

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**EFEITOS DA TEMPERATURA NAS RESPOSTAS CARDIO-
RESPIRATÓRIAS E NA RESPIRAÇÃO AÉREA ACESSÓRIA DE
JEJU, *Hoplerythrinus unitaeniatus* (ERYTHRINIDAE)
ACLIMATADOS A 15, 20, 25 E 30°C E SUBMETIDOS A
VARIAÇÕES DE O₂ AMBIENTAL.**

ROSENIL DIAS DE OLIVEIRA

São Carlos - SP
2003

**EFEITOS DA TEMPERATURA NAS RESPOSTAS CARDIO-
RESPIRATÓRIAS E NA RESPIRAÇÃO AÉREA ACESSÓRIA DE
JEJU, *Hoplerythrinus unitaeniatus* (ERYTHRINIDAE)
ACLIAMATADOS A 15, 20, 25 E 30°C E SUBMETIDOS A
VARIAÇÕES DE O₂ AMBIENTAL.**

ROSENIL DIAS DE OLIVEIRA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências.

ORIENTADOR: Prof. Dr. Francisco Tadeu Rantin

**São Carlos - SP
2003**

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

O48et

Oliveira, Rosenil Dias de.

Efeitos da temperatura nas respostas cardio-respiratórias e na respiração aérea acessória de jeju, *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Erythrinidae) aclimação a 15, 20, 25 e 30°C e submetidos a variações de O₂ ambiental / Rosenil Dias de Oliveira . -- São Carlos : UFSCar, 2003.

76 p.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2003.

1. Teleósteos. 2. Função cardio-respiratória. 3. Temperatura. 4. Respiração aérea. 5. Aclimação. I. Título.

CDD: 597.5 (20^a)

ORIENTADOR:

Prof. Dr.: Francisco Tadeu Rantin

A vida é a arte do encontro.....

.....Acho que é mesmo!

Chego a pensar que, na verdade, todas as nossas atividades são álibis desses encontros.

Na Ciência, por exemplo, colhemos dados, realizamos experimentos, testamos hipóteses na busca das mais diversas respostas e conclusões. Entretanto, nossas teorias, por mais elegantes e sedutoras que pareçam, são transitórias.

Estão sujeitas, mais cedo ou mais tarde, à substituição por outras mais abrangentes e com maior poder de explicação dos fatos. E durante esse período, se não estabelecermos relações pessoais ricas e proveitosas, provavelmente estaremos perdendo uma das melhores oportunidades de investir no que é eterno e verdadeiro nessa jornada.....

Vinícius de Moraes

***"Aos meus adorados pais
A minha amada filha
E aos meus queridos amigos....
.....Dedico este estudo".***

AGRADECIMENTOS

À minha família cuiabana, pai, mãe e irmãos pelo carinho, incentivo e apoio irrestrito, o que fez tornar possível mais esta realização em minha vida;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG/ERN) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) pela oportunidade, convívio acadêmico e dedicação profissional de seus funcionários, em especial a Renata, Roseli e João pela atenção;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa durante a realização deste estudo;

Ao Laboratório de Zoofisiologia e Bioquímica Comparativa do Departamento de Ciências Fisiológicas, pelo suporte e auxílio para a execução dos experimentos laboratoriais;

Ao Prof. Dr. Francisco Tadeu Rantin, pela orientação e principalmente por ter incentivado minha vinda a São Carlos, sua contribuição foi fundamental para o meu crescimento profissional e pessoal, meus sinceros agradecimentos e consideração;

Aos membros da banca examinadora: Dra. Vera Lúcia de Campos Brites, Dr. Luiz Henrique Florindo, Dra. Marisa Narciso Fernandes e Dra. Ana Lúcia Kalinin, pelas valiosas sugestões;

Ao Sr. Nelson Matos, não apenas pelo auxílio e transporte dos animais estudados mas, principalmente pela amizade demonstrada, “peitando” comigo muitas aventuras no Pantanal Matogrossense;

Ao tecnólogo José Roberto Sanches (DCF-UFSCar), pela amizade e valorosa contribuição no decorrer dos experimentos;

As amizades conquistadas no laboratório durante a fase experimental do projeto, cujo relacionamento extrapola o ambiente de trabalho: Sandro Moron, Cleoni Carvalho e Evandro, Jane e André Lopes, Marise e Vicente, Fábio Castro, Cheila e Fernando, Flávia Rios e Luís, Aurélia Mazon, Luiz Henrique Florindo, Lenise, Guilherme e Karina, Cléo, Inalda e Rogério, Mônica Jones, Eliane Oba, Eliane Monteiro, Jorge Takasusuka, Cássio, Luciano Rivaroli;

Ao Armando Muniz Calouro pelo intenso afeto e companheirismo, itens que foram fundamentais na fase conclusiva deste estudo;

Enfim, meus sinceros agradecimentos a todos que de alguma forma contribuíram para o meu crescimento e aprimoramento não só no campo profissional, mas principalmente no pessoal.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. IMPORTÂNCIA DA TEMPERATURA E DO OXIGÊNIO AMBIENTAL.....	1
1.2. ADAPTAÇÕES RESPIRATÓRIAS EM PEIXES.....	4
1.3. EFEITOS DA TEMPERATURA E HIPÓXIA NOS PROCESSOS FISIOLÓGICOS.....	7
1.4. O JEJU, <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (SPIX, 1829)	10
1.5. OBJETIVOS.....	14
1.6. JUSTIFICATIVA.....	14
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	15
2.1. PROCEDÊNCIA DOS ANIMAIS ESTUDADOS	15
2.2. MANUTENÇÃO E ACLIMATAÇÃO NO LABORATÓRIO.....	15
2.3. PROCEDIMENTOS CIRÚRGICOS.....	16
2.4.DETERMINAÇÃO DOS PARÂMETROS RESPIRATÓRIOS BRANQUIAIS.....	17
2.4.1. Consumo de Oxigênio ($\dot{V}O_2$)	17
2.4.2. Ventilação Branquial (\dot{V}_G)	18
2.4.3. Frequência Respiratória (f_R)	18
2.4.4. Volume Ventilatório (T).....	19
2.4.5. Extração de Oxigênio (O_2).....	19
2.4.6. Cálculo do Q_{10}.....	19
2.5. FREQUÊNCIA CARDÍACA (f_H).....	20
2.6. DETERMINAÇÃO DA FREQUÊNCIA (f_{RA}) E DA DURAÇÃO DA RESPIRAÇÃO AÉREA ACESSÓRIA (T_{RA}).....	20

2.7. ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS.....	20
3. RESULTADOS	27
3.1. RESPOSTAS RESPIRATÓRIAS DE <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> À HIPÓXIA NAS DIFERENTES TEMPERATURAS DE ACLIMATAÇÃO	27
3.1.1. Consumo de Oxigênio ($\dot{V}O_2$) e Tensão Crítica de Oxigênio (PcO_2)..	27
3.1.2. Ventilação Branquial (\dot{V}_G), Freqüência Respiratória (f_R) e Volume Ventilatório (V_T)	31
3.1.3. Extração de O_2 da Corrente Ventilatória (EO_2).....	34
3.1.4. Freqüência Cardíaca (f_H).....	37
3.1.5. Freqüência (f_{RA}) e Tempo (T_{RA}) da Respiração Aérea.....	39
4. DISCUSSÃO	42
4.1. Consumo de Oxigênio ($\dot{V}O_2$) e Tensão Crítica de Oxigênio (PcO_2)	43
4.2. Ventilação Branquial (\dot{V}_G), Freqüência Respiratória (f_R) e Volume Ventilatório (V_T)	50
4.3. Extração de O_2 da Corrente Ventilatória (EO_2).....	52
4.4. Freqüência Cardíaca (f_H).....	53
4.5. Freqüência (f_{RA}) e Tempo (T_{RA}) da Respiração Aérea.....	55
5. CONCLUSÕES.....	59
6.	60

REFERÊNCIAS.....

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** O jeju, *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix, 1829) 13

- Figura 2.** Esquema do sistema de aclimatação utilizado em *H. unitaeniatus*: a) resfriador de líquidos, b) detector de fluxo d'água, c) controlador de temperatura, d) bomba d'água, e) aeração, f) sifão de saída d'água 21

- Figura 3.** Esquema do sistema de aclimatação utilizado em *H. unitaeniatus*: a) controlador de temperatura, b) resistência para aquecimento d'água, d) sifão de saída d'água, e) aeração 22

- Figura 4. A.** Detalhe do respirômetro de fluxo constante utilizado nos experimentos com *H. unitaeniatus*: a) respirômetro; b) entrada d'água; c) saída d'água; d) cânula da boca; e) cânula do opérculo; f) eletrodo cardíaco positivo; g) eletrodo cardíaco negativo. **B.** Detalhe da cânula bucal. **C.** Detalhe do eletrodo implantado nos animais 23

- Figura 5.** Esquema do sistema de respirometria utilizado nos experimentos com *H. unitaeniatus*: a) nitrogênio, b) controlador automático de N₂, c) válvula solenóide, d) resfriador de líquidos, e) detector de fluxo d'água, f) controlador de temperatura, g) analisador de O₂, h) eletrodo de O₂, i) fisiógrafo, j) transdutor de pressão, k) fluxômetro d'água por gravidade, l) caixa de contenção, m) aquecedor d'água, n) respirômetro, o) captação d'água, para) bomba d'água 24

- Figura 6.** Esquema da caixa de contenção utilizado nos experimentos com *H. unitaeniatus*: a) nitrogênio, b) controlador automático de N₂, c) válvula solenóide, d) resfriador de líquidos, e) detector de fluxo d'água, f) controlador de temperatura, g) fisiógrafo, h) caixa de contenção, i) saída d'água, j) aquecedor d'água, k) tela para aterramento elétrico, l) respirômetro, m) cabo do eletrodo, n) captação d'água, o) bomba d'água, p) eletrodo de O₂ 25
- Figura 7.** Esquema do sistema de respiração aérea utilizado em *H. unitaeniatus*: a) nitrogênio, b) controlador de temperatura, c) eletrodo de O₂, d) câmara de contenção, e) bomba de circulação d'água, f) fotocélula, g) sensor elétrico, h) decodificador/amplificador, i) bomba d'água, j) fisiógrafo 26

.....

Figura 8. Relação entre a taxa metabólica ($\dot{V}O_2$) e a tensão de oxigênio da água inspirada ($P_{\text{insp}}O_2$) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação 15, 20, 25 e 30°C. As setas indicam as tensões críticas de O_2 (P_{cO_2}) de $28 \pm 2,0$ (15°C); $33 \pm 0,7$ (20°C); $41 \pm 4,3$ (25°C) e $52 \pm 3,3$ (30°C) mmHg **29**

.....

Figura 9. Relação entre a temperatura de aclimação (°C) e a tensão crítica de oxigênio (P_{cO_2}) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação 15, 20, 25 e 30°C **30**

.....

Figura 10. Relação entre a ventilação branquial (\dot{V}_G) e a tensão de O_2 da água inspirada ($P_{\text{insp}}O_2$) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação: (■) 15°C, (▲) 20°C, (◆) 25°C e (●) 30°C. Os pontos representam valores médios (\pm S.E.M) e os símbolos abertos indicam os valores estatisticamente diferentes ($p < 0,05$) dos valores normóxicos **32**

.....

Figura 11. Relação entre a frequência respiratória (f_R) e a tensão de O_2 da água inspirada ($P_{\text{insp}}O_2$) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação: (■) 15°C, (▲) 20°C, (◆) 25°C e (●) 30°C. Os pontos representam valores médios (\pm S.E.M) e os símbolos abertos indicam os valores estatisticamente diferentes ($p < 0,05$) dos valores normóxicos **33**

.....

Figura 12. Relação entre o volume ventilatório (V_T) e a tensão de O_2 da água inspirada ($P_{\text{insp}}O_2$) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação: (■) 15°C, (▲) 20°C, (◆) 25°C e (●) 30°C. Os pontos representam valores médios (\pm S.E.M) e os símbolos abertos indicam os valores estatisticamente diferentes ($p < 0,05$) dos valores normóxicos **35**

.....

Figura 13. Capacidade de extração de O_2 da corrente ventilatória (EO_2) de

Hoplerythrinus unitaeniatus nas diferentes temperaturas de aclimação em função das reduções graduais na $P_{\text{insp}}\text{O}_2$. Os pontos são médias \pm S.E.M (n=10). Os símbolos abertos representam diferenças significativas ($p<0,05$) em relação aos valores normóxicos 36

Figura 14. Frequência cardíaca (f_{H}) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação em funções das reduções graduais na $P_{\text{insp}}\text{O}_2$. Os pontos são médias \pm S.E.M (n=10). Os símbolos abertos representam diferenças significativas ($p<0,05$) em relação aos valores normóxicos. As setas indicam as P_{cO_2} de $28 \pm 2,0$ mmHg (15°C), $33 \pm 0,7$ mmHg (20°C), $41 \pm 4,3$ mmHg (25°C) e $52 \pm 3,3$ mmHg (30°C) 38

Figura 15. Frequência (f_{RA}) e tempo de utilização (T_{RA}) da respiração aérea acessória de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas temperaturas de 15 e 20°C em funções das reduções graduais na PO_2 inspirada. Os pontos são médias \pm S.E.M (n=10). Os símbolos abertos representam diferenças significativas ($p<0,05$) em relação à normóxia. As setas indicam as tensões críticas de O_2 (P_{cO_2}) de $28 \pm 1,95$ a 15°C e $33 \pm 0,72$ mmHg a 20°C 40

Figura 16. Frequência (f_{RA}) e tempo de utilização (T_{RA}) da respiração aérea acessória de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas temperaturas de 25 e 30°C em funções das reduções graduais na PO_2 inspirada. Os pontos são médias \pm S.E.M (n=10). Os símbolos abertos representam diferenças significativas ($p<0,05$) em relação à normóxia. As setas indicam as tensões críticas de O_2 (P_{cO_2}) de $41 \pm 4,32$ a 25°C e $52 \pm 3,27$ mmHg a 30°C 41

Figura 17. A. Bexiga natatória de *Hoplerythrinus unitaeniatus*; B. Câmara posterior da bexiga natatória; C. Detalhe da vascularização na porção anterior da câmara posterior da bexiga natatória 57

LISTA DE TABELAS

TABELA I. Parâmetros respiratórios de algumas espécies de teleósteos, considerando o peso do animal (g), tipo de respiração, atividade e temperatura dos experimentos sob condições de normóxia ambiental (modificado de SOUZA, 1999)	48
.....	

LISTA DE SÍMBOLOS

- O_2 = Oxigênio dissolvido.
- CO_2 = Dióxido de carbono.
- P_{wO_2} = Pressão parcial de oxigênio da água em milímetros de mercúrio (mmHg).
- P_{eO_2} = Pressão parcial de oxigênio da água que entra no respirômetro em milímetros de mercúrio (mmHg).
- P_{sO_2} = Pressão parcial de oxigênio da água que sai do respirômetro em milímetros de mercúrio (mmHg).
- P_{inspO_2} = Pressão parcial de oxigênio da água inspirada pelo animal no respirômetro em milímetros de mercúrio (mmHg).
- P_{expO_2} = Pressão parcial de oxigênio da água expirada pelo animal no respirômetro em milímetros de mercúrio (mmHg).
- V_R = Fluxo de água que passa através do respirômetro expresso em litro por unidade de tempo (litro.h⁻¹).
- αO_2 = Coeficiente de solubilidade de oxigênio da água em mililitros de oxigênio por unidade de volume por milímetros de mercúrio (mlO₂.l⁻¹.mmHg⁻¹).
- $\dot{V}O_2$ = Consumo de oxigênio ou taxa metabólica do animal expresso em mililitros de oxigênio por unidade de peso por unidade de tempo (mlO₂.kg⁻¹.h⁻¹).
- \dot{V}_G = Ventilação branquial expressa em mililitros de água por unidade de peso por unidade de tempo (mlH₂O.kg⁻¹.min⁻¹).
- P_{cO_2} = Tensão crítica de oxigênio.
- f_R = Frequência respiratória expressa em ciclos de respiratórios por unidade de tempo (resp.min⁻¹).
- V_T = Volume ventilatório expresso em mililitros de água por unidade de peso pela frequência de respiração (mlH₂O.kg⁻¹.resp.min⁻¹).
- EO_2 = Porcentagem de extração de oxigênio pelo animal (%).
- Wt = Peso do animal (kg).
- f_H = Frequência cardíaca expressa em batimentos cardíacos por unidade de tempo

(bpm.).

Q₁₀ = Representa o fator de uma variável a cada 10°C.

K₁ e K₂ = Valores inicial e final do parâmetro analisado.

T₁ e T₂ = Temperatura inicial e final do parâmetro analisado.

f_{RA} = Frequência de respiração aérea expressa pelo número de eventos por unidade de tempo (eventos.min⁻¹).

T_{RA} = Tempo de respiração aérea expresso pela unidade de tempo (s).

S.E.M = Desvio padrão da média.

pH = Pontes de hidrogênio (prótons H⁺).

RESUMO

Peixes de água doce tropical vivem em ambientes de altas temperaturas e baixas concentrações de O_2 . Isto resultou, ao longo do processo evolutivo, na necessidade da tomada do ar atmosférico em várias espécies de peixes, a fim de compensar seus requerimentos metabólicos, o que requereu modificações anatômicas, fisiológicas e bioquímicas. Estudos sobre o efeito da hipóxia e da variação da temperatura ambiental nos peixes devem envolver o conhecimento dos mecanismos de compensação cardio-respiratória. Assim, o objetivo deste estudo foi determinar as respostas cardio-respiratórias e da respiração aérea de jeju (*Hoplerythrinus unitaeniatus*), que utiliza a bexiga natatória como órgão acessório de troca gasosa, após período de aclimação nas temperaturas de 15, 20, 25 e 30°C e submetido à hipóxia gradual. As medidas do consumo de O_2 ($\dot{V}O_2$), ventilação branquial (\dot{V}_G), frequência respiratória (f_R), volume ventilatório (V_T) e extração de O_2 da corrente ventilatória (EO_2) foram obtidas de exemplares de jeju ($Wt = 209,7 \pm 5$ g) por meio de respirometria de fluxo constante. A frequência (f_{RA}) e o tempo da respiração aérea (T_{RA}) também foram determinados utilizando-se de uma câmara especialmente desenvolvida para esta finalidade. Independentemente da temperatura de aclimação, *H. unitaeniatus* comportou-se como um oxi-regulador, mantendo uma $\dot{V}O_2$ constante por amplos intervalos de reduções de O_2 até atingir a tensão crítica de O_2 (PcO_2). Nas diferentes temperaturas a $\dot{V}O_2$ foi de $47 \pm 0,8$ ml O_2 .kg $^{-1}$ h $^{-1}$ a 15°C, $82 \pm 0,3$ ml O_2 .kg $^{-1}$ h $^{-1}$ a 20°C, $104 \pm 2,6$ ml O_2 .kg $^{-1}$ h $^{-1}$ a 25°C e 112 ml O_2 .kg $^{-1}$ h $^{-1}$ a 30°C. As PcO_2 nas respectivas temperaturas foram de 28, 33, 41 e 52 mmHg. A redução crescente das PcO_2 mostrou que esta espécie apresenta uma compensação parcial ou do tipo 3 aos aumentos crescentes na temperaturas de aclimação. O jeju aumentou a \dot{V}_G em resposta à hipóxia gradual valendo-se de maiores incrementos no V_T do que na f_R . Entretanto, este tipo de compensação não foi suficiente para manter uma constante EO_2 , a qual decresceu gradualmente em função da hipóxia. A f_H a 25 e 30°C foi significativamente mais elevada do que a 15 e 20°C. A bradicardia hipóxica só foi registrada nas temperaturas de 25 e 30°C e somente ocorreu em tensão abaixo das respectivas PcO_2 . As PcO_2 foram o limiar para o início da respiração aérea acessória em todas as temperaturas estudadas. Os aumentos na f_{RA} , assim como da T_{RA} foram inversamente proporcionais às reduções da PO_2 da água e diretamente proporcionais às temperaturas de aclimação.

Palavras-chave: Temperatura, Aclimação, Consumo de O_2 , Ventilação branquial, Frequência respiratória, Volume ventilatório, Extração de O_2 , Função cardio-respiratória, Respiração aérea, *Hoplerythrinus unitaeniatus*.

ABSTRACT

Tropical fish generally inhabit environments with high temperatures and low dissolved oxygen. Along the evolutionary process several species developed mechanisms of air-breathing in order to compensate the oxygen demands caused by the aquatic hypoxia. These mechanisms required anatomical, physiological and biochemical adaptations. Studies on the effects of hypoxia and temperature changes on fish involve the comprehension of the cardio-respiratory mechanisms of compensation. The present study was addressed to determine the cardio-respiratory and air-breathing responses of jeju, *Hoplerythrinus unitaeniatus*, which utilize the swimming bladder as an organ for accessory respiration in the air, submitted to gradual hypoxia after acclimation to 15, 20, 25 and 30°C. The oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), gill ventilation (\dot{V}_G) breathing frequency (f_R), ventilation volume (V_T) and the O₂ extraction from the ventilatory current (EO₂) were obtained for specimens of jeju (Wt = 209,7 ± 5 g) by flow-trough respirometry. The air-breathing frequency (f_{RA}) and time spent in air-breathing (T_{RA}) were determined by means of an experimental chamber specially constructed for this purpose. Independently of the acclimation temperature, jeju responded to hypoxia as an oxy-regulator, *i. e.*, the species was able to keep constant $\dot{V}O_2$ in response to graded hypoxia until reach a critical oxygen tension (PcO₂). The mean $\dot{V}O_2$ values at each acclimation temperature, before reaching the PcO₂, were: 47 ± 0,8 mlO₂.kg⁻¹.h⁻¹ (15°C), 82 ± 0,3 mlO₂.kg⁻¹.h⁻¹ (20°C), 104 ± 2,6 mlO₂.kg⁻¹.h⁻¹ (25°C) and 112 mlO₂.kg⁻¹.h⁻¹ (30°C). The PcO₂ for each acclimation temperature were 28, 33, 41 e 52 mmHg, respectively. The increased reductions on PcO₂ as acclimation temperatures rose from 15 to 30°C showed that this species presents partial compensation (or type 3 compensation) to temperature increases. Jeju increased the \dot{V}_G to compensate the graded hypoxia due to higher increments on V_T than in f_R . This kind of compensation, however, was not enough to keep a constant EO₂, which decreased gradually in response to graded hypoxia in all acclimation temperature. At 25 and 30°C the f_H were significantly higher than at 15 and 20°C. Hypoxic bradycardia was not recorded at 15 and 20°C and at 25 and 30°C it only occurred below the PcO₂. The different PcO₂ were also the threshold for the development of accessory air-breathing in all acclimation temperatures. Increases in both f_{RA} and T_{RA} were inversely proportional to the water PO₂ reductions and directly proportional to the acclimation temperature.

Key words: Temperature, Acclimation, Oxygen uptake, Gill ventilation, Breathing frequency, Ventilation volume, O₂ extraction, Function cardio-respiratory, Air-breathing, *Hoplerythrinus unitaeniatus*.

1. INTRODUÇÃO

1.1. IMPORTÂNCIA DA TEMPERATURA E DO OXIGÊNIO AMBIENTAL.

Os ambientes aquáticos tropicais, especialmente os de água doce, são excepcionalmente diversificados no que diz respeito às propriedades físicas e químicas. São, portanto, tipicamente instáveis e caracterizados por marcantes flutuações naturais nas suas propriedades, tais como pH, oxigênio, dióxido de carbono, íons dissolvidos e temperatura (PERRY & LAURENT, 1993). Dentre os fatores abióticos citados, a temperatura e o oxigênio são os mais estudados (LAGERSPETZ, 1974), pois estão sujeitos a alterações tanto naturais como de origem antropogênica e interferem na sobrevivência dos animais aquáticos.

