

A baixa solubilidade e reduzida toxicidade do ácido úrico o tornam ideal para máxima conservação de água, pois não há a necessidade de diluir essa substância.

## Avançando na prática

### Por que urinamos mais no frio?

#### Descrição da situação-problema

Após finalizarem a discussão principal, havia tempo para mais um estudo de caso na seção. Um dos alunos havia notado que é muito comum que as pessoas aumentem a quantidade de urina produzida nos meses frios, mas não sabia explicar o porquê. Alguns integrantes propuseram a hipótese de que esse aumento na produção de urina seria uma consequência da elevação da taxa metabólica, uma vez que é necessário produzir maior quantidade de calor metabólico nos meses frios para manter a temperatura corporal constante. No entanto, essa hipótese foi negada por outros membros do grupo com artigos científicos encontrados em bancos de dados on-line.

Então, o que causa o aumento na produção de urina em épocas mais frias?

#### Resolução da situação-problema

Nos meses mais frios, transpiramos menos. O suor é um importante meio de excreção nos seres humanos, através do qual

eliminamos água, sais minerais e componentes nitrogenados. Deste modo, em épocas mais frias, a urina é o único meio pelo qual o organismo é capaz de eliminar o excesso de sais e de excretas nitrogenadas. Portanto, a quantidade de urina produzida se eleva consideravelmente nos meses mais frios.

## Faça valer a pena

**1.** O sistema excretor dos animais vertebrados é composto por uma série de estruturas especializadas em diferentes funções, desde a captação de fluidos corporais, filtração, secreção de substâncias e reabsorção, entre outras. Considere os seguintes órgãos:

I. Néfron. II. Ureter III. Bexiga

Assinale a alternativa que contém as respectivas funções das estruturas citadas, respectivamente.

- a) Filtração, condução da urina para o meio externo e produção de compostos nitrogenados.
- b) Produção de compostos nitrogenados, armazenamento de urina e filtração.
- c) Armazenamento de urina, filtração e secreção.
- d) Filtração, condução de urina para a estrutura de armazenamento e armazenamento de urina.
- e) Secreção, armazenamento de urina e condução de urina para o meio externo.

**2.** Em animais terrestres, como os vertebrados, o sistema excretório tem um papel fundamental na redução da quantidade de água que seria perdida para o ambiente na forma de urina (reabsorção de água). Os sistemas excretórios mais adaptados para reduzir as perdas hídricas para o ambiente podem ser observados em répteis e aves.

As principais estruturas responsáveis pela concentração da urina são:

- a) Túbulos de Malpighi.

- b) Alças de Henle.
- c) Cápsulas de Bowman.
- d) Podócitos.
- e) Glomérulos.

**3.** Os diferentes organismos apresentam adaptações estruturais e funcionais dos seus sistemas excretórios baseados nas demandas do meio ambiente com relação ao controle iônico e osmótico dos organismos que neles vivem. Os peixes (I), répteis (II), aves (III) e mamíferos (IV) excretam diferentes tipos de componentes nitrogenados.

De acordo com o tipo principal de excreta nitrogenada produzida, podemos classificar os animais I, II, III e IV em:

- a) Amonotélicos, purinotélicos, purinotélicos e urotélicos.
- b) Purinotélicos, purinotélicos, purinotélicos e urotélicos.
- c) Amonotélicos, amonotélicos, purinotélicos e urotélicos.
- d) Amonotélicos, purinotélicos, urotélicos e urotélicos.
- e) Urotélicos, purinotélicos, purinotélicos e urotélicos.

## Seção 4.3

### O sistema digestório

#### Diálogo aberto

Caro aluno, na última seção desta disciplina, vamos estudar os principais elementos e processos associados à obtenção e digestão de alimentos nos animais. Praticamente toda a matéria orgânica encontrada na natureza pode ser utilizada como fonte alimentar pelos animais. Essa diversidade alimentar se reflete na grande variedade de estruturas e processos digestivos observados nos animais.