A temperatura pode influenciar consideravelmente a vida de um organismo ectotérmico, a ponto de determinar o seu nicho ecológico (COSSINS & BOWLER, 1987). Ela pode interferir na atividade reprodutiva e alimentar dos animais, na integridade estrutural, funcional e bioquímica, além de potencializar o efeito negativo de agentes tóxicos ou, ainda, interagir com outros fatores abióticos (BRETT, 1959).

A concentração de oxigênio no meio é outra variável ecológica fundamental para os organismos aquáticos, pois está diretamente ligada à obtenção de energia necessária aos processos biológicos essenciais. Pode ser também um fator condicionante da distribuição espacial e temporal da ictiofauna e, se associado à temperatura, tornam-se fatores determinantes à sobrevivência da fauna existente (HOCHACHKA, 1980; ELLIS et al., 1989).

A elevação da temperatura no meio aquático pode reduzir sua viscosidade e também a solubilidade do oxigênio. Embora favoreça a taxa de difusão com a atmosfera, a capacidade da água em reter as moléculas de oxigênio fica diminuída. A presença de materiais oxidáveis também pode contribuir para a diminuição do oxigênio dissolvido. A elevação da temperatura também aumenta a demanda de O₂ pelos processos respiratórios dos organismos aquáticos, contribuindo para a redução deste gás no ambiente (HUGHES & ROBERTS, 1970; SCHURMANN & STEFFENSEN, 1992).

A natureza do ecossistema aquático e sua relação com os organismos podem alterar ou mesmo definir muitas das propriedades qualitativas do ecossistema. Alterações no nível da água provocam variações na transparência, no pH, na condutividade elétrica, no material em suspensão e na concentração dos nutrientes, assim como na quantidade de clorofila “a” e “feofitina” em diversos corpos d’água (DA SILVA, 1990). A radiação solar, a precipitação pluviométrica, o ciclo anual dos ventos são também importantes fatores para a mistura vertical das colunas d’água, particularmente nas regiões onde as mudanças sazonais de temperatura são pequenas e insuficientes para produzir a circulação (PAYNE, 1986). Essas alterações estão, em geral, associadas a variações da solubilidade do O₂ do meio.

Devido à menor capacidade de armazenamento de calor, ecossistemas aquáticos rasos tendem a apresentar valores máximos e mínimos de temperatura mais acentuados do que aqueles mais profundos. Nesses ambientes a estratificação térmica não persiste, pois a turbulência induzida pelo vento tende a misturar por convecção as camadas de toda a coluna d’água. A profundidade, a dimensão do lago ou do rio, a velocidade do curso d’água, o grau de turbidez, dentre outros fatores, podem influenciar a temperatura do meio aquático. Portanto, a interação entre os fatores climatológicos, morfométricos e toda a fauna existente, determinam o regime térmico preponderante nos diferentes corpos d’água (TALLING, 1992).

A existência de gradientes térmicos pode contribuir para o deslocamento e migração da ictiofauna, sendo considerada como fator responsável pela orientação de larvas. Deve-se considerar, também, que os peixes apresentam tolerâncias e preferências térmicas específicas, conforme ressaltado por BRETT (1970).

Segundo VAZZOLER (1992), metade das espécies de teleósteos da Bacia do Alto Paraná inicia sua reprodução quando a temperatura, que varia consideravelmente de 15°C a 30°C, atinge valores elevados, em torno de 29°C. SEVERI (1997) realizou estudos ecológicos do ictioplâncton em rios, baías e ambientes inundáveis no Pantanal de Barão de Melgaço (MT) e verificou que a temperatura média nesses corpos d’água variou entre 23,4 e 35,3°C. Nesta região, o autor observou um padrão tipicamente sazonal de variação térmica que é influenciado pelo regime térmico regional, caracterizado por inverno seco e verão úmido. Desta forma, temperaturas mais elevadas

foram registradas nos períodos de chuva e enchente e as mais baixas nos períodos finais de vazante e secas.

Com relação à concentração de oxigênio dissolvido, a principal causa de sua redução é a introdução de matéria orgânica em decomposição (oxidação), atividades fotossintéticas e de respiração, que podem ser maiores do que as de suprimento de oxigênio, ocasionando um declínio na concentração desse gás na água (hipóxia ambiental). Estes fatos afetam toda a biota e são responsáveis por inúmeros processos químicos que ocorrem nos ambientes (WETZEL, 1975). A variação desse gás pode ser tanto sazonal quanto geográfica e se torna fator ainda mais limitante para os organismos aquáticos devido à formação de gases nocivos, como o gás sulfídrico e/ou metano, produzidos sobre condições anaeróbicas (ESTEVES, 1988). Neste caso pode ocorrer mortandade de muitos organismos, notadamente de peixes, mesmo em lagos totalmente livres de poluição, como acontece na Amazônia e no Pantanal, fenômeno este conhecido localmente por “friagem” e “dequada”, respectivamente. Durante a “friagem” o ambiente sofre uma queda de cerca de 20°C na temperatura da água e na concentração de oxigênio dissolvido, que pode chegar a menos de 10% de saturação. Na “dequada”, HAMILTON et al. (1998) registraram uma depressão no oxigênio dissolvido (de 246 para menos que 1 μM) concomitantemente com um aumento na concentração de dióxido de carbono (de 314 para 430 μM) e observaram muitos peixes “engolindo” ar na superfície da água durante este evento.

SAINT-PAUL & BERNARDINO (1988) verificaram que em condições de cultivo extensivo ou semi-intensivo também podem ocorrer flutuações nos níveis de oxigênio dissolvido que vão desde a supersaturação diurna (100%) até a hipóxia noturna (em torno de 5%).

Medidas do oxigênio dissolvido fornecem valiosas informações sobre as reações biológicas e bioquímicas que ocorrem na água. Podem indicar modificações nos fatores ambientais que afetam a vida aquática bem como indicar a capacidade de um corpo d'água em receber matéria orgânica sem comprometer sua qualidade (LUCAS et al., 1988).

1.2. ADAPTAÇÕES RESPIRATÓRIAS EM PEIXES.

Os peixes estão constantemente sujeitos a modificações no ambiente aquático. A temperatura, a concentração de oxigênio dissolvido, as substâncias tóxicas provenientes ou não da ação antropogênica, a luminosidade, a pressão hidrostática, o desequilíbrio do pH, a concentração osmótica, dentre outros, estão sempre influenciando, direta ou indiretamente, as atividades fisiológicas dos animais aquáticos. Estas modificações, dificilmente enfrentadas pelos animais terrestres, ocasionam um estresse considerável nos organismos aquáticos, podendo reduzir sua habilidade em manter o equilíbrio com o meio (homeostase). Assim, os estudos das adaptações desses animais ao ambiente tornam-se imprescindíveis (SHAKLEE et al., 1977; HOCHACHKA & SOMERO, 1984; JENSEN et al., 1993).

Neste contexto, a capacidade dos peixes em ocupar um determinado ambiente está diretamente relacionada à sua capacidade de adaptação às variações dos fatores abióticos. O estudo dos aspectos adaptativos das espécies em diferentes ambientes passa, necessariamente, pelo conhecimento dos mecanismos fisiológicos, bioquímicos e moleculares que são, de fato, a causa das respostas adaptativas (GEE et al., 1978; HOCHACHKA, 1994).

A adaptação é um dos mais importantes conceitos da Biologia moderna, unindo muitas áreas de estudo. Em termos gerais, a adaptação permite ao organismo a manutenção da atividade fisiológica e sua sobrevivência quando o ambiente é alterado em um ou mais fatores (FRY, 1971; ALMEIDA-VAL & VAL, 1990). Em termos metabólicos, esse conceito requer que tanto a direção como as taxas das reações metabólicas sejam adaptativamente reguláveis (HOCHACHKA & SOMERO, 1984).

As adaptações ambientais ocorrem em diversos níveis biológicos tais como comportamentais, anatômicas, fisiológicas e bioquímicas (BRAWN & JUNK, 1982; HOCHACHKA et al., 1978; VAL, 1993). Uma vez que o organismo é um agregado de átomos e moléculas, a ocorrência de modificações no ambiente envolve algum tipo de alteração bioquímica. Apesar disso, o termo “adaptação bioquímica” é reservado às modificações que ocorrem em nível metabólico, não aparente macroscopicamente, e que alteram as funções metabólicas normais (HOCHACHKA, 1994).

Peixes migradores, muitas vezes deparam-se com certos micro-ambientes com temperaturas totalmente variáveis num curto período de tempo, quer desenvolvendo suas atividades de forrageamento ou desova, quer vivendo em águas rasas ou recebendo águas de reservatórios ou descargas de poluentes térmicos (BLACK et al., 1991). Outros passam determinados períodos do ano confinados, durante semanas ou meses, em lagoas marginais com águas hipóxicas e hipercapnias. Tais organismos encontram-se constantemente sujeitos a alterações agudas súbitas ou intermitentes da temperatura e/ou do oxigênio. Vivendo nestes ecossistemas, os organismos aquáticos adquiriram, ao longo do processo evolutivo, adaptações que garantiram a eles a sobrevivência em condições ambientais inóspitas (VAL, 1996).

Do ponto de vista ecofisiológico, a adaptação respiratória de maior sucesso seria uma capacidade de troca gasosa com o meio dentro de amplos intervalos hipóxicos. Quando a tensão de oxigênio da água cai abruptamente, a manutenção da transferência de oxigênio pela compensação fisiológica deve ser acionada, o que requer um alto custo energético. Assim, em determinadas espécies a respiração aérea pode ser adotada e o oxigênio pode ser obtido diretamente do ar atmosférico, numa proporção que seja metabolicamente suficiente (KRAMER, 1983). Os peixes com esta capacidade são conhecidos como respiradores aéreos facultativos ou acessórios, e geralmente conseguem satisfazer as exigências aeróbicas na água ou através da respiração aérea (BICUDO & JOHANSEN, 1979). Quanto ao meio em que os peixes podem obter o oxigênio as espécies podem ser classificadas como: de respiração exclusivamente aquática; de respiração aérea obrigatória e de respiração aérea facultativa ou acessória. Tal classificação corresponde aos mecanismos de respiração unimodal aquática, unimodal aérea e bimodal aérea e aquática (KRAMER, 1983).

Nos peixes de respiração exclusivamente aquática, as brânquias constituem o órgão principal responsável pela captação de O_2 do meio, com a respiração cutânea podendo servir como complemento de uma respiração branquial insuficiente sob condições de hipóxia, ou auxiliar na redução da atividade ventilatória e do custo metabólico (NONNOTTE & KIRSCH, 1978; KALININ et al., 1999).

Estudos sobre exposições de organismos aquáticos às condições hipóxicas, mostram que freqüentemente ocorrem adaptações morfológicas e/ou fisiológicas

visando uma melhor utilização do O₂ disponível. Dentre os exemplos conhecidos de adaptações morfológicas podem ser citados a extensão dermal reversível apresentada por *Colossoma macropomum*, que utiliza o fino filme da água de superfície que é melhor oxigenada, para tanto apresentam características morfológicas como boca inclinada para cima e flutuabilidade positiva (RANTIN et al., 1998, SUNDIN et al., 2000). Em peixes de respiração aérea, facultativa ou obrigatória, os órgãos respiratórios podem ser derivados do trato alimentar como a cavidade bucal em *Electrophorus* e *Symbranchus*; o estômago cheio de ar em loricariídeos como *Hypostomus* e *Pterygoplichthys*; o intestino em calictídeos como *Callichthys* e *Hoplosternum* ou podem apresentar modificações na bexiga natatória (vascularização), como em *Hoplerythrinus* e *Piabucina* (CARTER & BEADLE, 1931; LOWE-McCONNELL, 1987).

As modificações desses órgãos indicam que a respiração aérea desenvolveu-se independentemente em várias famílias de teleósteos tropicais. Portanto, são adaptações espécie-específicas (JOHANSEN, 1970; VAL & ALMEIDA-VAL, 1995; GRAHAM, 1997).

A respiração aérea é uma adaptação bastante comum em espécies que habitam estuários e águas doces tropicais. Cerca de 12 famílias da região amazônica possuem representantes com respiração aérea acessória, principalmente aquelas espécies que vivem em lagos de várzea, cuja concentração de O₂, em geral, é muito baixa durante quase todo o ano (JUNK et al., 1983). Os peixes podem responder comportamentalmente às variações da temperatura ou às variações nas concentrações de O₂. Podem nadar para áreas com maior disponibilidade de O₂ ou temperatura mais adequada, situar-se na coluna d'água onde lhes for metabolicamente mais conveniente ou utilizar-se de algum tipo de respiração acessória. Quando isso não é possível, a estratégia utilizada parece a de desencadear respostas fisiológicas e bioquímicas a fim de compensar tais efeitos.

Segundo GRAHAM & FARRELL (1990), o processo referente às modificações nos parâmetros fisiológicos e bioquímicos de um organismo, devido às mudanças no seu ecossistema, é chamado de “aclimatização”. Entretanto, mudanças fisiológicas específicas, desenvolvidas em condições laboratoriais são denominadas “aclimatação”.

1.3. EFEITOS DA TEMPERATURA E HIPÓXIA NOS PROCESSOS FISIOLÓGICOS.

A temperatura é um dos parâmetros mais discutidos com relação à adaptação bioquímica, pois é o fator físico que mais afeta a sobrevivência, distribuição e metabolismo dos organismos ectotérmicos, interferindo em aspectos da biologia, integridade estrutural, funcional e bioquímica dos peixes na sua totalidade (BRETT, 1959; PROSSER, 1973). Em geral, a taxa de reações químicas e biológicas dobra quando há um aumento de 10°C na temperatura. Isso faz com que os organismos utilizem duas vezes mais oxigênio dissolvido a cada elevação de 10°C na temperatura e que, por exemplo, as reações químicas se processem duas vezes mais rápido à 30°C do que a 20°C (JONES, 1971), o que acarreta em mudanças na taxa metabólica do animal, também conhecido como Q_{10} .

Os peixes, como os demais ectotérmicos, têm uma capacidade limitada em manter sua temperatura corpórea, o que os tornam altamente suscetíveis às mudanças na temperatura do meio (MWANGANGI & MUTUNGI, 1994). Sua temperatura corpórea mostra-se próxima a do ambiente, com uma diferença de 0,5 à 1°C da temperatura da água. Tal equilíbrio ou ausência de gradientes entre o sangue e a temperatura da água é devido à difusão térmica no momento das trocas gasosas ser mais rápida que a molecular (HAZEL & PROSSER, 1974 e RANDALL, 1970). Entretanto, todos os organismos possuem alguma capacidade de ajustar-se às mudanças na temperatura ambiente.

O sistema nervoso central, através de seus nervos ou componente endócrinos, deve ter um papel importante no aumento da resistência térmica (FAHMY, 1972). Através de termorreceptores periféricos, os peixes sentem rapidamente as mudanças na temperatura da água e são capazes de realizar ajustes na sua taxa de troca gasosa, aos quais precedem mudanças na temperatura global do animal (CRAWSHAW, 1979).

A regulação comportamental da temperatura corpórea, segundo HOCHACHKA & SOMERO (1984), é muito importante para os organismos ectotérmicos, principalmente durante flutuações ambientais de curto prazo, como ocorre em ciclos diurnos. Alterações térmicas sazonais geralmente requerem muito mais do que uma

regulação térmica comportamental. Tais mudanças proporcionam maior tempo para adequações ou modificações nos sistemas bioquímicos do animal.

Alguns ectotérmicos aquáticos são capazes de viver com sucesso quando transferidos de uma temperatura para outra, exibindo adaptações fisiológicas e bioquímicas que mantêm as funções vitais relativamente constantes nos diferentes ambientes térmicos, sendo tal fenômeno homeostático classificado por BULLOCK (1955) como "temperatura de compensação metabólica". Dependendo do tempo em que ela ocorre pode ser chamada de: compensação imediata, compensação após período de aclimatização (ou aclimatação) e compensação após um espaço de tempo evolutivo. Nessas categorias podem estar envolvidas mudanças nas características comportamentais, fisiológicas, genéticas e biogeográficas das espécies (HOCHACHKA & SOMERO, 1984; JENSEN et al., 1993).

PRECHT et al. (1973) distinguiram 2 tipos básicos de adaptação à temperatura: as que incluem adaptações para viabilizar a sobrevivência dos organismos expostos a temperaturas extremas e as adaptações das atividades metabólicas medidas em uma ampla faixa de temperatura, denominados de resistência adaptativa e capacidade de adaptação, respectivamente. A expressão "capacidade de adaptação" é designada para animais cujas atividades metabólicas e locomotoras alteram-se com o aumento ou diminuição da temperatura. Assim, PRECHT et al. (1973) classificaram 5 tipos de padrões (curvas) da capacidade de adaptação de uma espécie, que é dada pela linha resultante entre uma aclimatação e outra: supercompensação ou do tipo I, ocorre quando o valor de um parâmetro, após aclimatação apresenta-se superior ao valor inicial antes da aclimatação; compensação completa ou do tipo II, ocorre quando a atividade inicial é restabelecida após processo de aclimatação térmica; compensação parcial ou do tipo III, quando a atividade inicial não é completamente restaurada após a aclimatação; sem compensação ou do tipo IV, quando continua a consumir o O_2 a uma mesma taxa metabólica e compensação inversa ou tipo V, quando há uma alteração inversa ao esperado após aclimatação.

Com relação à disponibilidade de O_2 do meio, os peixes também acionam mecanismos homeostáticos respiratórios quando percebem uma diminuição na sua concentração. Tais mecanismos os tornam capacitados a manter o gradiente de transporte

de oxigênio da superfície funcional respiratória até o meio celular, mais especificamente à mitocôndria, conservando o fator de transferência de oxigênio do meio para os tecidos (RANTIN & MARINS, 1984).

Em geral a primeira reação fisiológica que os teleósteos apresentam em resposta à hipóxia ambiental é o aumento da ventilação branquial (\dot{V}_G). Estas respostas ventilatórias desempenham um papel fundamental para os peixes que habitam ambientes tropicais e depende da concentração deste gás (GLASS, 1992). Os peixes podem apresentar uma elevação na frequência respiratória (f_R) e/ou no volume ventilatório (V_T) (LOMHOLT & JOHANSEN, 1979; RANDALL, 1982; SMITH & JONES, 1982). O aumento na \dot{V}_G é frequentemente decorrente de um maior incremento no V_T do que na f_R . Segundo RANTIN et al. (1992), tal mecanismo requer um menor custo metabólico para a \dot{V}_G . Entretanto, o inverso também já foi registrado para outras espécies, como pacu *Piaractus mesopotamicus* (AGUIAR et al., 2002). A capacidade de acionar esses mecanismos está condicionada ao consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) de cada espécie, em resposta a diferentes tensões de O_2 do meio.

HUGHES & SHELTON (1962) também observaram um aumento na amplitude dos batimentos operculares e/ou da frequência respiratória, de modo a aumentar o volume e fluxo da água que passa sobre as brânquias. Este mecanismo é efetivo apenas até que o custo da energia para a ventilação das brânquias seja maior do que os benefícios derivados dela. A partir deste ponto, a ventilação branquial pode ser reduzida, assumindo valores baixos, o que compromete os mecanismos homeostáticos de resposta a hipóxia (HOCHACHKA, 1980). A relação custo/benefício desse aumento da ventilação branquial ainda tem sido muito pouco estudada.

Além disso, segundo FERNANDES & RANTIN (1989) os peixes expostos à hipóxia promovem ajustes cardíacos (bradicardia hipóxica), vasculares e bioquímicos para manter a transferência do O_2 do ambiente até os tecidos (cascata de O_2) onde este gás é utilizado nos processos metabólicos aeróbios.

O sucesso ecológico de uma dada espécie depende, particularmente, de sua capacidade em detectar as mudanças nos níveis de O_2 ambiental e demais fatores, efetuando ajustes rápidos e apropriados nas atividades cardio-respiratórias (FRITSCHÉ

& NILSSON, 1993). Estes ajustes são o resultado do processamento central de uma ampla variedade de “inputs” sensoriais originados em diferentes grupos de receptores, incluindo os quimiorreceptores que monitoram as tensões de gases externos (água) e internos (sangue), assim como o equilíbrio ácido-base.

Adaptações fisiológicas, muitas vezes complexas, são necessárias aos organismos, pois permitem regular precisamente sua atividade metabólica, tornando-os menos vulneráveis às alterações das condições ambientais. Portanto, deve ser considerado não só a questão imediata, que surge dos resultados observados frente às variações térmicas, mas também a capacidade que o organismo possa apresentar em uma direção adaptativa, tornando-o capaz de sobreviver em condições que podem ser deletéricas a outros organismos.

1.4. O JEJU, *Hoplerythrinus unitaeniatus* (SPIX, 1829).

Hoplerythrinus unitaeniatus (Fig. 1), vulgarmente conhecido por “jeju” (Pantanal Mato-grossense), “jiju” (Amazonas) “lu” (Piauí), “traíra” e “traíra-pixuma” (SMITH, 1979, SANTOS, 1981; NOMURA, 1984) é a única espécie citada para este gênero. É uma espécie muito ativa, de crescimento rápido, que ocorre em áreas de inundação temporária. Indivíduos jovens de jeju vivem em pequenos cardumes de pouco mais de uma dúzia de indivíduos, alimentando-se de material alóctone. Costumam se mover correnteza abaixo com a queda do nível da água (LOWE-McCONNELL, 1987).

Erythrinidae é uma família pequena e talvez a mais antiga dos Cypriniformes, atualmente dentro da ordem dos Characiformes, tendo aparecido, provavelmente, no Cretáceo Superior e comprovadamente originada na água doce (GODOY, 1975). É composta de três gêneros na América do Sul: *Erythrinus* Scopoli, 1777; *Hoplias* Gill, 1903 e *Hoplerythrinus* Gill, 1895 (GODOY, 1975), todos de hábito carnívoro. Enquanto *Hoplias* apresenta respiração aquática, os dois outros gêneros possuem respiração aérea facultativa ou acessória.

Segundo a sistemática de LAUER & LIEM (1983, em BRITSKI et al., 1999) o jeju enquadra-se nas seguintes categorias taxonômicas:

Superordem: Ostariophysi

Série: Otophysi

Ordem: Characiformes

Família: Erythrinidae

Gênero: *Hoplerythrinus*

Espécie: *H. unitaeniatus*

A distribuição geográfica do gênero *Hoplerythrinus* abrange o Peru, Bolívia, Venezuela, Guiana, Paraguai, Regiões Setentrionais, Nordeste do Brasil e Rio Iguaçu (AZEVEDO & GOMES, 1943; FOWLER et al., 1950 e GODOY, 1979).

H. unitaeniatus não apresenta nadadeira adiposa e pode alcançar um comprimento de 30 cm. Ocorre preferencialmente em ambientes lânticos e áreas alagáveis onde os fatores abióticos como temperatura, O₂ dissolvido, pH, concentração de íons e CO₂ na água variam consideravelmente (KRAMER, 1987).

Há relativamente poucos estudos realizados com jeju. O primeiro estudioso a observar o comportamento de respiração aérea desse eritrinídeo foi JOBERT em 1878 (GRAHAM, 1997). Mais tarde, os clássicos trabalhos de CARTER & BEADLE (1931) e WILLMER (1934), mostravam claramente que *H. unitaeniatus* respirava em águas com baixo teor de O₂, suportando águas estagnadas durante a época de seca. LÜLING (1964, em GRAHAM, 1997) foi quem observou *H. unitaeniatus* no ambiente natural e o seu comportamento de respiração bimodal e já sugeria a possibilidade de existir um órgão respirador suplementar auxiliando-os nos períodos de estiagem. Este órgão foi confirmado como sendo a bexiga natatória em estudos sobre a respiração aérea realizados por WEIBEZAHN (1967).

A maioria dos estudos realizados com esta espécie ocorreu durante a Expedição Alpha Helix ao longo dos rios Amazonas, Solimões e Negro. CAMERON & WOOD (1978) estudaram a função renal e a regulação ácido-base de *Hoplerythrinus unitaeniatus* e *Hoplias malabaricus*; FARRELL (1978) associou os eventos

cardiovasculares com a respiração aérea em *H. unitaeniatus* e *Arapaima gigas* e estudando estas duas espécies, FARRELL & RANDALL (1978) analisaram os mecanismos da respiração aérea em espécimes da Amazônica. Pesquisas com *H. unitaeniatus* também foram realizadas por RANDALL et al. (1978) que estudaram o processo de excreção do dióxido de carbono, por STEVENS & HOLETON (1978) que determinaram a porção do O₂ consumido do meio aquático e aéreo, por SMITH & GANNON (1978) que perfundiram os arcos branquiais e por RIGGS et al. (1978) que estudaram as propriedades funcionais da hemoglobina.

Estudos sobre a variação cariotípica de *H. unitaeniatus* foram realizados por GIULIANO-CAETANO & BERTOLLO (1984; 1988), enquanto FERNANDES et al. (1984; 1994) estudaram as dimensões da aérea branquial desse eritrínideo. Os autores verificaram que esta espécie apresenta filamentos branquiais curtos e poucas lamelas secundárias por filamento, resultando numa reduzida área branquial, o que é uma característica de peixes de respiração aérea acessória. A bexiga natatória, que é ricamente vascularizada, foi estudada por MORON et al. (1994), MORON & FERNANDES (1996), FERNANDES & MORON (1996) e MATTIAS et al. (1996). A capacidade de extração do oxigênio do meio aéreo por esta espécie sob condições hipóxicas foi verificada por CHAVES (1992).

Assim, embora a mecânica da ventilação de sua bexiga natatória tenha sido estabelecida por KRAMER (1978) e o controle da respiração aquática e aérea acessória revisado por GRAHAM (1997), vários aspectos de suas respostas cardio-respiratórias à hipóxia e o limiar de sua respiração aérea ainda precisam ser elucidadas.

A relação entre a temperatura ambiental, hipóxia e a respiração bimodal de peixes de respiração aérea têm sido estudadas para poucas espécies (JOHANSEN, 1970; SMATRESK & CAMERON, 1982). O presente estudo visa contribuir com informações adicionais sobre efeito de ambos os fatores, temperatura e tensão de O₂, nas respostas ventilatórias de *H. unitaeniatus*.



Figura 1. O jeju, *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix, 1829)

Foto: Moron, S.E

1.5. OBJETIVOS:

O presente trabalho teve por objetivos:

- a) Verificar as alterações na taxa metabólica ($\dot{V}O_2$) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* aclimatados a diferentes regimes térmicas (15, 20, 25 e 30°C) e submetidos a hipóxia ambiental (100, 70, 50, 40, 30 e 20 mmHg) em suas respectivas temperatura de aclimação, bem como verificar se a PcO_2 é influenciada pela temperatura de aclimação e qual o tipo de compensação térmica apresentada pela espécie;
- b) Verificar as estratégias adaptativas respiratórias (mudanças na \dot{V}_G , no V_T , na f_R e na EO_2) apresentadas pelos animais aclimatados às distintas temperaturas durante a hipóxia gradual;
- c) Verificar as mudanças que ocorrem na frequência cardíaca (f_H) desta espécie frente a reduções graduais do O_2 ambiental nas diferentes temperaturas de aclimação;
- d) Determinar a frequência de ocorrência da respiração aérea acessória (f_{RA}) e o tempo (T_{RA}) despendido nesta respiração durante a exposição à hipóxia gradual nas diferentes temperaturas de aclimação e se estes parâmetros guardam relação com as tensões críticas de O_2 nas diferentes temperaturas de aclimação.

1.6. JUSTIFICATIVA:

Estudos como este são necessários para uma melhor compreensão dos aspectos fisiológicos e adaptativos utilizados pelas espécies sob condições adversas do meio. Os efeitos da hipóxia e da variação na temperatura ambiental na respiração dos peixes têm sido de grande interesse para os pesquisadores, pois soluções para os problemas induzidos pela poluição no ambiente aquático devem envolver o conhecimento da regulação respiratória dos peixes que ali habitam, particularmente em relação ao transporte de O_2 , sendo de

grande importância para a aqüicultura (GLASS, 1992). Desta forma, o esclarecimento desses mecanismos fisiológicos poderá trazer importantes subsídios para a autoecologia e preservação da espécie e provavelmente, uma exploração racional da mesma.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. PROCEDÊNCIA DOS ANIMAIS ESTUDADOS.

Exemplares adultos de jeju (*Hoplerythrinus unitaeniatus*) utilizados neste estudo foram coletados em áreas alagáveis e córregos da Bacia do Rio Paraná nas proximidades do Município de Bataguassú, Mato Grosso do Sul. A captura dos animais foi realizada por pescadores da região com o auxílio de apetrechos de pesca como linha de mão e anzol. Após alguns dias de confinamento em viveiros artificiais nas mediações do local de coleta, os animais foram transportados para o laboratório de Zoofisiologia e Bioquímica Comparativa do Departamento de Ciências Fisiológicas da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos (SP), onde foram desenvolvidas as demais etapas experimentais do projeto.

2.2. MANUTENÇÃO E ACLIMATAÇÃO NO LABORATÓRIO.

No referido laboratório, os animais foram mantidos por duas semanas em tanques de cimento-amianto com capacidade para 250 litros, com circulação de água contínua, aeração e temperatura ambiente constante em torno de $25 \pm 1^\circ\text{C}$, visando a aclimação ao novo ambiente restrito. Durante esse período os peixes tiveram tratamento profilático para a prevenção de doenças e foram alimentados como filés de peixes duas vezes por semana. Passado o período de profilaxia e adaptação, os experimentos foram iniciados.

Quatro grupos (n=10 cada grupo e pesos aproximados $Wt = 209 \pm 5 \text{ g}$) foram acondicionados em tanques específicos, munidos de equipamentos para resfriamento (Fig. 2) ou aquecimento da água (Fig. 3). Os grupos foram aclimatados às temperaturas de 15, 20, 25 e 30°C por um período mínimo de 30 dias, sendo alimentados regularmente

com peixes de menor tamanho (*Astyanax*, *Prochilodus*, *Geophagus* e *Oreochromis*) e mantidos em fotoperíodo normal (12:12 horas).

As temperaturas de 15°C e 20°C foram mantidas utilizando um refrigerador de líquidos, ligado a um controlador de temperatura (termostato FAC-207). Para a manutenção das temperaturas de aclimação de 25°C e 30°C utilizou-se o mesmo termostato controlando resistências elétricas de 1000 e 2000 W.

A alimentação foi suspensa 48 horas antes dos experimentos, evitando assim, a eliminação de fezes ou regurgitamento de restos alimentares pelo animal no interior das câmaras experimentais.

2.3. PROCEDIMENTOS CIRÚRGICOS.

Os animais foram previamente anestesiados com benzocaína 0,01% (1 g/10 litros d'água) durante 3 a 5 minutos, estando a solução em temperatura similar à de cada aclimação. Já anestesiados os animais foram pesados e transferidos para uma mesa cirúrgica, onde permaneceram sob efeito do anestésico irrigando-se constantemente suas brânquias com solução anestésica na proporção de 1 g/20 litros d'água (0,005%). Foram, então, feitos orifícios na borda dos cleitos operculares e na porção superior mediana da cavidade bucal e inserido, nestes orifícios, cânulas de polietileno PE 100-300 respectivamente. Os orifícios foram abertos com o auxílio de uma furadeira elétrica. Os catéteres, previamente preparados, foram fixados com a ajuda de uma flange e com uma cola de secagem rápida (Fig. 4B). A canulação dessas cavidades permitiram a obtenção de amostras da água inspirada e expirada pelo animal

Para a obtenção dos registros cardíacos foram implantados 2 eletrodos na musculatura ventral do animal (Fig. 4C). O primeiro chamado de ativo ou explorador (positivo), foi inserido na região cardíaca e o segundo (negativo) na posição ventro-caudal, próximo a nadadeira pélvica. Um terceiro eletrodo (terra) foi colocado na água do tanque experimental. Tais eletrodos foram suturados com fio cirúrgico e isolados com cola de secagem rápida no corpo do animal, para melhor fixação e eliminação de ruídos elétricos.

Os experimentos só foram iniciados após um período de recuperação cirúrgica que foi de aproximadamente 18 horas.

2.4. DETERMINAÇÃO DOS PARÂMETROS RESPIRATÓRIOS BRANQUIAIS.

2.4.1. Consumo de Oxigênio ($\dot{V}O_2$).

As medidas do consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) foram realizadas de acordo com a metodologia empregada por FERNANDES & RANTIN (1989), adaptada de HUGHES *et al.* (1983) e RANTIN & JOHANSEN (1984). Essa metodologia consiste em utilizar um respirômetro de fluxo constante (Fig. 4A), cujo fluxo é ajustado por gravidade utilizando-se uma proveta graduada e um cronômetro. As tensões de O₂ da água que entra (P_eO₂) e que sai (P_sO₂) do respirômetro em cada condição experimental foram monitoradas constantemente com amostras de água coletadas por catéteres de polietileno que passavam, por gravidade, através de uma cuveta termostatzada contendo um eletrodo e O₂ (FAC 001) e este a um analisador de O₂ (FAC-204A) (Fig. 5).

A taxa metabólica dos grupos de aclimatação foi determinada pela equação:

$$\dot{V}O_2 = (P_eO_2 - P_sO_2) \cdot \alpha \cdot V_R / W_t$$

onde: $\dot{V}O_2$ = Taxa metabólica (mlO₂.kg⁻¹.h⁻¹), P_eO₂ = Pressão parcial de O₂ da água na entrada do respirômetro (mmHg), P_sO₂ = Pressão parcial de O₂ da água que sai do respirômetro (mmHg), α = Coeficiente de solubilidade de O₂ na água para cada temperatura (mlO₂.l⁻¹.mmHg⁻¹), V_R = Fluxo de água através do respirômetro (litro.h⁻¹) e W_t = Peso fresco do animal (kg).

2.4.2. Ventilação Branquial (\dot{V}_G).

A ventilação branquial foi obtida pelo método descrito por SAUNDERS (1962) e adaptado por FERNANDES & RANTIN (1989). Esse método, baseado no princípio de Fick, utiliza as medidas das tensões de O₂ da água de entrada (P_eO₂) e de saída (P_sO₂) do respirômetro, bem como da água inspirada (P_{insp}O₂) e da expirada (P_{exp}O₂) pelo animal. Os valores da ventilação branquial (\dot{V}_G) foram calculados, segundo HUGHES & SAUNDERS (1970), de acordo com a seguinte equação:

$$\dot{V}_G = \frac{(P_eO_2 - P_sO_2) \cdot V_R}{(P_{insp}O_2 - P_{exp}O_2) \cdot W_t}$$

onde: \dot{V}_G = Ventilação branquial (mlH₂O.kg⁻¹.min⁻¹), P_{insp}O₂ = Pressão parcial de O₂ da água inspirada pelo animal (mmHg), P_{exp}O₂ = Pressão parcial de O₂ da água expirada pelo animal (mmHg), V_R = Fluxo de água que passa através do respirômetro (ml.min⁻¹) e W_t = Peso fresco do animal (kg).

2.4.3. Frequência Respiratória (f_R).

A frequência respiratória (f_R) foi obtida pela contagem direta do número de ciclos respiratórios por minuto, ou seja, da variação da pressão intra-bucal obtida com o auxílio da cânula proveniente da boca do animal conectada a um transdutor de pressão P1000B (Narco Bio-Systems) e este a um acoplador universal de um fisiógrafo Narco Narcotrace 40 (Narco Bio-Systems). Os valores encontrados foram expressos em respirações por minuto (resp.min⁻¹).

2.4.4. Volume Ventilatório (V_T).

O volume ventilatório (V_T) foi calculado através do quociente entre os valores de \dot{V}_G e os seus respectivos valores f_R nas diferentes condições estudadas. Os valores de V_T foram expressos em $\text{mlH}_2\text{O.kg}^{-1}.\text{resp.min}^{-1}$.

2.4.5. Extração de Oxigênio (EO_2).

A porcentagem de extração de O_2 da corrente ventilatória (EO_2) em cada tensão experimental foi expressa conforme a seguinte equação descrita por HUGHES et al. (1983):

$$EO_2 = 100 \cdot (P_{\text{insp}O_2} - P_{\text{exp}O_2}) / P_{\text{insp}O_2}$$

2.4.6. Cálculo do Q_{10}

Os valores de Q_{10} representam o fator pelo qual uma variável aumenta a cada elevação de 10°C na temperatura. E estes foram calculados da seguinte forma:

$$Q_{10} = (K_2/K_1)^{10/(T_2 - T_1)}$$

onde: K_1 e K_2 = valores inicial e final do parâmetro analisado, T_1 = temperatura inicial e T_2 temperatura final.

2.5. FREQUÊNCIA CARDÍACA (f_H).

A frequência cardíaca (f_H) foi obtida com os animais acondicionados em um tubo de contenção, nas mesmas condições experimentais do sistema de respirometria. Assim, foram contados os números de complexos QRS por minuto, a partir dos registros eletrocardiográficos obtidos no fisiógrafo em cada tensão experimental por um período de 30 segundos. Desta forma, obteve-se o número de batimentos cardíacos por minuto e a f_H foi expressa em batimentos cardíacos por minuto (bpm).

2.6. DETERMINAÇÃO DA FREQUÊNCIA (f_{RA}) E DA DURAÇÃO DA RESPIRAÇÃO AÉREA ACESSÓRIA (T_{RA}).

Para determinar a frequência (f_{RA}) e o tempo (T_{RA}) de utilização da respiração aérea pelos animais foi utilizado uma câmara especialmente projetada para esta finalidade (Fig. 7). Esta câmara possuía uma abertura superior em forma de “funil invertido”, onde estava disposta uma lâmpada em posição oposta a uma célula fotoelétrica. A cada tentativa do animal em respirar o ar da superfície pela abertura da câmara, o feixe de luz para a fotocélula era interrompido e o sinal decodificado por um decodificador/amplificador que gerava uma onda quadrada que era registrado por um dos canais do fisiógrafo Narco Narcotrace 40 (Narco Bio-Systems). As tensões utilizadas foram as $P_{\text{insp}}O_2$ previamente medidas nos experimentos anteriores (respirometria).

2.7. ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS.

Os resultados foram apresentados como médias \pm S.E.M. Todos os experimentos seguiram os mesmos procedimentos estatísticos para a análise dos resultados obtidos. Foi utilizada a análise de variância (ANOVA) seguido do teste de homogeneidade de variâncias de Bartlett e pelo teste de comparações múltiplas de Tukey-Kramer para se verificar a existência de possíveis diferenças estatísticas entre os pontos de uma mesma curva e entre os grupos de aclimatação. Para tanto foi utilizado o programa estatístico GraphPad InStat versão 2.01 (GraphPad Software, San Diego, CA - USA).

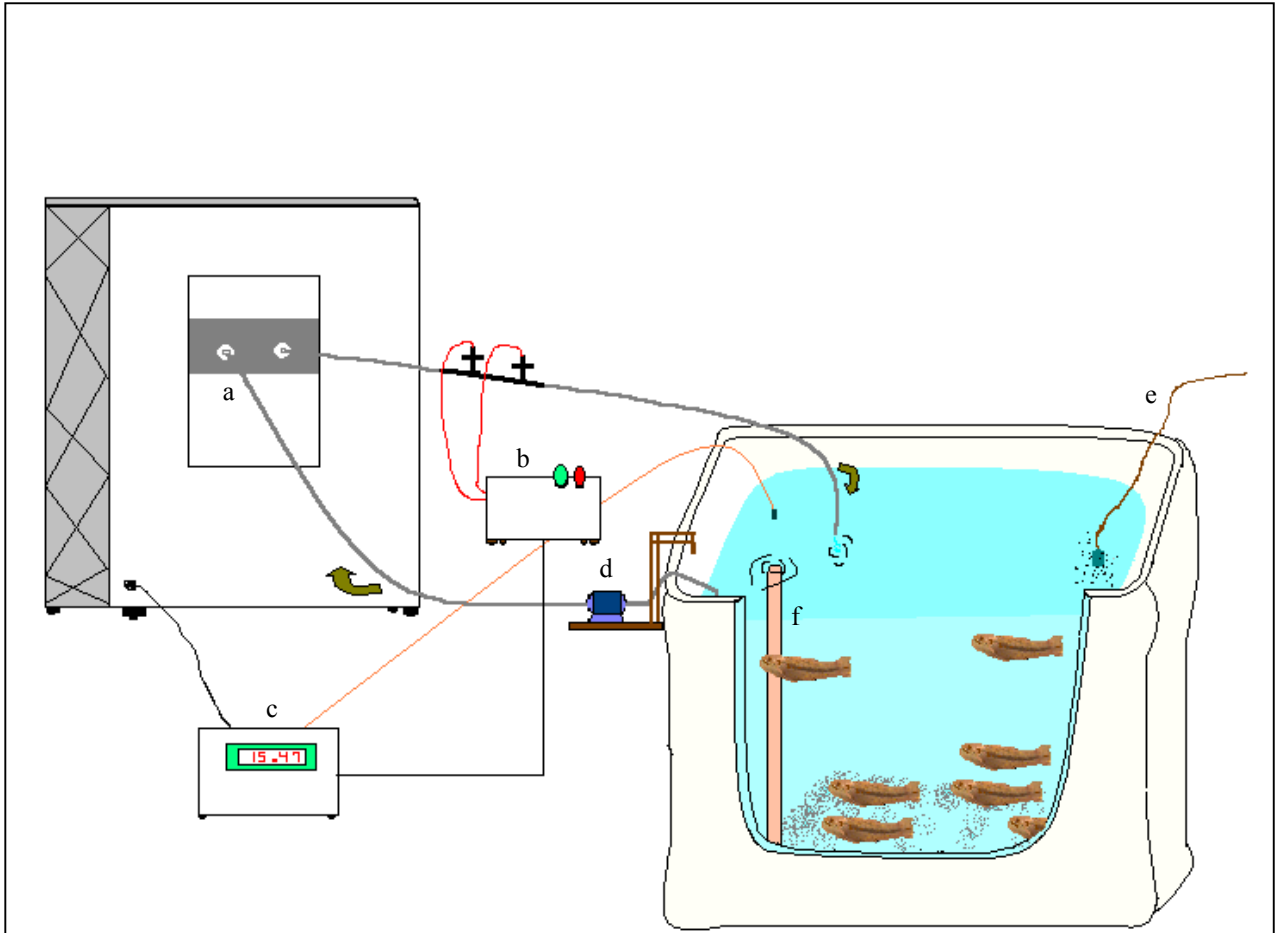


Figura 2. Esquema do sistema de aclimação utilizado em *H. unitaeniatus*: a) resfriador de líquidos, b) detector de fluxo d'água, c) controlador de temperatura, d) bomba d'água, e) aeração, f) sifão de saída d'água.

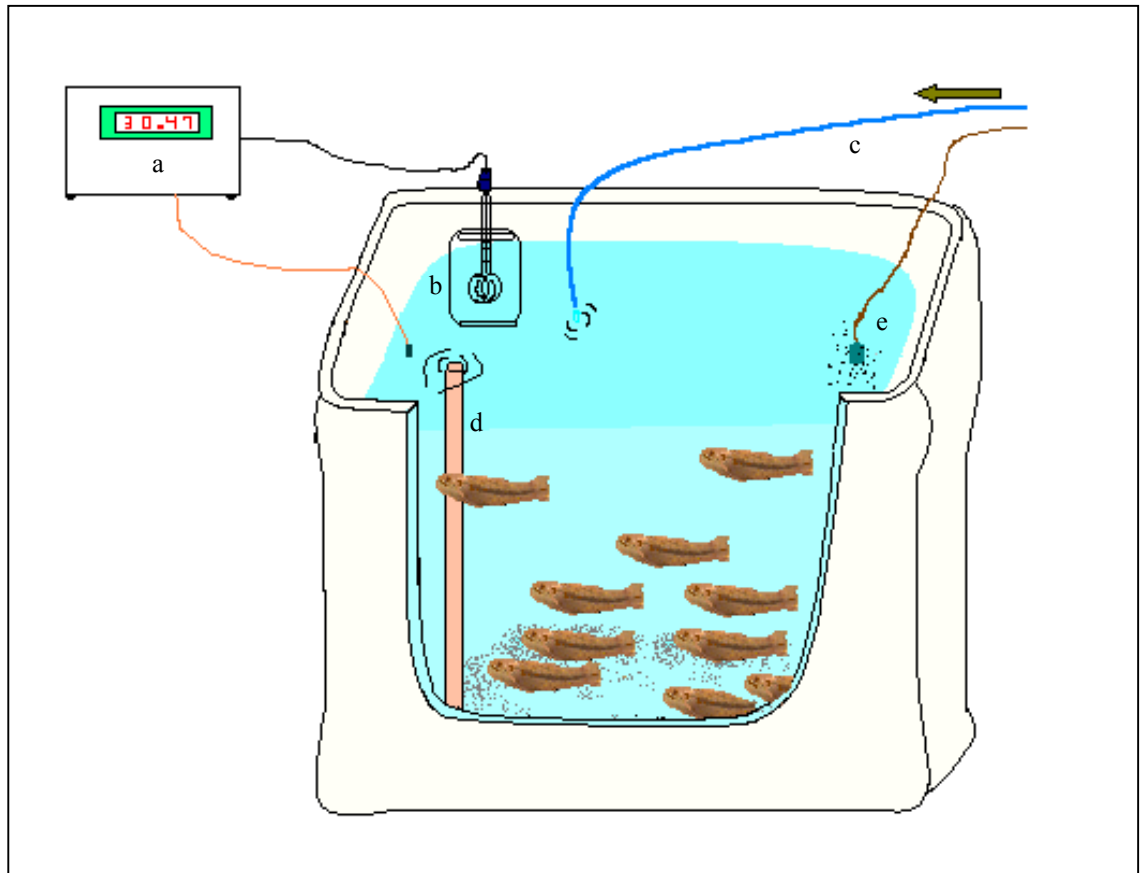


Figura 3. Esquema do sistema de aclimação utilizado em *H. unitaeniatus*: a) controlador de temperatura, b) resistência para aquecimento d'água, c) entrada d'água, d) sifão de saída d'água, e) aeração.