Ao final da seção, vamos acompanhar mais um dia de discussão do grupo de alunos que aprofunda seus conhecimentos sobre a fisiologia animal pela análise de casos particulares observados na natureza. Desta vez, eles estão discutindo sobre a integração dos processos fisiológicos nos animais. Após estudarem a fisiologia da digestão, os alunos sabem que a glicose é o principal nutriente utilizado para a produção de energia nos animais. Deste modo, a pergunta é simples: quais processos ocorrem desde a obtenção de glicose pelos animais até a produção de energia metabólica?

#### Não pode faltar

##### Padrões de dieta

Há uma grande variedade de fontes de alimento disponíveis aos animais, incluindo microrganismos, fungos, plantas e produtos vegetais, outros animais, organismos mortos ou em decomposição

e dejetos de outros seres vivos. Além disso, são observados uma grande diversidade de mecanismos de alimentação, que dependem mais de fatores como tamanho corporal e natureza da fonte alimentar do que da taxonomia ou nível de organização.

A alimentação dos animais pode ser classificada em quatro categorias:

- Alimentação de suspensão: partículas de alimento de tamanho microscópico geralmente consistem em bactérias, algas, esporos, larvas de animais e pequenos invertebrados. A alimentação de suspensão remove essas partículas do meio ambiente (em geral, do meio aquático) e as utiliza como alimento. Praticamente todos os filos animais têm espécies que se alimentam de suspensão em, ao menos, alguma fase da vida. A maioria dos organismos que se alimenta desse modo é marinha em vez de água doce, porque a água marinha contém uma abundância de partículas de alimento microscópicas.

Há alguns métodos utilizados para a captura dessas partículas de alimento por meio de poros ou teia. Uma forma mais incomum de captura de partículas em suspensão envolve a utilização de estruturas semelhantes à peneira (teias fibrosas ou placas perfuradas). Essas peneiras são capazes de capturar apenas as partículas que são muito grandes para seus poros e podem entupir, além de oferecer elevada resistência ao fluxo de água. Animais que utilizam teias pegajosas podem coletar partículas menores do que as peneiras.

Alguns protozoários são exemplos de organismos que capturam partículas através de pseudópodes. Além de permitir a locomoção, essas estruturas são projeções citoplasmáticas móveis capazes de obter alimentos. Certos protozoários mastigóforos e esponjas do mar utilizam o batimento flagelar para gerar um fluxo constante de água movimentando as partículas de alimento, que são capturadas pela superfície do flagelo e transferidas para o corpo celular para digestão. Um processo semelhante pode ser observado em protozoários ciliados, que produzem movimento da água através do batimento ciliar. Alguns organismos capturam partículas através de estruturas revestidas por uma camada de muco, como fios, teias ou alguma parte do corpo (em geral, próxima à boca).

Esse mecanismo de alimentação proporciona uma captura contínua de alimento e a seleção do alimento é baseada apenas em seu tamanho e em sua densidade.

Há uma clara inter-relação entre a alimentação e as trocas gasosas nos animais que se alimentam de partículas em suspensão, pois as mesmas estruturas desempenham ambas as funções.

- Alimentação de grandes partículas: uma variedade de animais ingerem grandes partículas para a obtenção de alimento, como solo, argila, areia ou sedimentos. Muitos invertebrados raspam a superfície do substrato e as agregam em grandes massas de alimento. Os carnívoros capturam suas presas e podem ingeri-las inteiras, mastigá-las em partes adequadas para a ingestão ou digerir-las e ingerir o material parcialmente digerido. Esses animais contam com dentes especializados, toxinas e outras estruturas específicas que os auxiliam na captura e processamento do alimento.

- Alimentação de fluidos: uma grande variedade de animais (invertebrados, em geral) são capazes de se alimentar com os fluidos ou tecidos moles de outros animais ou vegetais por perfuração e sucção. Parte desses animais utilizam o sangue como fonte de alimento e podem ser ectoparasitas ou de vida livre. As estruturas mais especializadas para a sucção (de sangue e de fluidos vegetais) são observadas em insetos, especialmente na ordem Hemiptera (cigarras e percevejos). No entanto, alguns vertebrados, como morcegos e aves, são capazes de se alimentar de sangue e néctar das plantas utilizando dentes cortantes e bicos especializados.

- Absorção de nutrientes: alguns animais altamente especializados não exibem mecanismos de captura de presas, ingestão de partículas de alimento e processos digestivos. Ao invés disso, eles contam com a absorção de nutrientes através da superfície corporal diretamente do meio externo, seja a água marinha rica em nutrientes, fluidos corporais ou do trato digestivo de outros animais. Em alguns casos, nutrientes mais complexos podem ser produzidos a partir de moléculas mais simples por meio de vias metabólicas específicas.

## Função e estrutura geral do trato digestivo

O sistema digestivo é formado por um conjunto de órgãos extremamente especializados que permite uma digestão extracelular eficiente.

Organismos mais simples (como protozoários e esponjas do mar) apresentam apenas digestão intracelular de alimento. A principal vantagem desse processo é a facilidade de se prover as condições ótimas para a digestão, como o pH, por exemplo. Entretanto, há três importantes desvantagens da digestão intracelular: limitação física do tamanho do alimento, falta de especialização do processo digestivo e impossibilidade de compartimentalização da digestão.

A digestão extracelular em um tubo digestivo permite que os animais mais complexos se alimentem de materiais orgânicos maiores. A degradação química do alimento em suas subunidades possibilita uma completa especialização da função celular, embora todas as suas células devam manter a capacidade de absorver nutrientes básicos a partir dos fluidos corporais. A presença de um tubo digestivo permite que diferentes processos associados à digestão possam ser separados espacial e temporalmente. Associado a essa organização, há a vantagem da ocorrência de uma segunda abertura do tubo, o ânus, possibilitando o fluxo do alimento em um sentido único, a partir da cavidade oral (boca) até a anal.

Os intestinos mais simples são uma invaginação com uma única abertura, a boca, através da qual o alimento é ingerido e os restos (fezes) são expelidos. Neste caso, há pouca possibilidade para especialização das partes do intestino, pois todas as regiões devem exercer as mesmas funções e fornecer nutrientes para os tecidos adjacentes.



### Exemplificando

O sistema digestivo com duas aberturas, ou completo, é mais comum entre os animais. Dentre os grupos que possuem apenas uma abertura do sistema digestivo, podemos citar as esponjas do mar, cnidários e platelmintos.

O surgimento de um tubo digestivo completo, com boca e ânus, ao longo da evolução, permitiu a especialização das diferentes regiões do intestino. As diferentes regiões podem ser interpretadas não somente sob o ponto de vista estrutural, mas também funcional. O tubo digestivo pode ser dividido em um intestino anterior, especializado na recepção (captura da presa, mastigação, salivação), transferência e reserva de alimento; intestino médio, adaptado para acúmulo, digestão mecânica, química e enzimática do alimento e absorção de nutrientes; e intestino posterior, dedicado à reabsorção de água e íons, formação e acúmulo das fezes.

Os principais eventos da digestão ocorrem no intestino médio. O primeiro passo envolve o processamento mecânico do alimento, como a trituração, fragmentação ou pulverização, que reduz o alimento em partículas menores. Esse processo aumenta a área de contato do alimento com as enzimas digestivas, facilitando a digestão química.

A digestão química reduz as pequenas partículas de alimento em seus constituintes químicos mais simples e, geralmente, envolvem a ação de enzimas digestivas, que são produzidas e secretadas por diversas estruturas glandulares presentes ao longo do intestino e, também, por órgãos associados. As enzimas digestivas são classificadas em categorias gerais como proteases, carboidrases e esterases, mas cada uma contém diversas enzimas específicas.