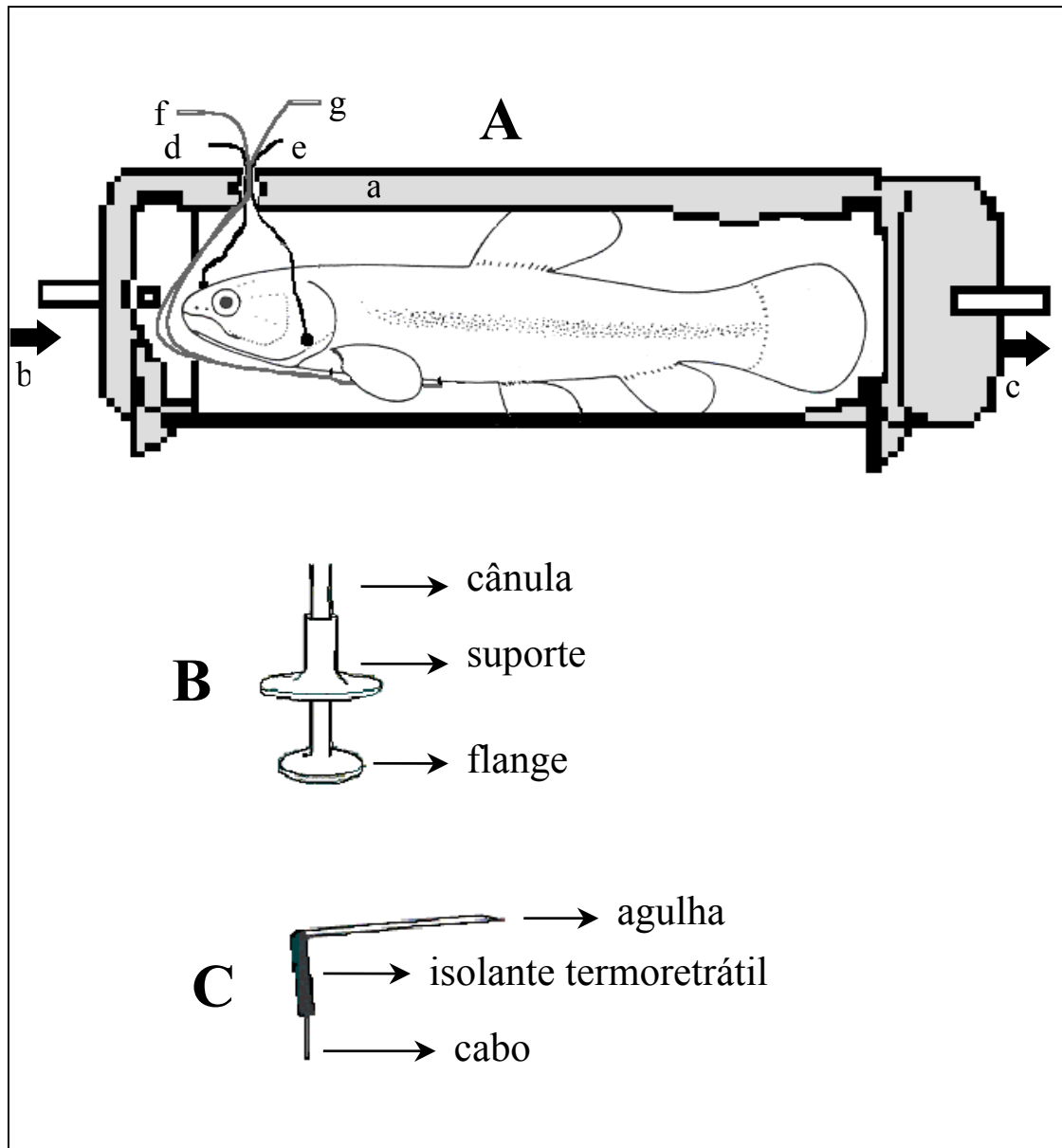


Figura 4. A. Detalhe do respirômetro de fluxo constante utilizado nos experimentos com *H. unitaeniatus*: a) respirômetro; b) entrada d'água; c) saída d'água; d) cânula da boca; e) cânula do opérculo; f) eletrodo cardíaco positivo; g) eletrodo cardíaco negativo. B. Detalhe da cânula bucal. C. Detalhe do eletrodo cardíaco implantado nos animais.

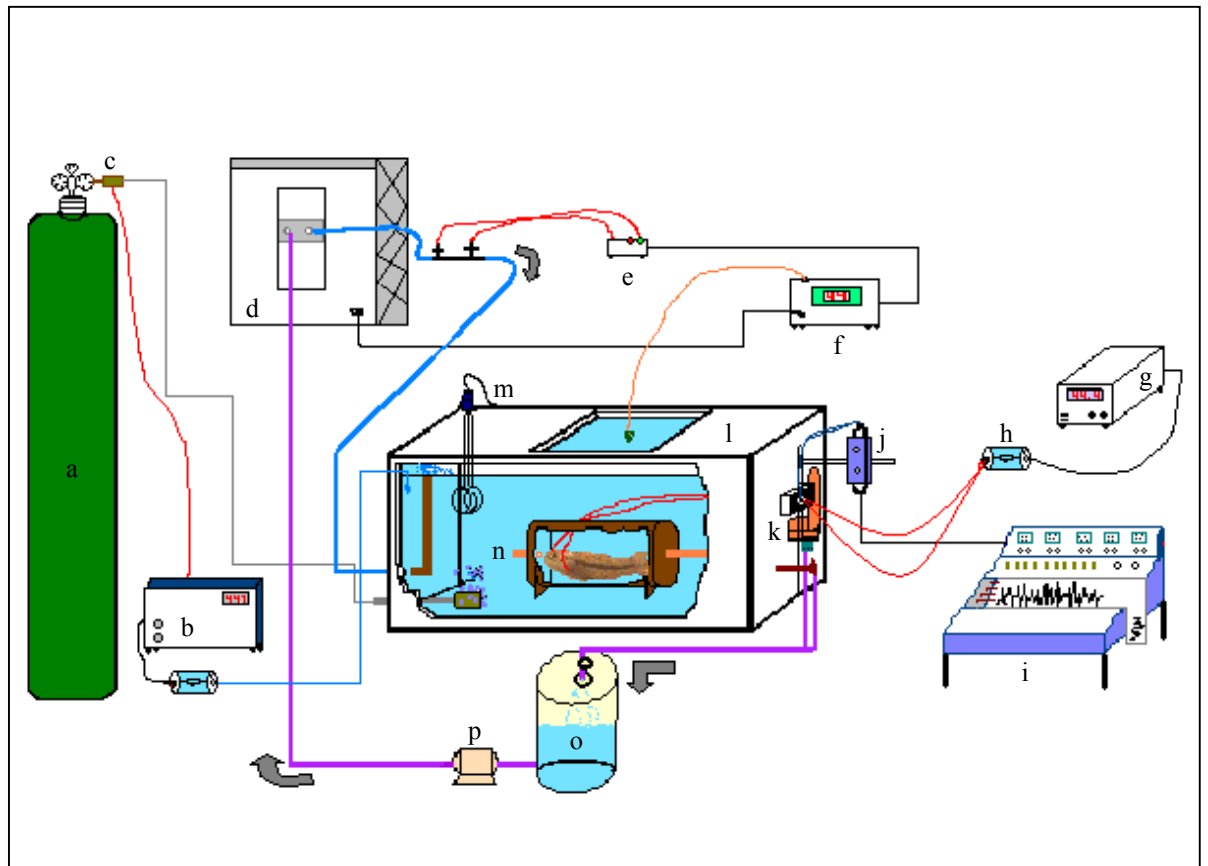


Figura 5. Esquema do sistema de respirometria utilizado nos experimentos com *H. unitaeniatus*: a) nitrogênio, b) controlador automático de N₂, c) válvula solenóide, d) resfriador de líquidos, e) detector de fluxo d'água, f) controlador de temperatura g) analisador de O₂, h) eletrodo de O₂, i) fisiógrafo, j) transdutor de pressão, k) fluxômetro d'água por gravidade, l) caixa de contenção, m) aquecedor d'água, n) respirômetro, o) captação d'água, p) bomba d'água.

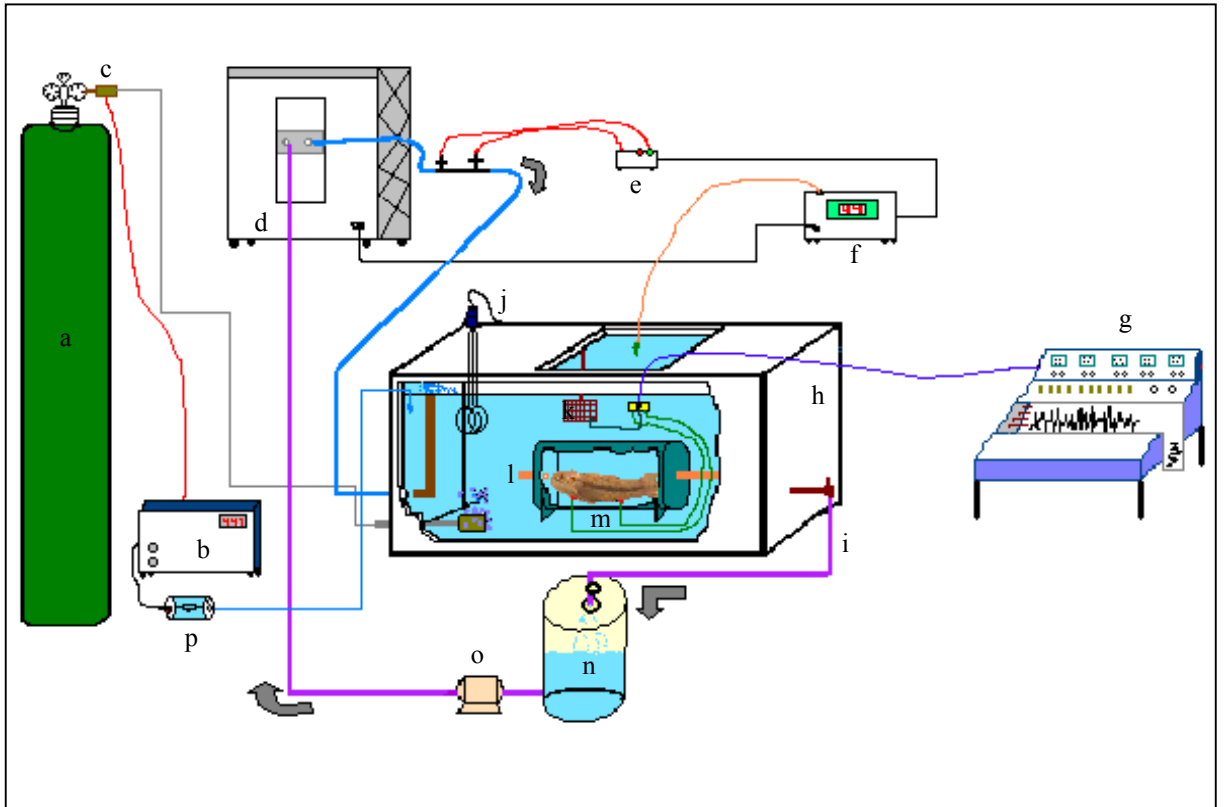


Figura 6. Esquema da caixa de contenção utilizado nos experimentos cardíaco com *H. unitaeniatatus*: a) nitrogênio, b) controlador automático de N_2 , c) válvula solenóide, d) resfriador de líquidos, e) detector de fluxo d'água, f) controlador de temperatura g) fisiógrafo, h) caixa de contenção, i) saída d'água j) aquecedor d'água, k) tela para aterramento elétrico, l) respirômetro, m) cabo do eletrodo, n) captação d'água, o) bomba d'água, p) eletrodo de O_2 .

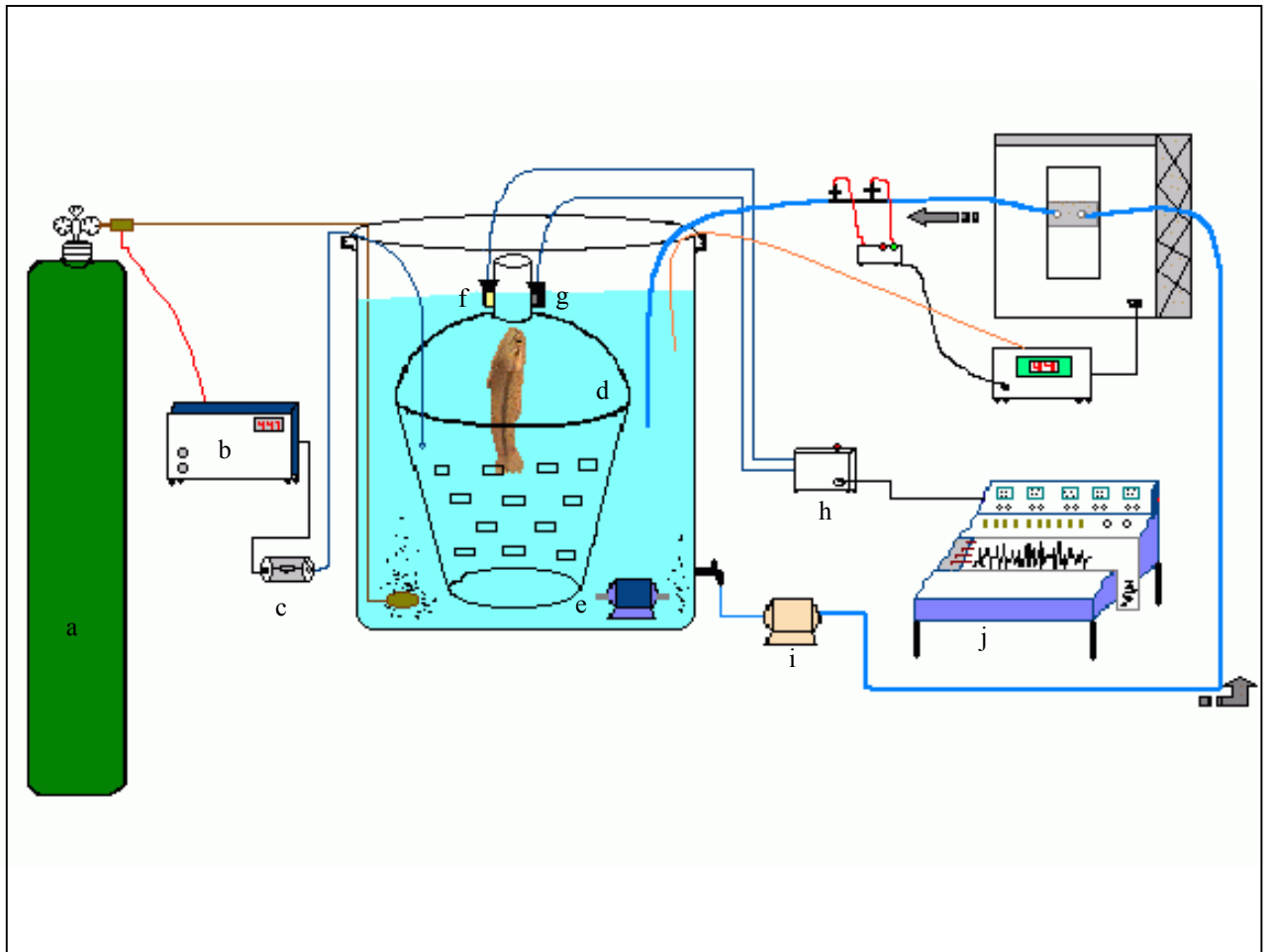


Figura 7. Esquema do sistema de respiração aérea utilizada em *H. unitaeniatus*: a) nitrogênio b) controlador de temperatura, c) eletrodo de O₂, d) câmara de contenção, e) bomba de circulação d'água, f) fotocélula, g) sensor elétrico, h) decodificador/amplificador, i) bomba d'água, j) fisiógrafo.

3. RESULTADOS

3.1. RESPOSTAS RESPIRATÓRIAS DE *Hoplerythrinus unitaeniatus* À HIPÓXIA NAS DIFERENTES TEMPERATURAS DE ACLIMATAÇÃO.

3.1.1. Consumo de Oxigênio ($\dot{V}O_2$) e Tensão Crítica de Oxigênio (PcO_2).

Os valores médios da taxa metabólica ($\dot{V}O_2$) de *H. unitaeniatus* aclimatados nas temperaturas de 15, 20, 25 e 30°C frente às diferentes tensões de O_2 da água inspirada ($P_{insp}O_2$) e as respectivas PcO_2 , estão representados graficamente na Fig. 8.

De acordo com os dados obtidos, verificamos que a $\dot{V}O_2$ de *H. unitaeniatus*, se manteve em torno de $47 \pm 0,8 \text{ mlO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ a 15°C, $82 \pm 0,3 \text{ mlO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ a 20°C, $104 \pm 2,6 \text{ mlO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ a 25°C e $112 \pm 0,7 \text{ mlO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ na temperatura de aclimatação de 30°C. A 15°C a $\dot{V}O_2$ dos animais diminuiu cerca de 1,6 vezes abaixo dos valores obtidos em normóxia quando os peixes foram submetidos a uma PO_2 da água em torno de 20 mmHg. Esta diminuição passou a ser significativa ($p < 0,05$) a partir de 30 mmHg. O mesmo ocorreu com os peixes aclimatados a 20°C, que apresentaram uma redução na $\dot{V}O_2$ de cerca de 1,7 vezes, quando comparados aos valores normóxicos e uma diminuição significativa a partir de 30 mmHg.

O grupo aclimatado a 25°C apresentou reduções significativas na $\dot{V}O_2$ a partir PwO_2 de 40 mmHg, enquanto que a 30°C foi a partir da PwO_2 de 50 mmHg. Quando submetidos à hipóxia mais severa, de aproximadamente 20 mmHg, os valores obtidos caíram cerca de 2 a 3 vezes, atingindo uma média de $59 \pm 3,1$ e $39 \pm 3,9 \text{ mlO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, respectivamente, com relação aos valores obtidos sob condições normóxicas.

Entre as temperaturas de aclimatação só não houve diferença estatística na $\dot{V}O_2$ dos animais aclimatados a 20 e 25°C, cujos valores apresentaram-se muito próximos. Estes valores da taxa metabólica, bem como da PcO_2 de *H. unitaeniatus*, mantiveram uma relação diretamente proporcional às temperaturas de aclimatação.

Os jejus mostraram-se capazes de regular a $\dot{V}O_2$ por amplos intervalos hipóxicos, independentemente do regime térmico submetido. Quando comparamos a demanda

metabólica entre os grupos aclimatados a 15 e 25°C, o valor de Q_{10} encontrado foi de 2,3, enquanto que a 20°C e 30°C, o Q_{10} foi de 1,4. As P_{cO_2} foram obtidas através da interseção de retas, método este utilizado anteriormente por RANTIN et al. (1992). Uma das retas é ajustada com a abscissa, $P_{insp}O_2$ versus $\dot{V}O_2$ obtida a partir da expressão $Y = a + bX$, cujos a e b são calculados por regressão linear pelo método dos mínimos quadrados. A outra (paralela à abscissa) é plotada pela média dos valores da $\dot{V}O_2$. A interseção dessas retas ajustadas determinou o ponto em que, projetado sobre o eixo x, nos dá a P_{cO_2} da espécie na sua respectiva temperatura de aclimação. Este ponto é definido como sendo a tensão parcial de O_2 abaixo da qual a espécie perde sua capacidade de manter uma $\dot{V}O_2$ constante, independente da disponibilidade de O_2 do ambiente. Portanto, a P_{cO_2} determina tensão de O_2 abaixo da qual o animal não consegue mais acionar eficientemente seus mecanismos de compensação à hipóxia.

As P_{cO_2} obtidas com as respostas respiratórias de jeju nas diferentes temperaturas de aclimação estão representadas graficamente na Fig. 9. O tipo de curva obtida sugere que a espécie apresenta uma compensação à temperatura do tipo 3 ou parcial, segundo a classificação de PRECHT et al. (1973), para animais que apresentam este tipo de resposta adaptativa a um determinado parâmetro analisado.

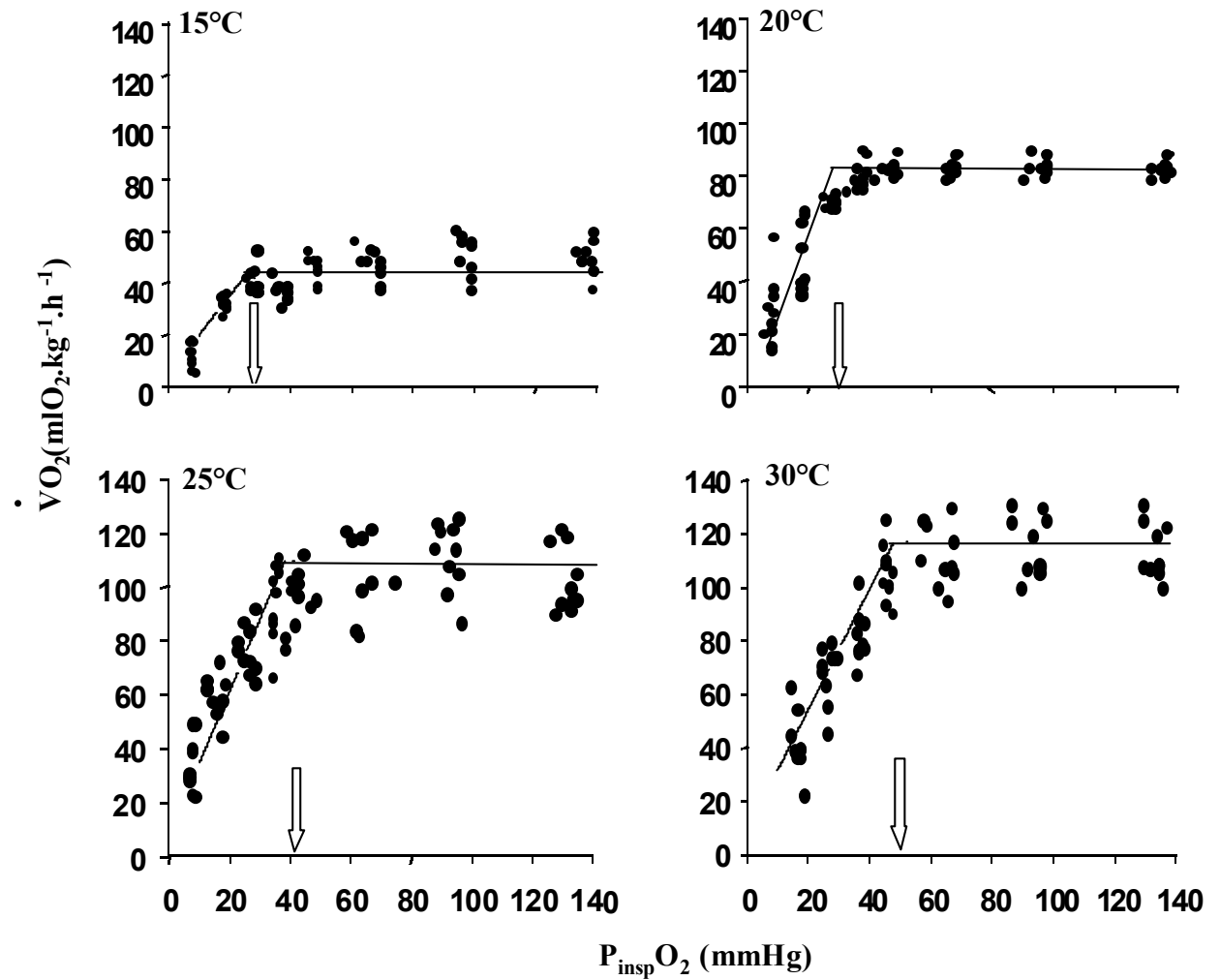


Figura 8. Relação entre a taxa metabólica ($\dot{V}O_2$) e a tensão de oxigênio da água inspirada ($P_{\text{insp}}O_2$) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimatação 15, 20, 25 e 30°C. As setas indicam as tensões críticas de O₂ (P_{cO_2}) de $28 \pm 2,0$ (15°C); $33 \pm 0,7$ (20°C); $41 \pm 4,3$ (25°C) e $52 \pm 3,3$ (30°C) mmHg.

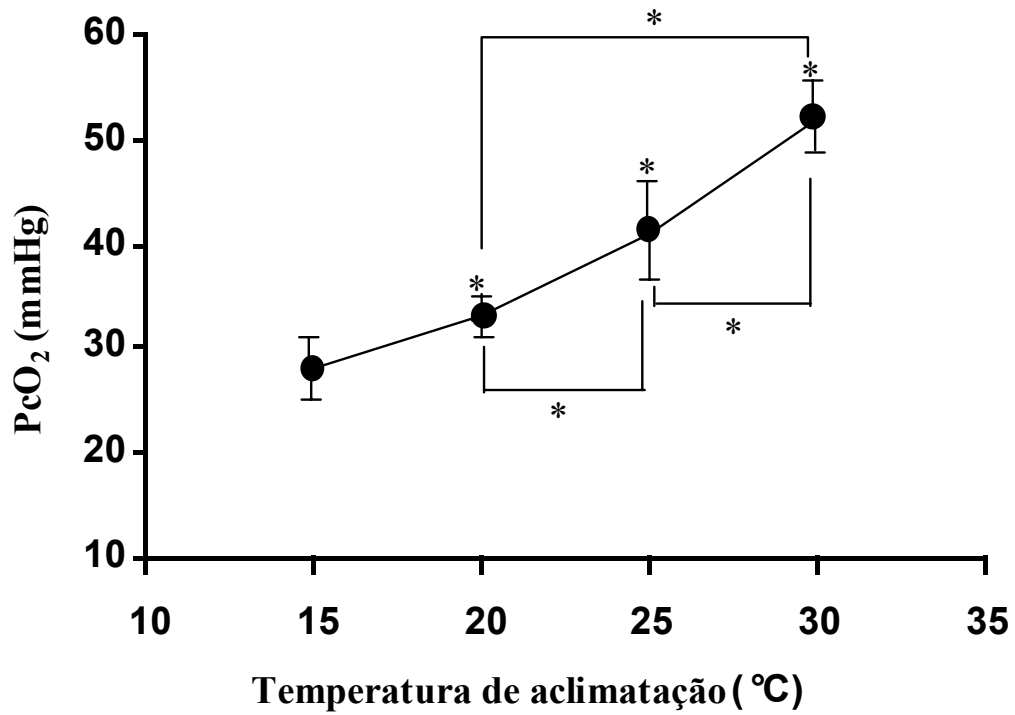


Figura 9. Relação entre a temperatura de aclimação (°C) e a tensão crítica de oxigênio (PcO₂) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação 15, 20, 25 e 30°C. Os asteriscos indicam diferença estatística entre os grupos de aclimação ($p < 0,5$).

3.1.2. Ventilação branquial (\dot{V}_G), Freqüência respiratória (f_R) e Volume ventilatório (V_T).

Quando submetido à hipóxia gradual *H. unitaeniatus* apresentou, como resposta imediata, hiperventilação branquial em todas as temperaturas experimentais. Entre as curvas de \dot{V}_G obtidas nas diferentes temperaturas não houve diferença estatística significativa apenas entre 20 e 25°C. Assim como observado com a \dot{V}_{O_2} , as curvas de \dot{V}_G nestas temperaturas apresentaram valores médios muito próximos. Com relação a este parâmetro, o comportamento das curvas também foram semelhantes entre si, elevando-se discretamente até uma PwO_2 de 70 mmHg. Abaixo de 50 mmHg os aumentos nas \dot{V}_G passaram a ser significativos, em todos os grupos, com relação às condições normóxicas (Fig. 10).

No grupo aclimatado a 15°C o aumento médio da \dot{V}_G foi pouco superior a 7 vezes o do valor normóxico, enquanto que a 20°C este valor foi cerca de 11,4 vezes maior que o inicial. Já a 25°C os peixes conseguiram aumentar a \dot{V}_G pouco mais que 10 vezes, enquanto que a 30°C este aumento não ultrapassou a 7,5 vezes. Os grupos apresentaram, em condições normóxicas, f_R médias de $35 \pm 0,7$; $48,1 \pm 2,0$; $64,9 \pm 3,2$ e $73,8 \pm 5,1$ resp.min⁻¹ para as suas respectivas temperaturas de 15, 20, 25 e 30°C. Tais valores foram mais elevados em proporção direta às temperaturas de aclimação e estatisticamente diferentes entre si, com exceção dos grupos aclimatados a 25 e 30°C. Nestas últimas temperaturas, entretanto, os valores hipóxicos foram significativamente diferentes em relação à normóxia. O mesmo não ocorreu com os grupos aclimatados a 15 e 20°C, que apresentaram diferenças significativas apenas durante a hipóxia mais severa (Fig. 11).

Em todos os casos as f_R sofreram poucas variações em seus valores médios em resposta à hipóxia moderada e severa. Os jejus alteraram muito pouco a f_R em resposta à hipóxia, no máximo dobrando esses valores com relação àqueles obtidos em normóxia.

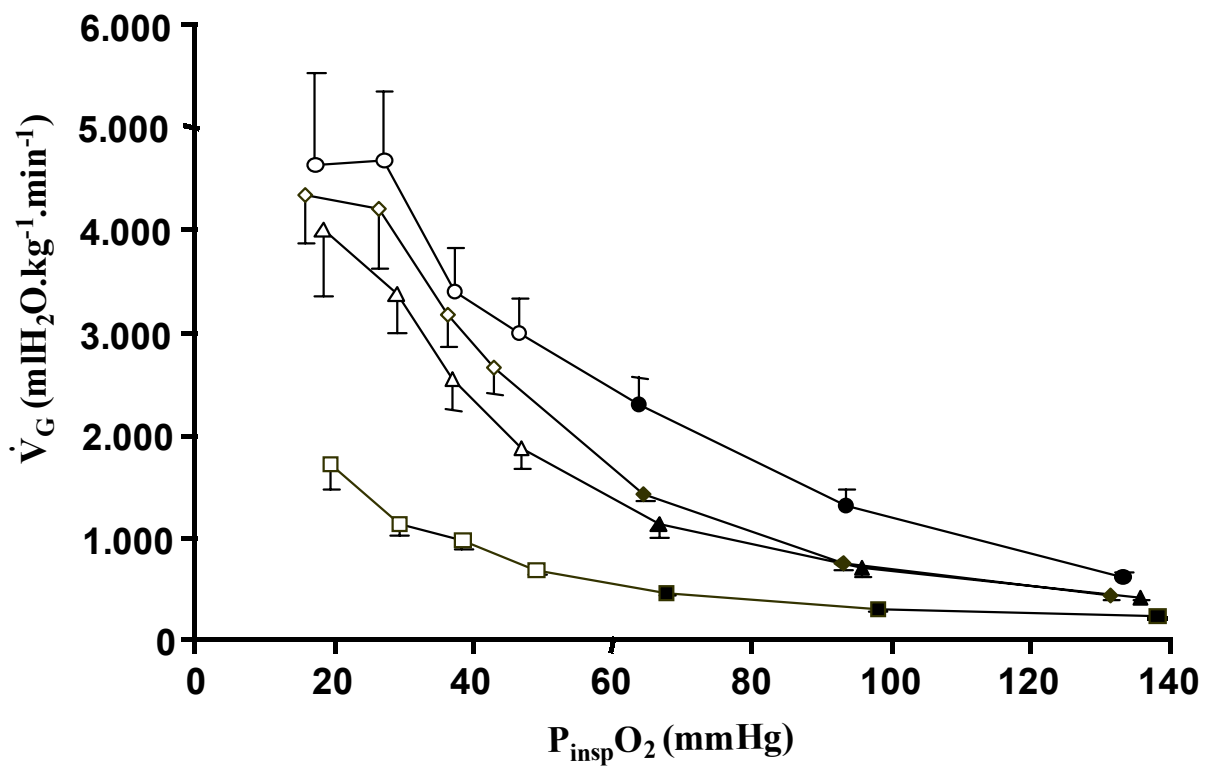


Figura 10. Relação entre a ventilação branquial (\dot{V}_G) e a tensão de O_2 da água inspirada ($P_{\text{insp}}O_2$) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação: (■) 15°C, (▲) 20°C, (◆) 25°C e (●) 30°C. Os pontos representam valores médios (\pm S.E.M) e os símbolos abertos indicam os valores estatisticamente diferentes ($p < 0,05$) dos valores normóxicos.

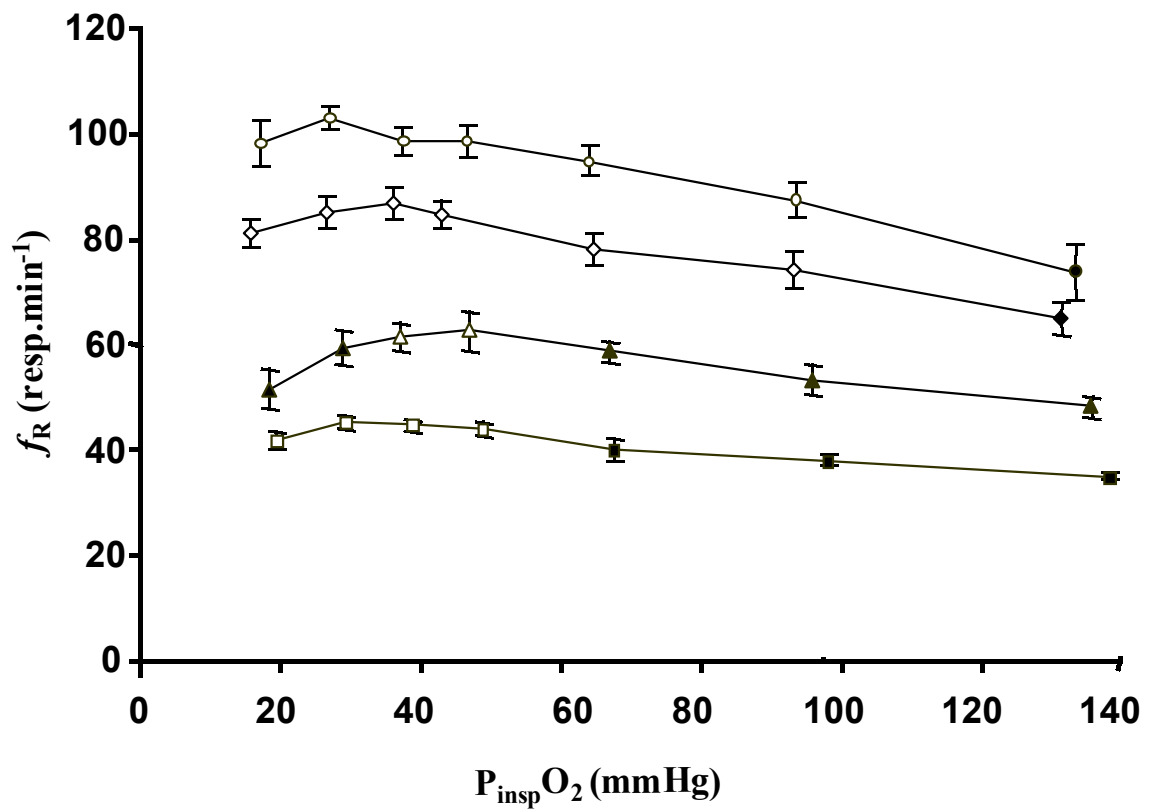


Figura 11. Relação entre a frequência respiratória (f_R) e a tensão de O_2 da água inspirada ($P_{\text{insp}}\text{O}_2$) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação: (■) 15°C, (▲) 20°C, (◆) 25°C e (●) 30°C. Os pontos representam valores médios (\pm S.E.M) e os símbolos abertos indicam os valores estatisticamente diferentes ($p < 0,05$) dos valores normóxicos.

Os valores médios dos V_T de *H. unitaeniatus* em resposta à hipóxia seguiram a mesma tendência daqueles observados para \dot{V}_G , cujos aumentos significativos ocorreram a partir da $P_{\text{insp}}\text{O}_2$ de 50 mmHg. Entre os diferentes grupos de aclimação não foram constatadas diferenças estatísticas significativas e a capacidade de elevar o V_T não foi alterada frente aos distintos regimes térmicos. Os valores de V_T foram até 8,1 vezes mais elevados do que os observados em condições normóxicas (Fig. 12).

Com base nos resultados obtidos para os parâmetros ventilatórios (\dot{V}_G , f_R e V_T) de jejum podemos observar que, nesta espécie, as elevações na \dot{V}_G , em todas as temperaturas experimentais, ocorreram muito mais devido a aumentos no V_T , sendo que a f_R contribuiu muito pouco para estes ajustes em resposta à hipóxia.

3.1.3. Extração de O_2 da Corrente Ventilatória (EO_2).

Os efeitos da temperatura de aclimação na extração de O_2 da corrente ventilatória de jejum em resposta à hipóxia gradual são apresentados na Fig. 13. Em normóxia os animais apresentaram uma EO_2 média de 67%. Não foram detectadas diferenças significativas entre as EO_2 obtidas em função das diferentes temperaturas de aclimação, o que significa que a temperatura não teve praticamente nenhum efeito sobre este parâmetro.

Durante a hipóxia gradual, uma concomitante redução na capacidade de extração de O_2 da corrente ventilatória pelos peixes foi observada. A 30°C, esta diminuição foi significativa desde a hipóxia moderada. Entretanto, outros grupos (15, 20 e 25°C) mostraram diminuições significativas apenas sob hipóxia mais severa. Sendo assim, os jejuns apresentaram uma perda de cerca de 50% na sua capacidade de extrair o O_2 do meio nas condições experimentais em que foram submetidos.

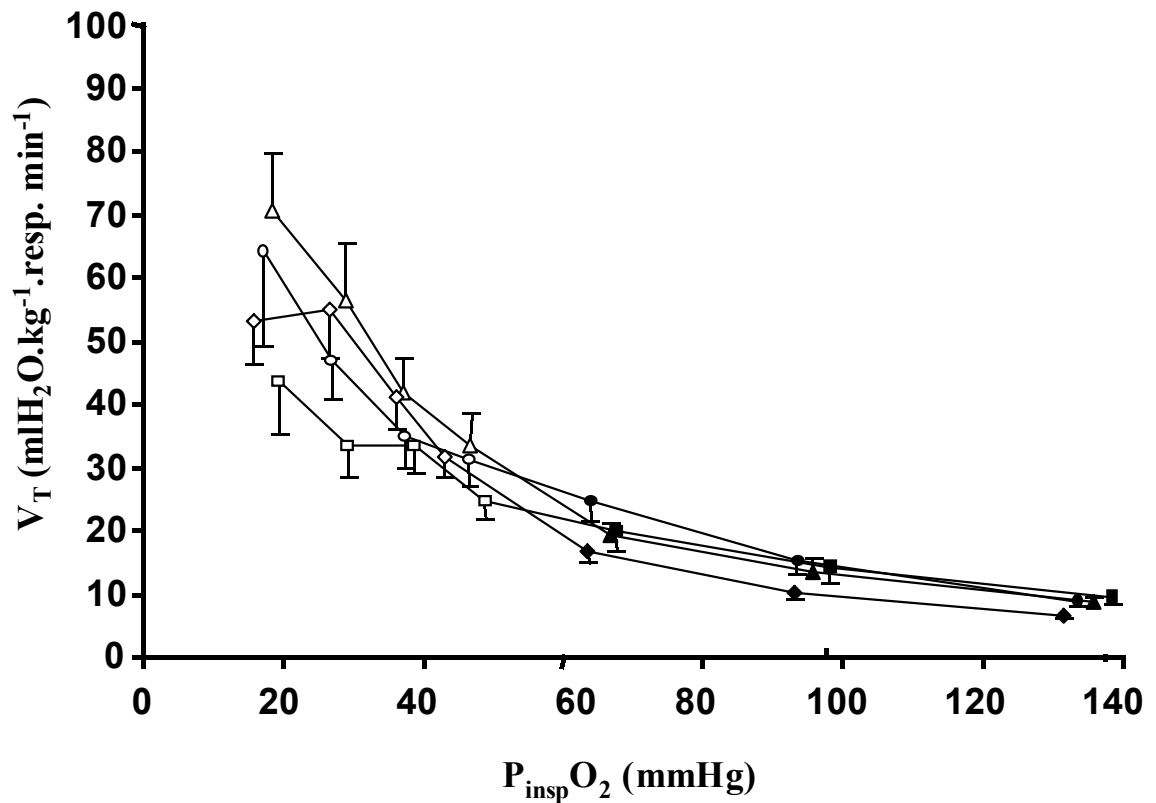


Figura 12. Relação entre o volume ventilatório (V_T) e a tensão de O_2 da água inspirada ($P_{\text{insp}}O_2$) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação: (■) 15°C, (▲) 20°C, (◆) 25°C e (●) 30°C. Os pontos representam valores médios (\pm S.E.M) e os símbolos abertos indicam os valores estatisticamente diferentes ($p < 0,05$) dos valores normóxicos.

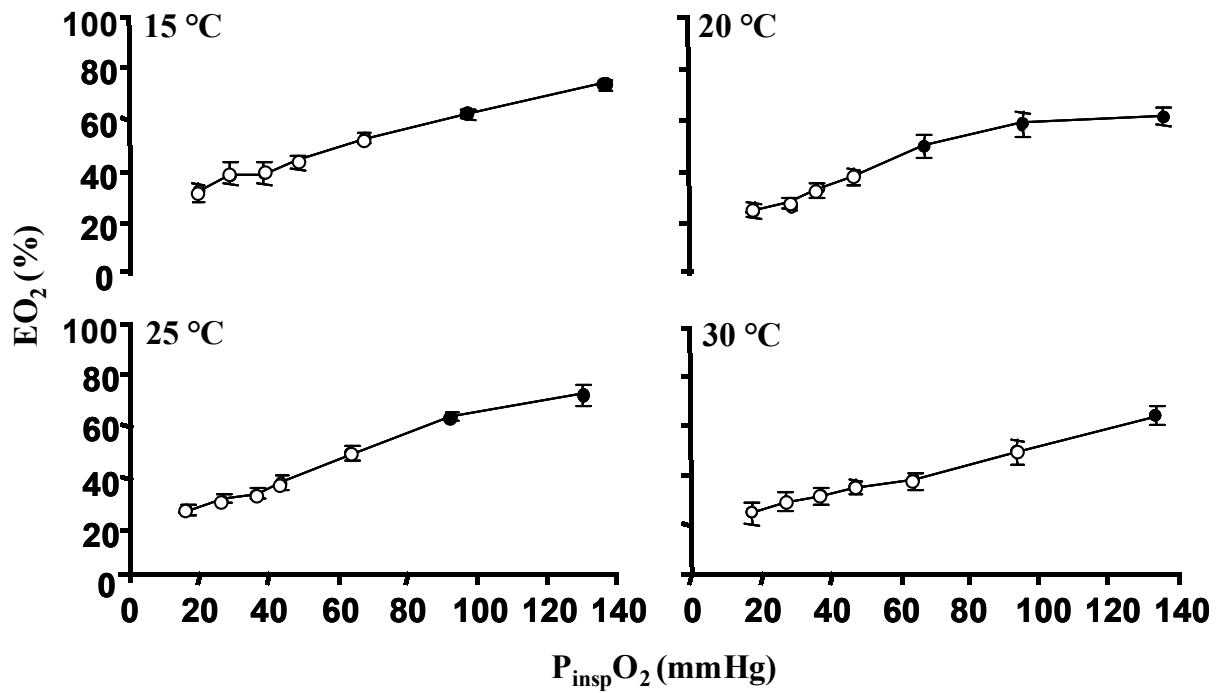


Figura 13. Capacidade de extração de O_2 da corrente ventilatória (EO_2) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação em função das reduções graduais na $P_{insp}O_2$. Os pontos são médias \pm S.E.M (n=10). Os símbolos abertos representam diferenças significativas ($p < 0,05$) em relação aos valores normóxicos.

3.1.4. Freqüência Cardíaca (f_H).

As variações da freqüência cardíaca (f_H) de *H. unitaeniatus* frente à hipóxia gradual nas diferentes temperaturas de aclimação estão representadas na Fig. 14. A 15°C a f_H permaneceu praticamente constante em aproximadamente $15,6 \pm 1,5$ bpm frente a todas as tensões de O_2 experimentais. Já a 20°C, os valores médios da f_H foram de $23,7 \pm 2,7$ bpm. Tais valores, entretanto, não foram suficientes para se estabelecer uma diferença significativa entre si. Nestas duas temperaturas de aclimação, não foi observado o desenvolvimento de bradicardia reflexa, resposta característica de peixes teleósteos à hipóxia.

Os animais aclimatados a 25°C, apresentaram valores médios de f_H de $41,8 \pm 2,2$ bpm, freqüência esta significativamente mais elevada que as dos grupos aclimatados a 15 e 20°C. Porém, estes valores estão muito próximos daqueles encontrados para o grupo aclimatado a 30°C, que mostrou uma f_H média de $45,8 \pm 5,4$ bpm. Portanto, não foram observadas diferenças significativas entre as curvas de f_H dos peixes aclimatados a 25 e a 30°C. Nestas temperaturas foi observada a bradicardia hipóxica, que foi mais acentuada abaixo das respectivas PcO_2 .

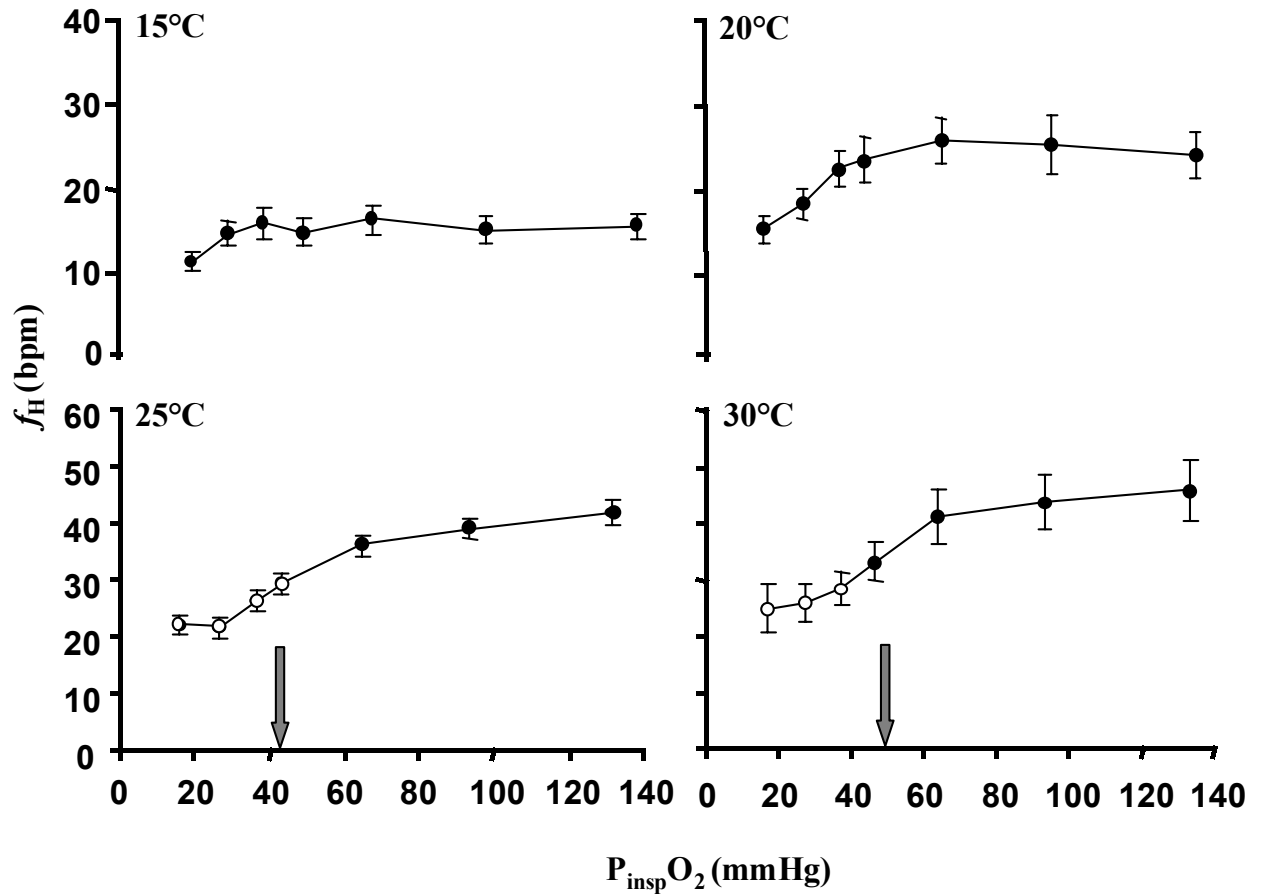


Figura 14. Frequência cardíaca (f_H) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas diferentes temperaturas de aclimação em funções das reduções graduais na $P_{\text{insp}} O_2$. Os pontos são médias \pm S.E.M (n=10). Os símbolos abertos representam diferenças significativas ($p < 0,05$) em relação aos valores normóxicos. As setas indicam as P_{CO_2} de $28 \pm 2,0$ mmHg (15°C), $33 \pm 0,7$ mmHg (20°C), $41 \pm 4,3$ mmHg (25°C) e $52 \pm 3,3$ mmHg (30°C).