As enzimas digestivas são produzidas no retículo endoplasmático granular e enviadas para o complexo de Golgi, onde são modificadas e agrupadas em vesículas de secreção. Essas vesículas se acumulam na região apical das células e são liberadas no lúmen do intestino por um de três mecanismos possíveis: secreção merócrina (vesículas de secreção se fundem à membrana plasmática apical e liberam seus conteúdos para a luz do intestino), secreção apócrina (a porção apical da célula é liberada completamente para o lúmen do intestino) e secreção holócrina (todo o conteúdo celular é liberado para a luz do intestino).



## Assimile

O retículo endoplasmático granular é uma organela observada por todo o citoplasma das células eucarióticas, especialmente ao redor do núcleo, e sua função principal é a síntese de proteínas para secreção e para as organelas da rota endocítica. O complexo de Golgi pode ser observado próximo ao núcleo e ao retículo endoplasmático granular e recebe essas proteínas, as processa e empacota, enviando-as aos seus destinos.

Todas as enzimas digestivas são hidrolases, ou seja, elas quebram ligações químicas utilizando a água. Além disso, as enzimas são extremamente específicas, tanto com relação ao seu substrato quanto às condições físicas e químicas para sua atividade, como temperatura, pH e concentrações de íons inorgânicos.

As proteases são enzimas digestivas que hidrolisam ligações peptídicas entre aminoácidos e podem ser de dois tipos: endopeptidases, que agem apenas sobre os aminoácidos intermediários de uma proteína, e exopeptidases, que atuam sobre os aminoácidos terminais de uma cadeia polipeptídica.

As carboidrases são enzimas digestivas que hidrolisam ligações entre carboidratos e também podem ser classificadas em duas categorias: polissacaridases, que agem sobre grandes e complexos carboidratos, e oligossacaridases, que atuam sobre açúcares de cadeias menores (trissacarídeos ou dissacarídeos).



## Refleta

A lactose é um carboidrato presente no leite e em seus derivados. Algumas pessoas desenvolvem uma intolerância digestiva a esse açúcar pela deficiência na produção de lactase, enzima digestiva responsável pela hidrólise da lactose, e suas causas são variáveis. Considerando o ciclo de vida dos mamíferos, a intolerância à lactose poderia ser considerada um processo natural? A resposta correta é sim. Os mamíferos se alimentam do leite materno apenas durante as fases iniciais da vida e a produção de lactase tende a diminuir com o envelhecimento do indivíduo, causando intolerância. No entanto, há casos em que esse quadro é causado por doenças, ferimentos ou pode ser congênito.

Os lipídios são digeridos por lipases, que atuam sobre triglicerídeos (moléculas comuns na dieta dos animais) e esterases, que hidrolisam ésteres simples e lipídios complexos (fosfolipídios, colesterol e ceras).

## **O sistema digestivo**

Os animais apresentam uma grande diversidade estrutural e funcional relacionada aos seus sistemas digestivos. Desse modo, vamos focar nossos estudos nas características do sistema digestivo dos vertebrados.

O sistema digestivo dos vertebrados é extremamente especializado em sua organização e função para a digestão de uma grande variedade de alimentos. Dentre seus principais elementos, podemos evidenciar: cavidade bucal, faringe, esôfago, estômago, intestino delgado, intestino grosso, reto e ânus ou cloaca.

Alguns vertebrados não têm um estômago, mas, na grande maioria das espécies, ele é uma estrutura de armazenamento e local de digestão enzimática do alimento. A estrutura do estômago pode estar altamente modificada, dependendo da dieta do organismo, como é o caso dos ruminantes e pseudoruminantes, no qual o estômago atua como uma câmara de fermentação. Nos vertebrados mais primitivos, o intestino delgado era, provavelmente, o único sítio de produção de enzimas digestivas, mas essa função é complementada pelo estômago e pâncreas nos grupos mais derivados. Nesses animais, a principal função do intestino delgado está relacionada à absorção de nutrientes. Em geral, essa porção do tubo digestivo exibe adaptações que resultam em um aumento de superfície epitelial, aumentando sua capacidade absorptiva. Nos vertebrados mais complexos, por exemplo, o intestino delgado é extremamente alongado. Na transição do intestino delgado para o grosso, pode-se observar o ceco, que atua, em algumas espécies, como câmara de fermentação pós-gástrica.

Há três sistemas glandulares importantes associados ao tubo digestivo dos vertebrados: (1) as glândulas salivares, (2) o fígado, a vesícula biliar e o ducto biliar e (3) o pâncreas e o ducto pancreático.

As glândulas salivares são um complexo e variado arranjo de tecidos glandulares que liberam suas secreções (a saliva) para a região receptora do sistema digestivo (a boca, por exemplo). A saliva é composta, geralmente, por muco (uma mistura de água e proteínas glicosiladas chamadas de mucopolissacarídeos), que lubrifica o alimento e facilita a mastigação e o seu subsequente movimento pelo intestino. As glândulas salivares também podem produzir substâncias relacionadas a outras funções, como toxinas (auxiliam na captura de presas), anticoagulantes (para espécies hematófagas) e enzimas digestivas (que dão início à digestão química).

O fígado é um órgão que secreta a bile, que pode ser armazenada na vesícula biliar antes de ser liberada para o intestino delgado através do ducto biliar. A bile contém sais biliares, que emulsificam os lipídios, e produtos para excreção (pigmentos biliares). O fígado também é importante porque armazena e distribui metabólitos absorvidos no processo digestivo (como a glicose, na forma de longas cadeias de glicogênio), converte substâncias e atua na desintoxicação.

O pâncreas produz o suco pancreático, que é liberado no intestino delgado por meio do ducto pancreático. Esse fluido contém uma variedade de precursores de proteases (enzimas digestivas inativas), amilases (digestão de amido), DNase e RNase (digestão de DNA e RNA, respectivamente), lipases, esterases e íons bicarbonato para neutralizar a acidez do suco gástrico.

O intestino grosso dos mamíferos, que é, geralmente, mais desenvolvido do que em outros vertebrados, é responsável pela reabsorção de água e íons e formação das fezes. A ação de bactérias simbiotes nessa região pode fermentar a celulose e sintetizar vitaminas.

O intestino, assim como qualquer outro órgão do corpo, responde de maneira adaptativa às mudanças ambientais, que é determinada pela qualidade e quantidade do alimento ingerido.

Diversos aspectos da estrutura do intestino podem ser relacionados com sua função. O comprimento do tubo digestivo, por exemplo, está comumente relacionado com a natureza da

dieta. Carnívoros tendem a ter um intestino mais curto e simples, enquanto os herbívoros apresentam um tubo digestivo longo e complexo, com grandes regiões de armazenamento/fermentação. Em algumas aves, podemos observar grandes variações sazonais no comprimento do intestino, associadas à variação na disponibilidade de alimento.

A estrutura do intestino dos animais pode ser comparada através de um índice conhecido como coeficiente de diferenciação do intestino, que consiste na proporção (por peso, área de superfície ou volume) entre o estômago e intestino grosso com relação ao intestino delgado. De modo geral, o índice é baixo (entre 0,1 e 0,4, indicando que o intestino delgado é relativamente grande) em mamíferos carnívoros ou insetívoros e alto (entre 2 e 6, sugerindo que o intestino delgado é relativamente pequeno) em herbívoros.

A taxa de alimentação também é responsável por alterações na dieta. De modo geral, o alimento é mais bem digerido quando é mantido por maior tempo no tubo digestivo, mas a quantidade total de nutrientes absorvidos depende também da taxa de digestão, além de sua eficiência. Desse modo, uma elevada taxa de ingestão pode compensar uma baixa eficiência digestiva.