3.1.5. Frequência (f_{RA}) e Tempo (T_{RA}) da Respiração Aérea.

As frequências de respiração aérea e o tempo despendido para a realização da tomada de O_2 no meio aéreo estão representados nas Figs. 15 e 16. A $15^\circ C$ os jejus começaram a apresentar respiração aérea acessória significativamente em tensões de O_2 abaixo de 30 mmHg, o mesmo acontecendo com os peixes aclimatados a $20^\circ C$. Entretanto, a 25 e $30^\circ C$, os peixes começaram a utilizar o O_2 atmosférico significativamente em tensões abaixo de 50 mmHg. Os aumentos na f_{RA} tenderam a ser inversamente proporcionais às reduções de PO_2 da água e diretamente às temperaturas de aclimação.

A temperatura foi fator importante na diferenciação das respostas respiratórias aéreas entre os diferentes grupos de aclimação. Tanto a f_{RA} quanto T_{RA} aumentaram proporcionalmente aos aumentos da temperatura aos quais os jejus foram submetidos. Em todos os casos, a respiração aérea acessória passou a ser utilizada abaixo das respectivas PcO_2 , independentemente da temperatura submetida. A tensão crítica de O_2 parece ser o limiar para a tomada de O_2 do meio aéreo em qualquer temperatura que o jeju esteja aclimatado.

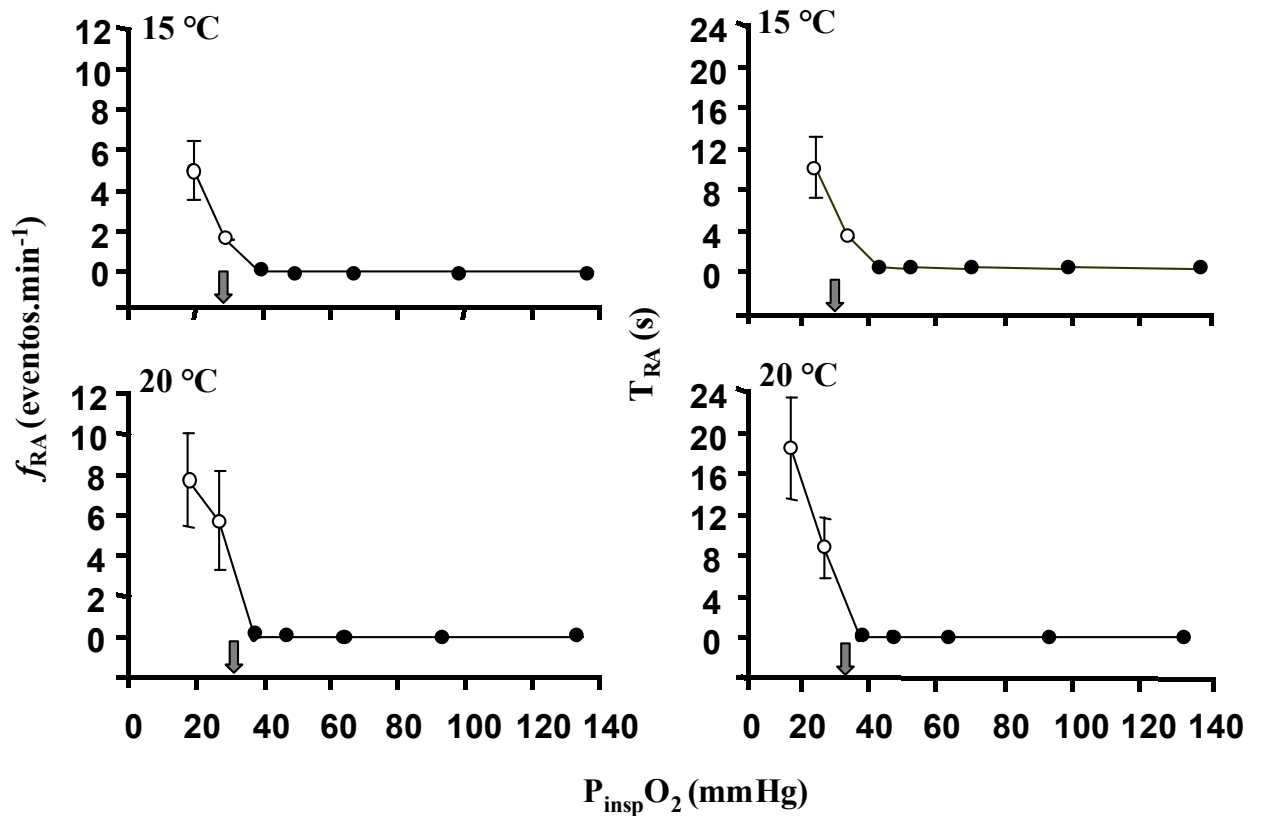


Figura 15. Frequência (f_{RA}) e tempo de utilização (T_{RA}) da respiração aérea acessória de *Hoplerythrinus unitaeniatus* nas temperaturas de 15 e 20°C em funções das reduções graduais na PO_2 inspirada. Os pontos são médias \pm S.E.M (n=10). Os símbolos abertos representam diferenças significativas ($p < 0,05$) em relação à normóxia. As setas indicam as tensões críticas de O_2 (P_{cO_2}) de $28 \pm 1,95$ a 15°C e $33 \pm 0,72$ mmHg a 20°C.

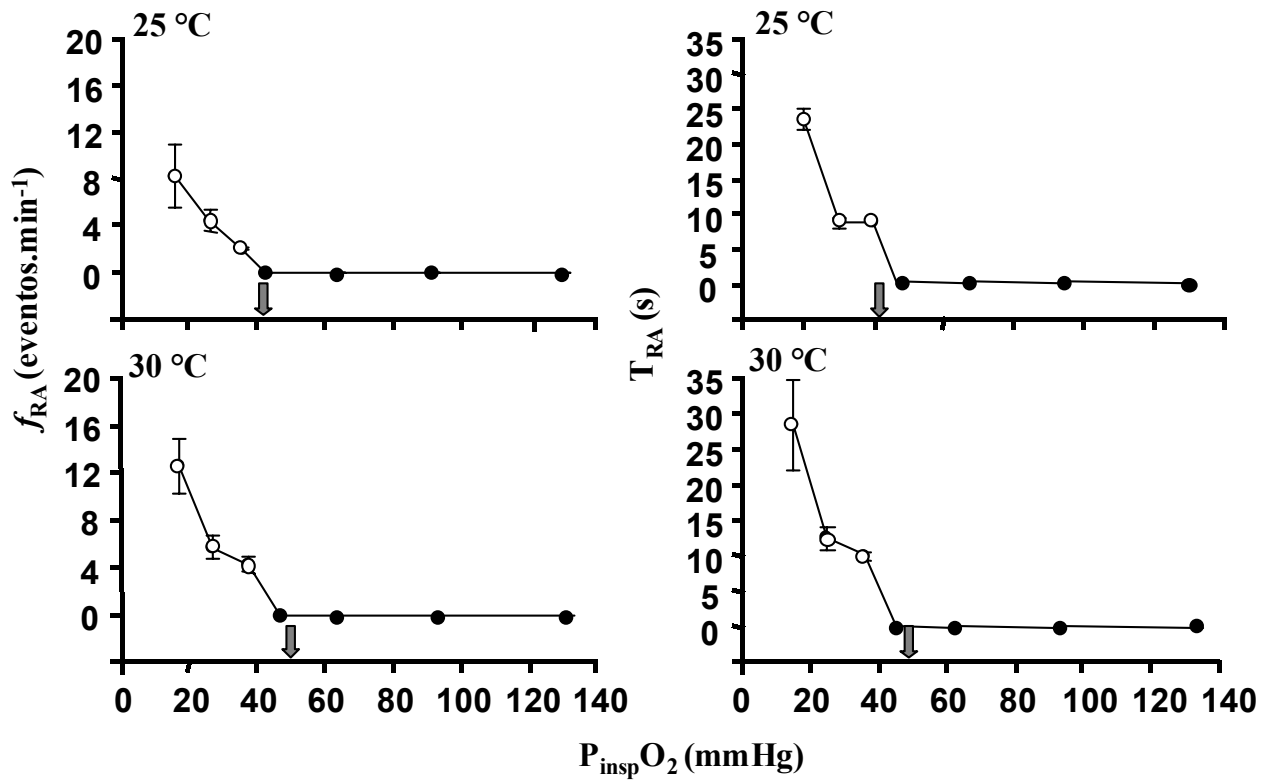


Figura 16. Frequência (f_{RA}) e tempo de utilização (T_{RA}) da respiração aérea acessória de *Hoplerhythrinus unitaeniatus* nas temperaturas de 25 e 30°C em funções das reduções graduais na PO_2 inspirada. Os pontos são médias \pm S.E.M ($n=10$). Os símbolos abertos representam diferenças significativas ($p < 0,05$) em relação à normóxia. As setas indicam as tensões críticas de O_2 (P_{CO_2}) de $41 \pm 4,32$ a 25°C e $52 \pm 3,27$ mmHg a 30°C.

4. DISCUSSÃO

Os teleósteos exibem uma ampla variação em suas necessidades metabólicas e isto está associado, dentre outros fatores, aos diferentes modos de vida e estado fisiológico de cada espécie. A taxa metabólica ($\dot{V}O_2$) tem sido utilizada como uma medida quantitativa para avaliar a atividade geral dos peixes (JAGER & DEKKERS, 1975). Porém, respostas distintas podem ser encontradas para uma mesma espécie, isto porque condições experimentais geralmente diferem com relação à temperatura da água, à metodologia, ao tamanho e ao estado fisiológico do animal (TORT et al., 1986; RUS et al., 2000).

Em geral, a baixa concentração de O_2 no meio dificulta a tomada das moléculas deste gás pelas brânquias, o que prejudica a transferência de O_2 do meio até os tecidos, comprometendo o metabolismo aeróbico. Uma redução na taxa metabólica não necessariamente indica uma hipóxia nos tecidos, mas possivelmente ambas devem estar relacionadas (ULTSCH et al., 1980).

O suprimento de O_2 para os tecidos é que determina a taxa do metabolismo anaeróbico (GRIGG, 1969), sendo decorrente de falhas nos mecanismos compensatórios e com a hipóxia atingindo os tecidos. Assim, são as vias metabólicas anaeróbicas que gerarão energia para o animal. Geralmente, é o glicogênio armazenado pelo animal que será degradado e utilizado durante uma hipóxia mais aguda (THILLART, 1982).

Os animais ectotérmicos podem ajustar suas taxas metabólicas em resposta a alterações persistentes na temperatura e compensar, total ou parcialmente, o profundo efeito da mesma nos seus processos metabólicos. Tais ajustes podem proporcionar uma melhor performance fisiológica após um período de aclimação, do que teriam previamente, sem a aclimação. Um animal é considerado aclimatado a uma dada temperatura quando, após certo tempo, obtêm-se níveis estáveis de metabolismo. Essa estabilidade depende da capacidade de aclimação de cada organismo. Em experimentos realizados com os peixes tropicais *Geophagus brasiliensis* (RANTIN, 1978) e *Hoplias malabaricus* (RANTIN et al., 1985) foi demonstrado que o processo de aclimação é mais rápido em altas temperaturas e que é preciso, necessariamente, de duas a três semanas para o peixe aclimatar-se a uma nova temperatura, podendo ser medido pela variação de vários parâmetros funcional, dentre eles o consumo de oxigênio.

Por serem animais ectotérmicos, em altas temperaturas os peixes são induzidos a elevar sua demanda de O₂ devido a um aumento generalizado em seus processos metabólicos. Isto ocorre em um ambiente que já está relativamente hipóxico devido ao fato da solubilidade do O₂ na água ser inversamente proporcional à temperatura. O contrário ocorre em baixas temperaturas, quando ocorre uma redução na taxa metabólica do animal e uma elevação na solubilidade do O₂, o que facilitaria, em tese, a tomada de O₂ do meio. Entretanto, tal relação não interfere substancialmente nas respostas obtidas para os animais aclimatados. Segundo BLACK et al. (1991), concentrações adequadas de O₂ dissolvido favorecem a redução dos parâmetros respiratórios do peixe, mas isso não implica na redução do requerimento de O₂ e nem nos valores da ventilação dos animais, que seriam favorecidos em baixas temperaturas.

4. 1. Consumo de Oxigênio ($\dot{V}O_2$) e Tensão Crítica de Oxigênio (PcO₂).

O jeju *Hoplerythrinus unitaeniatus*, em todas as temperaturas de aclimação a que foi submetido apresentou uma $\dot{V}O_2$ constante dentro de amplas reduções do O₂ do meio, comportando-se, portanto, como uma espécie oxi-reguladora, apesar de ser capaz de obter o O₂ diretamente do ar atmosférico utilizando-se da respiração aérea acessória.

Assim como o jeju, muitos teleósteos apresentam respiração aérea emergencial em resposta à hipóxia, o que os tornam mais habilitados a sobreviver em ambientes hipóxicos. Porém, ainda não se sabe se a maioria dos respiradores aéreos apresenta as mesmas características oxi-reguladoras do jeju. Peixes como o tamboatá *Hoplosternum littorale* (GUSMÃO, 2000), os cascudos *Hypostomus regani* (MATTIAS et al., 1998), *H. plecostomus* (PERNA & FERNANDES, 1996) e *Rhinelepis strigosa* (TAKASUSUKI et al., 1998) são alguns exemplos de respiradores aéreos acessórios e oxi-reguladores.

Em normóxia, as $\dot{V}O_2$ dos jejus aclimatados a 25°C apresentaram valores médios de $106 \pm 2,3 \text{ mlO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, praticamente o mesmo valor obtido por STEVENS & HOLETON (1978) em animais com pesos médios de 295 g. Este valor, entretanto, foi superior aos obtidos para outros eritrínídeos como a traíra e o trairão, peixes de

respiração exclusivamente branquial, cujas $\dot{V}O_2$ médias foram de 37 e 53 mlO₂.kg⁻¹.h⁻¹ respectivamente, na mesma temperatura experimental (RANTIN et al., 1992). Tais diferenças podem estar atribuídas às distintas características ecológicas apresentadas por estas espécies. A traíra, por exemplo, é caracterizada por hábitos sedentários, enquanto o trairão percorre rios com águas mais oxigenadas, sendo menos ativo do que o jeju (CARTER & BEADLE, 1931).

RANTIN et al. (1992) verificaram que a taxa metabólica do trairão é maior do que da traíra, devido ao maior gasto energético na manutenção dos seus padrões ventilatórios. Assim, o valor da $\dot{V}O_2$ de jeju pode ser justificado pelo seu comportamento de predador ativo, pois investe na presa com implacável perseguição. Além disso, percorre grandes distâncias com a queda do nível da água, apresentando, portanto, grande demanda metabólica (SANTOS, 1981; LOWE-McCONNELL, 1987).

Taxas metabólicas similares a de jeju (em torno de 100 mlO₂.kg⁻¹.h⁻¹) foram obtidas para outras espécies bastante ativas, as trutas *Salvelinus fontinalis* e *Onchohynchus mykiss* (HOLETON & RANDALL, 1967; MARVIN & HEATH, 1968) e o curimatá *Prochilodus lineatus* (FERNANDES et al., 1995). Já o cascudo *Hypostomus regani*, que como o jeju habita ambientes hipóxicos e possui respiração aérea acessória, apresentou uma $\dot{V}O_2$ por volta de 40 mlO₂.kg⁻¹.h⁻¹ (MATTIAS et al., 1998). Este valor reflete uma menor demanda metabólica exigida pelo animal, devido ao seu lento hábito bentônico e/ou pelas próprias limitações anatômicas da espécie, tanto para a natação rápida quanto para aumentar de forma considerável sua ventilação branquial.

CHAVES (1992) verificou que a $\dot{V}O_2$ de jeju a 25°C não se alterou quando em normóxia sem acesso a respiração aérea e nem em hipóxia com acesso a superfície, quando as brânquias praticamente não extraem oxigênio. Dados comparativos da $\dot{V}O_2$ de várias espécies de teleósteos já estudados, juntamente aos obtidos para *H. unitaeniatus* neste estudo, podem ser observados na Tabela I.

A demanda metabólica dos animais aclimatados a 15 e 25°C foi maior ($Q_{10} = 2,25$) quando comparado a 20 e 30°C ($Q_{10} = 1,36$). Assim, pode-se considerar que os jejus aclimatados em baixas temperaturas necessitaram de um suprimento de O₂

relativamente maior do que os animais aclimatados em temperaturas mais elevadas. Estes ajustes foram necessários para tornar possível o processo de aclimação nos animais. Já o consumo de O_2 entre os regimes térmicos de 20 e 25°C não foi significativo. Em geral, o valor de Q_{10} observado para ectotérmicos está dentro de uma faixa de 2,0-2,5 para aclimações de 15 e 25°C, conforme relatado por YU & WOO (1985), que verificaram um Q_{10} para *Channa maculata* de 2,3 em aclimações similares.

KANUNGO & PROSSER (1959) consideraram que tal mudança no Q_{10} pode indicar ou a ocorrência de uma alteração no caminho de oxidação do substrato, uma vez que diferentes caminhos enzimáticos têm valores distintos de Q_{10} , ou uma mudança na energia de ativação das enzimas. Isto deve resultar de uma alteração das enzimas com relação à configuração ou formação do complexo com um co-fator ou um substrato. A inativação parcial de uma enzima ou a atividade diferencial dos seus inibidores pode causar alterações tanto no Q_{10} como na concentração de substrato ou produto de uma reação enzimática.

Portanto, observa-se que a $\dot{V}O_2$ de jeju ajustou-se ao regime térmico submetido, com uma redução no consumo de O_2 em baixas temperaturas e um aumento em temperaturas mais elevadas. Estas respostas corroboram aquelas já descritas para outros teleósteos, tais como a *Perca flavescens* (OTTO & RICE, 1974), *Blennius pholis* (CAMPBELL & DAVIES, 1975), *Lepidosiren paradoxa* (PETTIT & BEITINGER, 1980), *Cyprinus carpio* (MOFFITT & CRAWSHAW, 1983), *Sarotherodon mossambicus* (ROSAS et al., 1986), *Gobius cobitis* (BERSCHICK et al., 1987), *Leiopotherapon unicolor* (GEHRKE & FIELDER, 1988) *Oreochromis niloticus* (FERNANDES & RANTIN, 1989; MARICONDI-MASSARI et al., 1998), *Prochilodus lineatus* (FERNANDES et al., 1995; BARRIONUEVO & FERNANDES, 1998), *Hypostomus regani* (FERNANDES et al., 1999).

O jeju, mesmo tendo sido plenamente aclimatado nas diferentes temperaturas experimentais e regulando com eficiência a $\dot{V}O_2$ por amplos intervalos de variação da PO_2 do meio, apresentaram mecanismos fisiológicos compensatórios ineficientes em manter uma PcO_2 constante frente aos diferentes regimes térmicos. Por este motivo, o jeju foi considerado um animal que apresenta um tipo de compensação chamado de

capacidade de adaptação parcial ou do tipo 3, segundo a classificação de PRECHT et al. (1973). Esta classificação é corroborada pelas crescentes PcO_2 apresentadas por jeju em função dos aumentos nas temperaturas de aclimatação e que resultaram em uma curva característica. O significado biológico deste tipo de compensação parcial reside em permitir ao organismo manter suas funções em níveis ideais de temperatura corpórea, proporcionando a homeostase metabólica necessária para o animal habitar ambientes com várias temperaturas.

A compensação à temperatura é bastante comum em organismos aquáticos pois muitas das alterações ambientais são sazonais, o que permite a aclimatização por parte do animal. Os efeitos da temperatura no metabolismo dos peixes têm sido estudados e demonstrados por muitos autores (ROSS & ROSS, 1983; FERNANDES & RANTIN, 1986a; 1986b; 1989). Estudos realizados com os peixes *Carassius auratus* (FRY & HART, 1948), *Onchohynchus mykiss* (GRIFFITH & ALDERDICE, 1972) e *Cyprinus carpio* (ROME et al., 1985), *Ictalurus punctatus* (DÍAZ & BÜCKLE, 1999) também demonstraram a presença de algum tipo de compensação fisiológica à temperatura. O mesmo não ocorreu com o linguado *Platichthys flesus* (DUTHIE & HOULIHAN, 1982) que não apresentou nenhum tipo de compensação térmica. Portanto, os resultados deste estudo corroboram os encontrados na literatura que demonstram o efeito da temperatura no metabolismo e no consumo de O_2 dos peixes.

A PcO_2 de uma espécie é determinada pelo somatório de características fisiológicas, que inclui a capacidade em aumentar a ventilação em resposta à hipóxia (STEFFENSEN et al., 1982; RANTIN et al., 1992), a utilização de um mecanismo de respiração acessória disponível ou ainda, a habilidade em aumentar a capacidade de difusão de O_2 pelas brânquias (SOIVIO & TUURALA, 1981). Atingir a PcO_2 denota uma perda da habilidade do sistema de troca gasosa de compensar a redução na PO_2 do meio. O animal perde a capacidade de acionar eficientemente os ajustes fisiológicos compensatórios e passa a depender da ação de mecanismos anaeróbicos (BRIGDES, 1988; RANTIN et al., 1992).

A 25°C o jeju apresentou uma PcO_2 de 41 mmHg, valor muito próximo ao encontrado para *Channa maculata* (40 mmHg) que também possui respiração bimodal e habita águas com grandes oscilações O_2 (YU & WOO, 1985). O dourado *Salminus*

maxillosus apresentou uma PcO_2 similar de 40 mmHg e, embora não possua respiração aérea, é uma espécie migradora muito ativa e percorre águas mais oxigenadas (SOUZA, 2001). No caso de *H. malabaricus* e *H. lacerdae* as PcO_2 foram 20 e 35 mmHg, respectivamente (RANTIN et al., 1992), eritrínídeos de respiração exclusivamente aquática, o primeiro vivendo preferencialmente em águas estagnadas e o segundo habitando ambientes de águas correntes. Em um estudo realizado por FERNANDES et al. (1994) sobre a superfície branquial desses eritrínídeos foi constatado que a área branquial respiratória de jeju é a mais reduzida (56,38 mm²/g) quando comparada com a traíra (331,38 mm²/g) e o trairão (132,34 mm²/g). Segundo estes autores, o aumento na área da superfície branquial pode estar envolvido na habilidade do peixe em viver em ambientes com oscilações de O_2 e não necessariamente ao seu modo de vida. Assim, o fato de jeju possuir a respiração aérea acessória parece compensar o alto valor da PcO_2 , pois peixes que possuem respiração aérea tendem a apresentar área branquial mais reduzida do que os de respiração exclusivamente aquática ou branquial (HUGHES & MUNSHI, 1979; ROY & MUNSHI, 1986).

Espécies de ambientes tropicais, independente da temperatura, podem apresentar baixos valores de PcO_2 . Isto significa, do ponto de vista ecológico, maior capacidade de regulação da tomada de O_2 do meio. Embora a eficiência na aquisição do O_2 ambiental seja diferente entre as espécies, sua sobrevivência depende da adequada relação fisiológica com a temperatura. Alguns estudos, como os realizados com a tilápia do Nilo, *O. niloticus*, por FERNANDES & RANTIN (1989), demonstraram que a PcO_2 apresentou-se independente da temperatura, pelo menos entre as temperaturas de 20-25°C e 30-35°C. Já o douradinho *Carassius auratus* (FRY & HART, 1948) e a perca *Micropterus salmoides* (CECH et al., 1979), apresentaram aumentos na PcO_2 com a elevação da temperatura que foram relacionados às demandas metabólicas requeridas pelo animal nas temperaturas de aclimatação. Esta relação, porém, não foi observada para *Cyprinus carpio* e *Onchohynchus mykiss* em estudos realizados por OTT et al. (1980).