### **Especialização do sistema digestivo: celulose**

Alguns componentes de dieta podem ser difíceis de digerir e exigem enzimas digestivas especiais e processos digestivos particulares. Por exemplo, os carboidratos vegetais celulose e hemicelulose, o polissacarídeo quitina, as proteínas queratina e colágeno e as ceras lipídicas não podem ser digeridas pela maioria dos animais. Algumas poucas espécies são capazes de digerir essas substâncias, mas, em geral, elas exibem uma organização especializada do sistema digestivo e/ou enzimas especiais.

A celulose (polímero de glicose) é um carboidrato de difícil digestão porque suas subunidades são conectadas por ligações- $\beta$ . De modo geral, os carboidratos presentes nos alimentos são formados por moléculas conectadas por ligações- $\beta$  e, portanto, a grande maioria das carbohidrases observadas nos animais

são ineficientes para quebrar as ligações da celulose. Outro componente resistente à digestão é a hemicelulose, carboidrato complexo formado por grande diversidade de monossacarídeos e outros componentes, como a lignina e taninos, que tornam a celulose e a hemicelulose resistentes à quebra fermentativa por microrganismos. Desse modo, as plantas podem exibir elevadas concentrações de lignina e taninos em sua estrutura como adaptação de defesa contra a herbivoria.

A celulose é hidrolisada por uma enzima denominada de celulase, que ocorre em algumas linhagens de animais. Algumas espécies são capazes de produzir essa enzima, mas, em outros casos, a digestão da celulose é consequência da ocorrência de microrganismos simbiotes, que produzem celulase, presentes no intestino (bactérias e protozoários).

Insetos e vertebrados são capazes de digerir a celulose e o maior nível de especialização relacionada à digestão dessa substância é observado em mamíferos ruminantes (bovinos, ovelhas, cabras, cervos, antílopes, girafas, entre outros). Esses animais exibem um estômago complexo com quatro câmaras. As duas primeiras, o rúmen e o retículo, são, essencialmente, tanques de fermentação. O alimento ingerido é, inicialmente, processado mecanicamente por uma mastigação prolongada e, em seguida, transferida para o rúmen, no qual o processo de fermentação por bactérias e protozoários acontece. Esse material é, então, regurgitado de volta à cavidade oral para uma segunda rodada de processamento mecânico e deglutido novamente, sendo encaminhado ao *omaso* (onde será triturado novamente) e, por fim, ao *abomaso*. Esta última câmara corresponde ao estômago comum dos mamíferos.

A maior vantagem da ruminação é a habilidade em assimilar uma parte da energia do alimento presente na forma de celulose. Além disso, esses animais são capazes de converter amônia e ureia presentes no alimento em proteínas através de vias metabólicas dos microrganismos simbiotes. A amônia e ureia produzidas pelo metabolismo dos ruminantes também podem ser encaminhadas para o estômago para serem convertidas em nutrientes. Além das proteínas, os microrganismos simbiotes são capazes de sintetizar uma variedade de vitaminas.

A maior desvantagem da ruminação é a produção de lipídios como principal produto da digestão, em vez de carboidratos. Portanto, os animais ruminantes não possuem acesso nutricional direto a carboidratos.

### **Especialização do sistema digestivo: quitina, cera e algas**

A quitina é o segundo polissacarídeo mais comum na natureza, superado apenas pela celulose. A quitina pode ser encontrada na parede celular de fungos, no exoesqueleto de artrópodes, moluscos, anelídeos e cnidários. Grande parte dos animais são incapazes de digerir esse carboidrato, mas algumas linhagens de animais produzem a quitinase ou possuem organismos simbiotes que sintetizam essa enzima. Vertebrados insetívoros (peixes, morcegos, alguns lagartos e tartarugas) produzem quitinase em sua mucosa intestinal e pâncreas.

Algumas poucas espécies de animais são capazes de utilizar a cera presente em colmeias de abelhas como fonte de nutrientes. As larvas de algumas mariposas podem digerir a cera pela presença de organismos simbiotes presentes no sistema digestivo. Alguns vertebrados também podem se alimentar de cera de abelha, devido à ocorrência de microrganismos simbiotes associados ao sistema digestivo.

Certas linhagens de invertebrados "cultivam" algas unicelulares e as utilizam como microrganismos simbiotes. As algas produzem nutrientes (especialmente a glicose, por fotossíntese) que são utilizados por cnidários (corais) ou moluscos.

### **Nutrição**

Os nutrientes são elementos químicos ou moléculas importantes para o funcionamento adequado do metabolismo de um organismo. Uma importante parte dos nutrientes possui papel energético (carboidratos e lipídios) e é necessária em grande quantidade. Outros nutrientes têm função estrutural (aminoácidos, alguns lipídios e carboidratos) e são necessários

em pequenas quantidades. Uma terceira categoria de nutrientes agrupa elementos necessários em doses muito baixas, mas que são fundamentais (vitaminas e coenzimas). Por fim, temos os nutrientes inorgânicos, que correspondem a íons variados ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{I}^-$ , etc.).

Há uma diversidade considerável entre os animais com relação às suas necessidades nutricionais para o bom funcionamento fisiológico e pelos nutrientes que podem ser produzidos pelas próprias vias metabólicas do organismo (não essenciais), obtidos por microrganismos simbiotes (essenciais, mas não necessários na dieta) e os que devem ser adquiridos pela alimentação (essenciais).



### Pesquise mais

Os nutrientes são componentes fundamentais para o bom funcionamento do organismo. Saiba mais sobre essas substâncias nos textos disponíveis em: <<http://www.guiadenutricao.com.br/aminoacidos/>> (aminoácidos), <<http://www.guiadenutricao.com.br/lipidios/>> (lipídios) e <<http://www.guiadenutricao.com.br/o-que-sao-nutrientes/>> (vitaminas). Acesso em: 27 jul. 2017.

## Sem medo de errar

Agora que finalizamos nossos estudos sobre a fisiologia da digestão, podemos ajudar o grupo de discussão sobre a fisiologia dos animais. Desta vez, a pergunta é bem simples: quais processos metabólicos estão envolvidos desde a obtenção da glicose até a produção de energia?

A glicose é um monossacarídeo encontrado em outros organismos na natureza, sendo produzido, principalmente, pelos vegetais e algas, através da fotossíntese. De modo geral, a glicose é associada a outros açúcares, formando polissacarídeos complexos, como o amido e o glicogênio.

Os animais obtêm esses carboidratos complexos a partir de outros organismos. A digestão de açúcares se dá no intestino, pela ação de enzimas digestivas, liberando a glicose para absorção através do epitélio intestinal. Esse nutriente é, então, transportado para a corrente sanguínea e levado para todas as células do corpo ao nível dos capilares sanguíneos. Em seguida, a glicose oxidada por vias metabólicas celulares (glicólise, ciclo do ácido cítrico e cadeia respiratória de elétrons), que incluem algumas organelas celulares (mitocôndria) e utilizam o oxigênio (obtido pela respiração) como aceptor final de elétrons. Esses processos metabólicos produzem altas quantidades de energia e gás carbônico (eliminadas pela respiração), que serão utilizadas para a realização das atividades celulares.

## Avançando na prática

### Dieta das proteínas

#### Descrição da situação-problema

Atualmente, podemos observar um aumento no número de pessoas que se preocupam com a aparência e, com isso, aparecem inúmeros métodos que garantem a perda de peso. Muitas desses processos são baseados em conhecimento popular e podem causar danos à saúde. Portanto, recomenda-se consultar um especialista para iniciar um processo de perda de peso.