TABELA I. Parâmetros respiratórios de algumas espécies de teleósteos, considerando o peso do animal (g), tipo de respiração, atividade e temperatura dos

experimentos sob condições de normóxia ambiental (modificado de SOUZA, 1999):

Espécie	Wt	Respiração	Atividade	T°C ±	VO₂	PcO₂	Ref.
<i>Cyprinus carpio</i>	1000-1500	Aquática	Lenta	25	48	20	1
<i>Micropterus salmoides</i>	230-470	Aquática	Ativa	25	102	40	2
<i>Lepomis macrochirus</i>	91-170	Aquática	Ativa	25	100	90	3
<i>Oreochromis niloticus</i>	271	Aquática	Moderada	20	39	19	4
<i>O. niloticus</i>	300	Aquática	Moderada	25	58	18	4
<i>O. niloticus</i>	263	Aquática	Moderada	30	72	29	4
<i>O. niloticus</i>	275	Aquática	Moderada	35	87	30	4
<i>Onchohynchus mykiss</i>	483-700	Aquática	Ativa	25	84	20	5
<i>Carassius auratus</i>	100	Aquática	Ativa	25	75		6
<i>Prochilodus scrofa</i>	249	Aquática	Moderada	25	90	21	7
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	200	Aquática	Moderada	25	72	30	8

TABELA I. (Continuação).

Espécie	Wt	Respiração	Atividade	T°C ± 1	VO ₂	PcO ₂	Ref.
<i>Collossoma macropomum</i>	659	Aquática	Moderada	25	78	24	9
<i>Salminus maxillosus</i>	2700-4000	Aquática	Ativa	25	74	42	10
<i>Hoplias malabaricus</i>	312	Aquática	Lenta	25	37	20	11
<i>Hoplias lacerdae</i>	375	Aquática	Moderada	25	53	35	12
<i>Channa maculata</i>	150-200	Bimodal	Moderada	25	70	40	13
<i>Hypostomus regani</i>	180-708	Bimodal	Lenta	25	31	34	14
<i>Rhinilepis strigosa</i>	316-1233	Bimodal	Lenta	25	23	22	15
<i>Piabucina festae</i>	17-80	Bimodal	Moderada	25	24	25	16
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	20-80	Bimodal	Ativa	25	80	80	17
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	200-300	Bimodal	Ativa	15	47	28	18
<i>H.unitaeniatus</i>	200-300	Bimodal	Ativa	20	83	33	18
<i>H.unitaeniatus</i>	200-300	Bimodal	Ativa	25	106	41	18
<i>H.unitaeniatus</i>	200-300	Bimodal	Ativa	30	113	52	18

O sombreado refere-se aos dados do presente estudo.

Referências: **1.** OTT et al. (1980); **2.** MOFFITT & CRAWSHAW (1983); **3.** CECH et al. (1979); **4.** SPITZER et al. (1969); **5.** FERNANDES & RANTIN (1989); **6.** MARICONDI-MASSARI et al. (1998); **7.** FERNANDES & RANTIN (1987); **8.** STEFFENSEN et al. (1982); **9.** DEJOURS et al. (1968); **10.** BARRIONUEVO (1991); **11.** FERNANDES et al. (1995); **12.** BARRIONUEVO & FERNANDES (1998); **13.** GUERRA (1992); **14.** CORRÊA (1996); **15.** SOUZA et al. (2001); **16.** RANTIN et al. (1998); **17.** RANTIN et al. (1993); **18.** RANTIN et al. (1992); **19.** RANTIN et al. (1993); **20.** RANTIN et al. (1992); **21.** YU & WOO (1985); **22.** MATTIAS et al. (1998); **23.** TAKASUSUKI et al. (1998); **24.** GRAHAM et al. (1977) e **25.** MATTIAS et al. (1996) e **26.** Presente estudo.

4.2. Ventilação Branquial (\dot{V}_G), Frequência Respiratória (f_R) e Volume Ventilatório (V_T).

A exemplo do que ocorre com os demais teleósteos oxi-reguladores já estudados, a hiperventilação foi um dos primeiros mecanismos fisiológicos acionados por *H. unitaeniatus* após a detecção na diminuição de O₂ ambiental, independentemente das temperaturas de aclimação, embora proporcionais a elas. Geralmente a hiperventilação é estimulada pelos níveis de O₂, CO₂ ou pH externos e internos e tende a assegurar a manutenção da chegada de O₂ na superfície branquial (RANDALL, 1982; PERRY & WOOD, 1989). Tal capacidade depende da temperatura e não se comporta da mesma forma para todas as espécies, pois está relacionada com o modo de vida do animal, a morfologia bucal e da câmara opercular e com a própria performance dos músculos ventilatórios da espécie (SPITZER et al., 1969; BALLINTIJN, 1972). Esta resposta é quase imediata, refletindo a ação dos quimiorreceptores de O₂ (MILSOM, 1993).

Em água normóxica o grupo de jeju a 25°C apresentou uma \dot{V}_G em torno de $423 \pm 33 \text{ mlH}_2\text{O.kg}^{-1}.\text{min.}^{-1}$. Este valor foi muito superior aos encontrados para a traíra e o trairão, que na mesma condição experimental apresentaram uma \dot{V}_G inferior a $150 \text{ mlH}_2\text{O.kg}^{-1}.\text{min.}^{-1}$ (RANTIN et al., 1992). Apesar das semelhanças morfológicas nos seus aparatos ventilatórios, são espécies ecologicamente diferentes, com demandas metabólicas, estratégias respiratórias e rotas bioquímicas distintas (DRIEDZIC et al., 1978; RANTIN et al., 1992; MORAES et al., 1996; POLEZ et al., 1998), além do fato do jeju apresentar respiração aérea acessória.

Os grupos de jejus aclimatados a 15 e 20°C, por apresentarem uma menor demanda metabólica em normóxia, puderam aumentar a ventilação branquial dentro de um maior espectro, o mesmo não ocorrendo com os peixes aclimatados a 25 e 30°C, que conseguiram aumentar a \dot{V}_G somente até a tensão de O₂ de 30 mmHg. Isto se deve também ao grande desgaste energético dos músculos operculares, que sofrem efeito direto da temperatura e ainda necessitam ventilar grandes volumes de água (HUGHES & ROBERTS, 1970).

Para amenizar os efeitos da hipóxia, distintas estratégias são utilizadas pelos peixes para otimizar a ventilação branquial. A alteração da \dot{V}_G pode ocorrer tanto pelo

aumento da f_R quanto pelo aumento do V_T . Os jejus aumentaram a \dot{V}_G em resposta à hipóxia gradual utilizando-se de um maior aumento do V_T do que da f_R . Tal estratégia tem sido utilizada pela maioria dos teleósteos submetidos à hipóxia, tais como *Ictalurus punctatus* (GERALD & CECH, 1970), *Oncorhynchus mykiss* (SMITH & JONES, 1982), *Oreochromis niloticus* (FERNANDES & RANTIN, 1989), *Hoplias malabaricus* (KALININ et al., 1993), *Prochilodus scrofa* (FERNANDES et al., 1995), *Hypostomus regani* (MATTIAS et al., 1998) e *Salminus maxillosus* (SOUZA, 2001). Entretanto, algumas espécies como *Cyprinus carpio* (MARVIN & HEATH, 1968), *Lepomis macrochirus* (LOMHOLT & JOHANSEN, 1979) e *Piaractus mesopotamicus* (AGUIAR et al., 2002) utilizam a estratégia de aumentar mais a f_R que o V_T . Já *Hoplias lacerdae* aumenta concomitantemente a f_R e o V_T (RANTIN et al., 1992).

A predominância desta estratégia, ou seja, um aumento proporcionalmente maior do V_T do que da f_R , tem sido documentada para um grande número de espécies de teleósteos (cf. SMITH & JONES, 1982; FERNANDES & RANTIN, 1989). Entretanto, este tipo de resposta parece surpreendente, pois a maioria dos peixes possui um enorme potencial para aumentar a f_R após um padrão de respiração intermitente (LOMHOLT & JOHANSEN, 1979). Esta estratégia pode ser empregada devido a uma constante velocidade de contração muscular, que é mais econômica do ponto de vista energético, pois altas frequências de contração são limitadas pelo trabalho contra a alta viscosidade interna dos músculos ventilatórios e pela própria água da corrente ventilatória (RANTIN et al., 1992).

Um exemplo da interferência da temperatura na eficiência da musculatura ventilatória pode ser observado para a truta *O. mykiss*. Este animal exposto a altas temperaturas apresentou uma redução na resistência branquial, com conseqüente alteração no acoplamento entre as bombas bucal e opercular. Já em baixas temperaturas a performance muscular é usualmente melhor. Durante as estações frias *O. mykiss* apresenta uma melhor performance muscular do que nos meses de verão (HUGHES & ROBERTS, 1970). A melhoria na performance é devido ao maior consumo de O_2 pelos diferentes músculos e pelo animal como um todo após aclimação (TSUKUDA et al., 1985), sustentada pela maior produção aeróbica de ATP na mitocôndria (JOHNSTON et al., 1985). O mesmo pode ter ocorrido nos jejus aclimatados a 15 e 20°C.

4.3. Extração de Oxigênio da Corrente Ventilatória (EO₂).

Um maior volume de água bombeado sobre as brânquias tende a passar mais rapidamente sobre elas, o que pode vir a reduzir a eficiência das trocas gasosas devido ao menor tempo de difusão para o O₂ e do conseqüente desequilíbrio entre a ventilação e a perfusão do sangue nas lamelas secundárias (HUGHES & SAUNDERS, 1970; FERNANDES & RANTIN, 1989). Tais considerações podem justificar a redução gradativa na EO₂ do jeju durante a hipóxia gradual, cujos valores decresceram em cerca de 50% sob hipóxia mais severa.

Independente da temperatura de aclimação, os jejus apresentaram uma EO₂ média de 67% em normóxia. Comparando os dados obtidos em jeju no presente trabalho com os de *H. malabaricus* e *H. lacerdae* analisados por RANTIN et al. (1992) pode-se constatar que a EO₂ média para os jejus foi de 67% em normóxia, dos *H. malabaricus* foi em torno de 80% mantendo-se constante até atingir a PcO₂ de 20 mmHg e de *H. lacerdae* foi de 75% e, nesta espécie assim como o jeju, a EO₂ decresceu gradualmente com as reduções da PwO₂. Estas reduções também foram observadas para tilápia *O. niloticus* (FERNANDES & RANTIN, 1989) e para a truta *O. mykiss* (HUGHES & SAUNDERS, 1970). A perda da capacidade de extração de O₂ da corrente ventilatória em jeju em resposta à hipóxia gradual também deve estar relacionada à reduzida superfície funcional respiratória desta espécie, o que restringe a difusão do O₂ para a corrente sangüínea.

A solubilidade do O₂ no meio aquático é inversamente influenciada pela temperatura e, conseqüentemente, pode alterar a disponibilidade de O₂ aos peixes. Além disso, a elevação da temperatura reduz a afinidade da hemoglobina ao O₂ favorecendo a transferência deste gás para os tecidos. Entretanto, esta redução dificulta a captação do O₂ pelo sangue nas lamelas secundárias, sendo o inverso esperado para baixas temperaturas (GLASS et al., 1990; MURAD et al., 1990). Contudo, estes efeitos podem ser contornados parcialmente pelos teleósteos de água doce pelo aumento da capacidade do sangue em transportar O₂ após um período de aclimação (HAZEL & PROSSER,

1974). A adaptação da afinidade da hemoglobina pelo O₂ e a presença de múltiplas hemoglobinas (polimorfismo) são importantes ferramentas no sucesso evolutivo dos peixes frente a oscilações na temperatura e no O₂ ambiental (WOOD, 1980).

4.4. Freqüência Cardíaca (f_H).

A resposta cardíaca mais característica dos teleósteos à hipóxia é o desenvolvimento de uma bradicardia reflexa, seguida de ajustes cardiovasculares (FARRELL, 1984; GRAHAM & FARRELL, 1989; GLASS et al., 1991; RANTIN et al., 1993). Acredita-se que a função desta bradicardia, embora ainda muito controversa, seja a de aumentar o tempo de permanência do sangue no ventrículo e, conseqüentemente, melhorar a troca gasosa no miocárdio e a relação difusão/perfusão nas lamelas secundárias pela passagem mais lenta do sangue por estas estruturas de troca gasosa (FARRELL, 1984).

Curiosamente os jejus não apresentaram alterações significativas na f_H em resposta à hipóxia nas temperaturas de aclimação de 15 e 20°C. O não desenvolvimento de bradicardia hipóxica talvez se deva ao fato de as f_H nessas temperaturas de aclimação já estarem tão baixas que torna-se difícil uma modulação no sentido de se induzir uma f_H ainda mais baixa. A modulação da freqüência cardíaca nos eritrinídeos já é bem conhecida. Ela é desencadeada por receptores de O₂ localizados no primeiro arco branquial e orientados internamente, ou seja, monitorando a PO₂ do sangue (SUNDIN et al., 1999; LOPES et al., 2002).

TSUKUDA et al. (1985) e GRAHAM & FARRELL (1989) verificaram um aumento na massa cardíaca relativa de alguns teleósteos quando aclimatadas ao frio, sendo considerado um mecanismo geral de compensação à temperatura entre os teleósteos. Este mecanismo aumenta o débito cardíaco, permitindo um maior enchimento do coração e um aumento na força de contração do miocárdio ventricular, o que compensa a redução na f_H . Isto, porém, não ocorre em animais aclimatados ao calor. Um fato interessante foi observado por DRIEDZIC et al. (1978) quando analisaram o coração de eritrinídeos. Eles constataram que a massa normalizada do coração com

relação ao peso corpóreo é consideravelmente maior para as espécies de respiração aérea comparativamente às espécies de respiração exclusivamente aquática. Estes autores acreditam que esta diferença deve-se ao trabalho extra executado pelos respiradores aéreos em bombear sangue através de sistemas respiratórios vascularizados (WILSON et al., 1978).

Algumas espécies de teleósteos exibem uma compensação térmica positiva em resposta a baixas temperaturas sazonais. Isso é evidenciado pelo aumento na f_H e na capacidade de manter o desenvolvimento de força em elevadas frequências. Um componente dessa resposta é a diminuição no tempo de relaxamento do miocárdio. Os aumentos na frequência de contração máxima e no tamanho do coração podem contribuir para o aumento do volume sistólico máximo. Em algumas espécies há um aumento no potencial metabólico devido aos elevados níveis das enzimas do metabolismo energético. Frequentemente são observados aumentos nas enzimas mitocondriais necessárias ao catabolismo aeróbico dos ácidos graxos (DRIEDZIC & GESSER, 1994; EGGINTON, 1997).

Em seus estudos com corações isolados e perfundidos do teleósteo *Hemirhamphys americanus*, GRAHAM & FARRELL (1985) verificaram que os corações testados nos meses de verão foram mais sensíveis ao aumento na pressão de preenchimento que os corações removidos dos animais nos meses de inverno. TSUKUDA (1990) verificaram que os corações isolados e perfundidos de peixes dourados *Carassius auratus* aclimatados a 10°C exibiram maiores taxas de contração que os corações de peixes aclimatados a 25°C, quando ambos os grupos de aclimação foram testados a baixas temperaturas.

A bradicardia hipóxica, entretanto, foi registrada durante a hipóxia gradual nas temperaturas de aclimação de 25 e 30°C. A exemplo do que fora observado por RANTIN et al. (1993) para a traíra e o trairão, o desenvolvimento da bradicardia se deu abaixo da P_{cO_2} em ambas temperaturas de aclimação.

A temperatura limita o batimento máximo do músculo cardíaco, pois altera as reações químicas requeridas durante a excitação-contração, bem como a taxa de difusão. Entretanto, a força de contração independe da temperatura. Assim, em termos de função cardíaca, a temperatura parece afetar diretamente as propriedades intrínsecas do coração

e, indiretamente, a função cardíaca (FARRELL, 1984; RALL & WOLEDGE, 1990; PELOUCH & VORNANEN, 1996; COSTA et al., 2000). A baixa viscosidade do sangue, em altas temperaturas e alta viscosidade em baixas temperaturas pode afetar diretamente a resistência vascular, que por sua vez afeta a eficiência do coração em bombear o sangue (FARRELL, 1984).

4.5. Frequência (f_{RA}) e o Tempo (T_{RA}) de Respiração Aérea Acessória.

No ambiente natural a capacidade de extração de O_2 atmosférico pelos peixes pode ser influenciada por diversos fatores: a quantidade de O_2 e CO_2 no meio, a temperatura, a afinidade do sangue- O_2 , a difusão do O_2 pelas estruturas respiratórias, o nível de atividade, o comportamento e a aclimação (KRAMER & GRAHAM, 1976; GEE, 1986; HILLMAN & WHITERS, 1987). A presença de toxinas na água, o nível de claridade do ambiente e o período do dia também podem interferir na frequência e no tempo de utilização da respiração aérea (KULAKKATTOLICKAL & KRAMER, 1988). Outros estudos demonstraram que reduções na frequência e no tempo de permanência da tomada de O_2 aéreo podem ocorrer em resposta a distúrbios na superfície (KRAMER & GRAHAM, 1976) e que estas reduções estão associadas ao aumento da ventilação branquial na fase aquática (GEE, 1980; TALLQVIST et al., 1999).

H. unitaeniatus é um respirador aéreo facultativo e possui a parte anterior da bexiga posterior muito vascularizada, onde ocorre as trocas gasosas (CARTER & BEADLE, 1931; KRAMER, 1978, GRAHAM, 1997) (Fig. 17). Este tipo de respiração, segundo STEVENS & HOLETON (1978), mostra ser energeticamente menos custosa que a respiração aquática. Estes autores afirmam ainda que a respiração aérea nesta espécie contribui, em águas normóxicas quando o requerimento de O_2 atmosférico não é necessário, com cerca de 25% do O_2 utilizado no seu metabolismo. Esta vantagem é mais pronunciada com o declínio de O_2 ambiental, pois torna possível a manutenção de uma pressão arterial de O_2 sangüínea adequada (HUGHES & SHELTON, 1962). Além disso, a extração de O_2 do meio aéreo é uma estratégia que capacita a espécie a ocupar e

colonizar ambientes em que a competição interespecífica e a pressão predatória são reduzidas (JUNK et al., 1983).

Para a tomada de O₂ no meio aéreo, o jeju deslocava-se obliquamente à superfície da água com inspiração precedendo a expiração, eliminando os gases provenientes da bexiga natatória através das aberturas operculares, que neste momento estão próximas à superfície, retornando em seguida para o fundo. Estas observações coincidem com os relatos de KRAMER (1978) e CHAVES (1992). Respiradores aéreos como *Pantodon* (SCHWARTZ, 1969) e *Piabucina* (GRAHAM et al., 1977) também apresentam este comportamento respiratório. Tal comportamento é considerado uma importante estratégia adaptativa anti-predador, pois reduz o tempo de permanência do animal na superfície da água (KRAMER & GRAHAM, 1976).

A f_{RA} e o tempo despendido na respiração aérea foram diretamente proporcionais às temperaturas de aclimação e inversamente proporcionais às reduções de O₂. CHAVES (1992) verificou que o jeju em hipóxia extrai menos O₂ a cada tomada aérea em relação ao metabolismo. Tal fato pode explicar a maior frequência de utilização da fase aérea durante a progressiva diminuição na concentração de O₂. Aumentos na f_{RA} com a elevação da temperatura têm sido observados também para outros respiradores aéreos, tais como *Amia* (HORN & RIGGS, 1973), *Umbra* (GEE, 1980), *Ancistrus* (GRAHAM & BAIRD, 1982) e *Channa maculata* (YU & WOO, 1985).

Tanto a f_{RA} quanto T_{RA} de jeju deram-se sempre imediatamente abaixo das P_{cO_2} , independente da temperatura de aclimação, tendo esta tensão como seu limiar. A 25°C a P_{cO_2} obtida foi de 41 mmHg, coincidindo com os dados obtidos por WILLMER (1934), que demonstrou que a respiração aérea de jeju se torna muito mais freqüente quando o teor de O₂ cai abaixo de 40 mmHg.

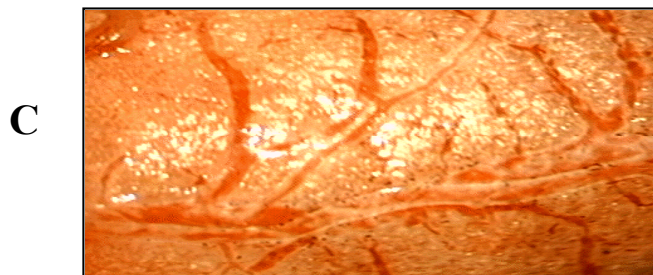


Figura 17. **A.** Bexiga natatória de *Hoplerythrinus unitaeniatus*; **B.** Câmara posterior da bexiga natatória; **C.** Detalhe da vascularização na porção anterior da câmara posterior da bexiga natatória.

Portanto, a respiração aérea não somente contribui para manter um adequado aporte de O_2 durante a hipóxia ambiental, mas também serviu para suportar a elevada demanda de O_2 em temperaturas mais elevadas. Assim, além da perda da capacidade de manter a $\dot{V}O_2$ constante por prolongada hipóxia, os peixes ainda defrontaram-se com elevadas \dot{V}_G e baixas EO_2 . Somados todos estes fatores, os peixes são compelidos a lançar mão da respiração aérea acessória como o único meio de compensar a perda da transferência de O_2 para as brânquias e, assim, assegurar uma transferência adequada do O_2 para os tecidos na tentativa de se manter o metabolismo aeróbico.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos no presente trabalho permitem-nos concluir:

- a) O jeju *Hoplerythrinus unitaeniatus*, independentemente da temperatura de aclimatação a que foi submetido, mostrou ser uma espécie oxi-reguladora mantendo uma $\dot{V}O_2$ constante até atingir as respectivas PcO_2 . Baseado nas diferentes PcO_2 o tipo de compensação exibido pela espécie foi “parcial” ou do tipo 3 de acordo com a classificação de PRECHT et al. (1973).
- b) Esta espécie ajustou com eficiência sua $\dot{V}O_2$ aos diferentes regimes térmicos com redução no consumo de O_2 em baixas temperaturas e um aumento nas temperaturas mais elevadas.
- c) A espécie compensou as reduções de O_2 do meio através de um acentuado e progressivo aumento na ventilação branquial (\dot{V}_G), resultante principalmente de um maior aumento do volume ventilatório (V_T) do que da frequência respiratória (f_R). Esse mecanismo de compensação à hipóxia é característico de peixes que regulam eficientemente a tomada de O_2 do meio e, aparentemente, é um mecanismo de menor custo energético para o animal.
- d) Tal mecanismo de compensação, entretanto, não foi capaz de assegurar uma adequada extração de O_2 da corrente ventilatória. Em todas as temperaturas de aclimatação estudadas a EO_2 decresceu gradualmente com a redução de O_2 do meio e a temperatura não teve praticamente nenhum efeito sobre este parâmetro.
- e) A PcO_2 foi o limiar para o desencadeamento da respiração aérea acessória em *H. unitaeniatus* em todas as temperaturas de aclimatação.

6. REFERÊNCIAS

ALMEIDA-VAL, V. M.; VAL, A. L. Adaptação Bioquímica em peixes na Amazônia. **Ciência Hoje**, v. 52, p. 165-179, 1990.

AGUIAR, L. H.; KALININ, A. L.; RANTIN, F. T. The effects of temperature on the cardio-respiratory function of the neotropical fish *Piaractus mesopotamicus*. **J. Therm. Biol.**, v. 27, p. 299-308, 2002.