Um dos métodos mais populares para o controle do peso corporal é baseado no controle da dieta, ou seja, o indivíduo seleciona especificamente os nutrientes que serão ingeridos em cada refeição. Nos últimos anos, a dieta das proteínas se tornou famosa por trazer resultados rápidos. Esse processo consiste na ingestão quase que exclusiva de alimentos com elevado conteúdo proteico, como carnes magras, peixes, ovos e soja. No entanto, uma dieta desbalanceada pode trazer problemas à saúde de seus praticantes.

Quais seriam os possíveis efeitos metabólicos da adoção da dieta das proteínas?

### **Resolução da situação-problema**

As proteínas são importantes nutrientes, sendo fontes de aminoácidos, que são necessários para a produção de enzimas e componentes estruturais no organismo. No entanto, as proteínas são apenas parte dos nutrientes necessários para o bom funcionamento metabólico. Uma dieta balanceada deve contar com proteínas, carboidratos, lipídios e vitaminas. Portanto, a dieta das proteínas deve privar o organismo de outros nutrientes importantes.

Além disso, o metabolismo de proteínas é a principal fonte de excretas nitrogenadas, como amônia/amônio, ureia e ácido úrico, que são tóxicas para o organismo e devem ser eliminadas. Desse modo, a dieta das proteínas produz grandes quantidades destes compostos, podendo sobrecarregar o sistema excretor, além de exigir a ingestão de grandes quantidades de água para a eliminação dessas excretas.

### **Faça valer a pena**

**1.** Os animais são capazes de utilizar uma grande quantidade de materiais como fonte de alimento. Esse fato se reflete na enorme diversidade de estruturas e processos associados ao sistema digestivo, além de variados métodos e estratégias para a captura de alimentos.

Assinale a alternativa correta com relação à diversidade de fontes alimentares utilizadas pelos animais.

- a) A alimentação de suspensão é observada apenas em animais aquáticos.
- b) Uma das principais vantagens da mastigação é o aumento da área de contato do alimento.
- c) A digestão intracelular é exclusiva de organismos unicelulares.
- d) Os animais multicelulares são capazes de digerir alimentos no meio extracelular, mesmo sem possuir um tubo digestivo.

e) Animais que se alimentam de fluidos de outros organismos não apresentam um tubo digestivo.

**2.** Algumas pessoas sofrem com complicações digestivas como consequência da ingestão de leite ou seus derivados, pela incapacidade de digerir a lactose, carboidrato comum nesses alimentos. Essa condição é conhecida como intolerância à lactose, e suas causas são variadas.

A intolerância à lactose é resultante de problemas associados ao funcionamento de qual região do tubo digestivo?

- a) Intestino médio, pela impossibilidade de absorver os nutrientes do alimento.
- b) Intestino anterior, que tem problemas em armazenar o alimento.
- c) Intestino posterior, que perde a capacidade de reabsorver água e íons.
- d) Intestino médio, que não é capaz de realizar a digestão química do alimento.
- e) Intestino anterior, que não realiza a digestão mecânica adequada.

**3.** As enzimas digestivas são hidrolases, ou seja, realizam a quebra dos seus substratos utilizando a água. Deste modo, a digestão química depende de um ambiente aquoso para sua adequada realização. Esse fato torna a digestão de lipídios um processo indireto.

Assinale a alternativa correta com relação à digestão de lipídios.

- a) As lipases são enzimas insolúveis em água.
- b) A digestão de lipídios depende exclusivamente do processamento mecânico.
- c) A degradação de lipídios tem início na boca, com a saliva aumentando sua solubilidade.
- d) Os sais biliares contém lipases que degradam os lipídios.
- e) A digestão de lipídios é possível pela ação da bile, que permite sua solubilização.

# Referências

RANDALL, D.; BURGGREN, W.; FRENCH, K. **Eckert fisiologia animal**: mecanismos e adaptação. 4. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2000.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal**: adaptação e meio ambiente. 4. reedição. São Paulo: Livraria Editora Santos, 2002.













ISBN 978-85-522-0140-3



9 788552 201403 >