AZEVEDO, P.; GOMES, A. L. Contribuição ao estudo da traíra *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1974). **Bol. Ind. An.**, v. 5, p. 15-64, 1943.

BALLINTIYN, C. M. Efficiency, mechanics and motor control of fish respiration. **Respir. Physiol.**, v. 14, p. 125-141, 1972.

BARRIONUEVO, W. R. **Respostas fisiológicas de *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1881) à variações de temperatura e oxigênio: aclimação térmica, temperaturas letais de O₂ e taxa metabólica relacionadas ao crescimento da espécie em cultivo semi-intensivo**. 1991, 165 f. Dissertação. Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos/SP.

BARRIONUEVO, W. R.; FERNANDES, M. N. Time-course of respiratory metabolic adjustments of a South American fish, *Prochilodus scrofa*, exposed to low and high temperatures. **J. Appl. Ichthyol.**, v. 14, p. 37-41, 1998.

BERSCHICK, P.; BRIDGES, C. R.; GRIESHABER, M. K. The influence of hyperoxia, hypoxia and temperature on the respiratory physiology of the intertidal rockpool fish *Gobius cobitis* Pallas. **J. Exp. Biol.**, v. 130, p. 369-387, 1987.

BICUDO, J. P.; JOHANSEN, K. Respiratory gas exchange in the air breathing fish, *Synbranchus marmoratus*. **Env. Biol. Fish.**, v. 4, p. 55-64, 1979.

BLACK, M. C.; MILLSAP, D. S.; McCARTHY, J. F. Effects of acute temperature change on respiration and toxicant uptake by Rainbow trout, *Salmo gairdneri* (Richardson). **Physiol. Zool.**, v. 64, n. 1, p. 145-168, 1991.

BRAWN, E.; JUNK, W. J. Morphological adaptation of two Amazonian characoids (Pisces) for surviving in oxygen deficient waters. **Int. Ver. Gesamten Hydrobiol.**, v. 67, n. 6, p. 869-886, 1982.

BRETT, J. R. Thermal requirements of fish – Three decades of study, 1940-1970. **Trans. Biol. Probl. Water Pol.**, p. 110-117, 1959.

BRETT, J. R. Temperature animals fishes. In: Okine (ed), **Marine Ecology**. New York, v. 1, p. 515-560, 1970.

BRIDGES, C. R. Respiratory adaptation in intertidal fish. **Am. Zool.**, v. 28, p. 79-96, 1988.

BRITSKI, H. A.; SILIMON, K. Z. S.; LOPES, B. S. **Peixes do Pantanal. Manual de identificação**. Brasília: Embrapa-SPI, Corumbá: Embrapa-CPAP, 1999, 184 p.

BULLOCK, T. H. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. **Biol. Rev.**, v. 30, p. 311-342, 1955.

CAMERON, J. N., WOOD, C. M. Renal function and acid-base regulation in two Amazonian erythrinid fishes: *Hoplias malabaricus*, a water breather, and *Hoplerythrinus unitaeniatus*, a facultative air breather. **Can. J. Zool.**, v. 56, p. 917-930, 1978.

CAMPBELL, C. M.; DAVIES, P. S. Thermal acclimation in the teleost *Blennius pholis* (L). **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 52A, p. 147-151, 1975.

CARTER, G. S.; BEADLE, L. C. The fauna of the swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its environmental. III Respiratory adaptation in the fishes. **J. Zool. Linn. Soc.**, v. 37, p. 327-366, 1931.

CECH, J. J. Jr.; CAMPAGNA, C. G.; MITCHELL, S. J. Respiratory responses of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) to environmental changes in temperature and dissolved oxygen. **Trans. Amer. Fish. Soc.**, v. 108, p. 166-171, 1979.

CHAVES, R. J. **Respiração aérea nos peixes teleósteos *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Cypriniformes, Erythrinidae), *Hoplosternus littorale* (Siluriformes, Callichthyidae) e no dipnóico *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi, Lepidosirenidae)**. 1992, 62 f. Dissertação. Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro/SP.

CORRÊA, C. F. **Efeitos das reduções graduais do oxigênio ambiental sobre a função cardio-respiratória de tambaqui, *Colossa macropomum* (Cuvier, 1818) (Teleostei, Serrasalminidae)**. 1996, 109 f. Dissertação. Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos/SP.

COSSINS, C. F.; BOWLER, K. **Temperature Biology of Animals**. New York and London, Chapman & Hall, 1987, 327 p.

COSTA, M. J.; RIVAROLI, L.; RANTIN, F. T.; KALININ, A. L. Cardiac tissue function of the teleost fish *Oreochromis niloticus* under different thermal conditions. **J. Therm. Biol.**, v. 25, p. 373-379, 2000.

CRAWSHAW, L. I. Responses to rapid temperature change in vertebrate ectotherms. **Amer. Zool.**, v. 19, p. 225-237, 1979.

DA SILVA, C. J. **Influência da variação do nível d'água sobre a estrutura e funcionamento de uma área alagável do Pantanal Matogrossense (Pantanal de Barão de Melgaço, Município de Santo Antônio de Leverger e Barão de Melgaço-MT)**. 1990. 224 f. Tese. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos/SP.

DÍAZ, F.; BÜCKLE, F. Effect of the critical thermal maximum on the preferred temperatures of *Ictalurus punctatus* exposed to constant and fluctuating temperatures. **J. Therm. Biol.**, v. 24, p. 155-160, 1999.

DEJOURS, P.; ARMAND, J. VERRIEST, G. Carbon dioxide dissociation curves of water and gas exchange of water breathers. **Respir. Physiol.**, v. 5, p. 23-33, 1968.

DRIEDZIC, W. R. et al. Alterations in energy metabolism associated with the transition from water to air breathing in fish. **Can. J. Zool.**, v. 56, p. 730-735, 1978.

DRIEDZIC, W. R.; GESSER, H. Energy metabolism and contractility ectothermic vertebrate hearts: Hypoxia, acidosis and low temperature. **Physiol. Rev.**, v. 74, n. 1, p. 221-258, 1994.

DUTHIE, G. G.; HOULIHAN, D. F. The effect single step and fluctuating temperature changes on the oxygen consumption of flounders, *Platichthys flesus* (L.): lack of temperature adaptation. **J. Fish Biol.**, v. 21, p. 215-226, 1982.

EGGINTON, S. Control of tissue blood flow at very low temperatures. **J. Therm. Biol.**, v. 22, n. 6, p. 403-407, 1997.

ELLIS, K. V.; WHITE, G.; WARN, A. E. **Surface water pollution and its control**. MacMillan Press Ltd., London, 1989, p. 208-216.

ESTEVEZ, F. A. **Fundamentos de limnologia**. Ed. Interciência Ltda. 1988. 575 p.

FAHMY, F. K. Heterogenous acclimation of fish to temperature. **Can. J. Zool.**, v. 50, p. 1035-1037, 1972.

FARRELL, A. P. Cardiovascular events associated with air-breathing in two teleosts, *Hoplerythrinus unitaeniatus* and *Arapaima gigas*. **Can. J. Zool.**, v. 56, p. 953-958, 1978.

FARRELL, A. P. A review of cardiac performance in the teleost heart: intrinsic and humoral regulation. **Can. J. Zool.**, v. 62, p. 523-536, 1984.

FARRELL, A. P.; RANDALL, D. J. Air-breathing mechanisms in two Amazonian teleosts, *Arapaima gigas* and *Hoplerythrinus unitaeniatus*. **Can. J. Zool.**, v. 56, p. 939-945, 1978.

FERNANDES, M. N.; RANTIN, F. T.; ROSA, L. L. L. Estudo morfofuncional comparativo das brânquias de três espécies da família Erythrinidae (Pisces, Teleostei): *Hoplias malabaricus*, *Hoplias lacerdae* e *Hoplerythrinus unitaeniatus*. **Ciênc. Cult. (Supl.)**, v. 37, n. 7, p. 608, 1984.

FERNANDES, M. N.; RANTIN, F. T. Thermal acclimation of *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae). **Rev. Hydrobiol. Trop.**, v. 19, n. 3-4, p. 163-168, 1986a.

FERNANDES, M. N.; RANTIN, F. T. Lethal temperatures of *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae). **Rev. Brasil. Biol.**, v. 46, n. 3, p. 589-595, 1986b.

FERNANDES, M. N.; RANTIN, F. T. Respiratory responses of *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae) to environmental reductions of dissolved oxygen. **Bol. Fisiol. Anin. Univ. S. Paulo**, v. 11, p. 51-60, 1987.

FERNANDES, M. N.; RANTIN, F. T. Respiratory responses of *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae) to environmental hypoxia under different thermal conditions. **J. Fish Biol.**, v. 35, p. 509-519, 1989.

FERNANDES, M. N. et al. Comparative study of gill dimension of three erythrinid species in relation to their respiratory function. **Can. J. Zool.**, v. 72, p. 160-165, 1994.

FERNANDES, M. N.; BARRIONUEVO, W. R.; RANTIN, F. T. Effects of thermal stress on respiratory responses to hipoxia of a South American Prochilodontid fish, *Prochilodus scrofa*. **J. Fish Biol.**, v. 46, p.123-133, 1995.

FERNADES, M. N.; MORON, S. E. Respiratory organs in Erythrinidae fishes. In: **International Congress on Biology of Fishes**. San Francisco State University, San Francisco, CA, USA, 1996. 141 p.

FERNANDES, M. N. et al. Aquatic respiration in facultative air-breathing fish: effects of temperature and hypoxia. In: VAL, A. L.; ALMEIDA-VAL, V. M. F. (eds.). **Biology of Tropical Fishes**. INPA, Manaus, cap. 27, 1999. p. 341-352.

FOWLER, F.; ALMEIDA TOLEDO, L. F. ; TOLEDO FILHO, S. A. Os Peixes de Água Doce do Brasil. **Arqu. Zool. Est. São Paulo**, v. 6, p. 205-404, 1950.

FRITSCH, R.; NILSSON, S. Cardiovascular and ventilatory control during hypoxia. In: RANKIN, J. C.; JENSEN, F. B. (eds.). **Fish Ecophysiology**. Chapman & Hall Press, London. 1993. p. 180-206.

FRY, F. E. J. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: HOAR, W. S.; RANDALL, D. J. (eds.). **Fish Physiology**. London: Academic Press. 1971. p. 1-98.

FRY, F. E. J.; HART, J. S. The relationship of temperature to oxygen consumption in the goldfish. **Biol. Bull.**, v. 94, p. 169-175, 1948.

GEE, J. H. Respiratory patterns and antipredator responses in the central mudminnow, *Umbra limi*, a continuous, facultative, air-breathing fish. **Can. J. Zool.**, v. 58. p. 819-827, 1980.

GEE, J. H. Buoyancy control of four species of eleotrid fishes during aquatic surface respiration. **Environ. Biol. Fishes**, v. 16, p. 269-278, 1986.

GEE, J. H.; TALLMAN, R. F.; SMART, H. J. Reactions of some great plains fishes to progressive hypoxia. **Can. J. Zool.**, v. 56, n. 9, p. 1030-1037, 1978.

GEHRKE, P. C.; FIELDER, D. R. Effects of temperature and dissolved oxygen on heart rate, ventilation rate and oxygen consumption of spangled perch, *Leiopotherapon unicolor* (Gunther 1859), (Percoidei, Teraponidae). **J. Comp. Physiol.**, v. 157, p. 771-782, 1988.

GERALD, J. W.; CECH, J. J. Jr. Respiratory responses of juvenile catfish (*Ictalurus punctatus*) to hypoxic conditions. **Physiol. Zool.**, v. 43, p. 47-54, 1970.

GIULIANO-CAETANO, L.; BERTOLLO, C. A. Variação cariotípica em *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Pisces, Erythrinidae) de Manaus (AM). **Ciênc. Cult. (Supl.)**, v. 36, p. 863, 1984.

GIULIANO-CAETANO, L.; BERTOLLO, C. A. Karyotype variability in *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Characiformes, Erythrinidae). I. Chromosome polymorphism in the Rio Negro population (Manaus, State of Amazonas). **Rev. Brasil. Genet.**, v. 11, n. 2, p. 299-306, 1988.

GLASS, M. L. Ventilatory responses hypoxia in ectothermic vertebrates. In: WOOD, S. C. et al. **Physiological Adaptations in Vertebrates: lung biology in health and disease**. Respiration circulation and metabolism. New York: Basel, 1992. p. 97-118.

GLASS, M. L. et al. Combined effects of environmental PO₂ e temperature on ventilation and blood gases in the carp *Cyprinus carpio* L. **J. Exp. Biol.**, v. 148, p.1-17, 1990.

GLASS, M. L. et al. Cardio-respiratory synchronization and myocardial function in hypoxic carp, *Cyprinus carpio* L. **J. Fish Biol.**, v. 39, p. 143-149, 1991.

GODOY, M. P. Família Erythrinidae. In: GODOY, M. P (ed.). **Peixes do Brasil, subordem Characoidei**. v. 3, Piracicaba, São Paulo, Editora Franciscana, 1975.

GODOY, M. P. **Rio Iguazu, Paraná, Brasil: Reconhecimento da ictiofauna, modificações ambientais e usos múltiplos dos reservatórios**. Eletrosul, 1979.

GUSMÃO, E. A. **O gás sulfídrico e a respiração de duas espécies de peixes teleósteos, *Hoplosternum littorale* e *Colossoma macropomum*: Distribuição, tolerância e adaptação**. 2000, 107 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos/SP.

GRAHAM, J. B. **Air-Breathing Fishes.**, San Diego, Academic Press. 1997. 299 p.

GRAHAM, J. B.; KRAMER, D. L.; PINEDA, E. Respiration of the air breathing fish *Piabucina festae*. **J. Comp. Physiol.**, v. 122, p. 295-310, 1977.

GRAHAM, J. B.; BAIRD, T. A. The transition to air-breathing in fishes. I. Environmental effects on the facultative air breathing of *Ancistrus chargresi* and *Hypostomus plecostomus* (Loricariidae). **J. Exp. Biol.**, v. 96, p. 53-67, 1982.

GRAHAM, M. S.; FARRELL, A. P. The seasonal intrinsic cardiac performance of a marine teleost. **J. Exp. Biol.**, v. 118, p. 173-183, 1985.

GRAHAM, M. S.; FARRELL, A. P. The effects of temperature acclimation and adrenaline on the performance of a perfused trout heart. **Physiol. Zool.**, v. 62, n. 1, p. 38-61, 1989.

GRAHAM, M. S.; FARRELL, A. P. Myocardial oxygen consumption in trout acclimated to 5°C and 15°C. **Physiol. Zool.**, v. 63, n. 3, p. 536-554, 1990.

GRIFFITH, J. S.; ALBERDICE, D. F. Effects of acclimation and acute temperature experience on the swimming speed of juvenile coho salmon. **J. Fisheries Res. Board Can.**, v. 29, p. 251-264, 1972.

GRIGG, G. C. The failure of oxygen transport in a fish at low levels of ambient oxygen. **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 29, p.1253-1257, 1969.

GUERRA, C. D. R. **Respostas cardio-respiratórias de pacu, *Piaractus mesopotamicus* (HOLBERG, 1887), às variações de oxigênio no ambiente e durante a recuperação subsequente.** 1992. 140 f. Dissertação. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos/SP.

HAMILTON, S. K.; SOUZA, O. C.; COUTINHO, M. E. Dynamics of floodplain inundation in the alluvial fan of the Taquari River (Pantanal, Brazil). **Verh. Internat. Verein. Limnol.**, v. 26, p. 916-922, 1998.

HAZEL, J. R.; PROSSER, C. L. Molecular mechanisms of temperature compensation in poikilotherms. **Physiol. Reviews**, v. 54, n. 3, p. 620-677, 1974.

HILLMAN, S. S.; WITHERS, P. C. Oxygen consumption during aerial activity in aquatic and amphibious fish. **Copeia**, v. 1987, p. 232-234, 1987.

HOCHACHKA, P. W. **Living without oxygen. Closed and open systems in hypoxia tolerance.** Cambridge: Harvard University Press. 1980. 181 p.

HOCHACHKA, P. W. **Muscles as molecular and metabolic machines.** Boca Raton: CRC Press, 1994. 158 p.

HOCHACHKA, P. W. et al. Metabolic biochemistry of water vs. Air-breathing fishes: muscle enzymes and ultrastructure. **Can. J. Zool.**, v. 56, n. 4, p. 736-742, 1978.

HOCHACHKA, P. W.; SOMERO, G. N. **Strategies of biochemical adaptation.** Philadelphia: Saunders. 1984. 537 p.

HOLETON, G. F.; RANDALL, D. J. The effect of hypoxia upon the partial pressure of gases in the blood and afferent and efferent to the gills of rainbow trout. **J. Exp. Biol.**, v. 46, p. 317-327, 1967.

HORN, M. H.; RIGGS, C. D. E. Effects of temperature and light on the rate of air breathing of the bowfin, *Amia calva*. **Copeia**, p. 653-657, 1973.

HUGHES, G. M.; SHELTON, G. Respiratory mechanisms and their nervous control in fish. **Comp. Physiol. Biochem.**, v. 1, p. 275-364, 1962.

HUGHES, G. M.; ROBERTS, J. L. A study of the effect of temperature changes on the respiratory pumps of the rainbow trout. **J. Exp. Biol.**, v. 52, p. 177-192, 1970.

HUGHES, G. M.; SAUNDERS, R. L. Responses of respiratory pumps to hypoxia in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). **J. Exp. Biol.**, v. 53, p. 529-545, 1970.

HUGHES, G. M.; MUNSHI, J. S. D. Fine structure of the gills of some Indian air-breathing fishes. **J. Morphol.**, v. 160, p. 169-194, 1979.

HUGHES, G. M. et al. Respiration of the carp, *Cyprinus carpio* L. at 10°C and 20°C and the effects of the hypoxia. **J. Fish Biol.**, v. 22, p. 613-628, 1983.

JAGER, S.; DEKKERS, W. J. Relations between gill structure and activity in fish. **Netherlands J. Zool.**, v. 25, p. 276-308, 1975.

JENSEN, F. B.; NIKIMA, M.; WEBER, R. E. Environmental perturbations of oxygen transport in teleost fishes: causes consequences and compensations. In: RANKIN, J. C.; JENSEN, F. B. (eds.). **Fish Ecophysiology**. London: Chapman & Hall, 1993. p. 161-179.

JOHANSEN, K. Air breathing in fishes. In: HOAR, W. S.; RANDALL, D. J. (eds.). **Fish Physiol**. Acad. Press., New York, v. 4, 1970, p. 361-411.

JOHNSTON, I. A.; SIDELL, B. D.; DRIEDZIC, W. R. Force-velocity characteristics and metabolism of carp muscle fibres following temperature acclimation. **J. Exp. Biol.**, v. 119, p. 239-249, 1985.

JONES, D. R. Theoretical Analysis of Factors which may Limit the Maximum Oxygen Uptake of Fish: The Oxygen Cost of the Cardiac and Branchial Pumps. **J. Theor. Biol.**, v. 32, p. 341-349, 1971.

JUNK, W. J.; SOARES, G. M.; CARVALHO, F. M. Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (Lago Camaleão), with special reference to extreme oxygen conditions. **Amazoniana**, v. 7, n. 4, p. 397-431, 1983.

KALININ, A. L.; RANTIN, F. T. R.; GLASS, M. Dependence on body size of respiratory function in *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Erythrinidae) during graded hypoxia. **Fish Physiol. Biochem.**, v. 2, p. 47-51, 1993.

KALININ, A. L.; GLASS, M L.; RANTIN, F. T. A comparison of directly measured and estimated gill ventilation in the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 122A, p. 207-211, 1999.

KANUNGO, M. S.; PROSSER, C. L. Physiological and biochemical adaptation of goldfish to goldfish to cold and warm temperatures. In: **Standard and active oxygen consumptions of cold and warm-acclimated goldfish at various temperatures**. v. 54, p. 259-263, 1959.

KRAMER, D. L. Ventilation of the respiratory gas bladder in *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Pisces, Characoidei, Erythrinidae). **Can. J. Zool.**, v. 56, p. 931-938, 1978.

KRAMER, D. L. The evolutionary ecology of respiratory mode in fishes: an analysis based on the cost of breathing. **Env. Biol. Fish.**, v. 9, n. 2, p. 145-158, 1983.

KRAMER, D. L. Dissolved oxygen and fish behavior. **Env. Biol. Fish.**, v. 18, n. 2, p. 81-92, 1987.

KRAMER, D. L.; GRAHAM, J. B. Synchronous air breathing, a social component of respiration in fishes. **Copeia**, n. 4, p. 689-696, 1976.

KRAMER, D. L. et al. The fishes and the aquatic environmental of the central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns. **Can. J. Zool.**, v. 56, p. 717-729, 1978.

KULAKKATTOLICKAL, A. T.; KRAMER, D. L. The role of air breathing in the resistance of bimodally respiring fish to waterborne toxins. **J. Fish Biol.**, v.32, p. 119-127, 1988.

LAGERSPETZ, K. Y. H. Temperature acclimation and the nervous system. **Biol. Rev.**, v. 49, p. 477-514, 1974.

LOMHOLT, J. P.; JOHANSEN, K. Hypoxia acclimation in carp: how it effects oxygen uptake, ventilation and oxygen extraction from water. **Physiol. Zool.**, v. 52, p. 38-49, 1979.

LOPES, J. M. et al. Cardiorespiratory responses to oxygen and carbon dioxide in fish, W. K. MILSOM, F. T. RANTIN; D. MACKINLEY (eds.): Cardiovascular and respiratory reflexes in the air-breathing fish, jeju (*Hoplerythrinus unitaeniatus*). In: **5th International Congress On The Biology Of Fish**. Vancouver, BC. Canadá, American Fisheries Society, 2002. p. 69-74.

LOWE-McCONNELL, R. H. **Ecological studies in tropical fish communities**. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1987. 382 p.

LUCAS, A. F. B. et al. Variação nictemeral e sazonal de temperatura e oxigênio dissolvido em viveiros e tanques do CEPTA-Pirassununga. **Bol. Téc. CEPTA**, v.1, n.2, p. 37-45, 1988.

MARICONDI-MASSARI, M. et al. The effects of temperature on oxygen uptake, gill ventilation and ECG waveforms in the nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. **J. Therm. Biol.**, v. 23, n. 5, p. 283-290, 1998.

MARVIN, D. E.; HEATH, A. G. Cardiac and respiratory responses to gradual hypoxia in three ecologically distinct species of freshwater fish. **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 27A, p. 349-355, 1968.

MATTIAS, A. T.; MORON, S. E.; FERNANDES, M. N. Aquatic respiration during hypoxia of the facultative air-breathing *Hoplerythrinus unitaeniatus*. A comparison with the water-breathing *Hoplias malabaricus*. In: VAL, A. L.; ALMEIDA-VAL, V. M. F.; RANDALL, D. J. (eds.). **Physiology and Biochemistry of the fishes of the Amazon**, INPA, Manaus, 1996. p. 203-211.

MATTIAS, A. T.; RANTIN, F. T.; FERNANDES, M. N. Gill respiratory parameters during progressive hypoxia in the facultative air-breathing fish, *Hypostomus regani* (Loricariidae). **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 120A, p. 311-315, 1998.

MILSOM, W. K. Afferent input regulating ventilation in vertebrates. In: BICUDO, J. E. P. (ed.). **The vertebrate gas transport cascade. Adaptations and mode of life**, CRC Press, Inc., Boca Raton: Florida, 1993. p. 94-105.

MOFFITT, B. P.; CRAWSHAW, L. I. Effect of acute temperature changes on metabolism, heart rate, and ventilation frequency in carp *Cyprinus carpio* L. **Physiol. Zool.**, v. 56, p. 397-403, 1983.

- MORAES, G.; OLIVEIRA, M. A.; RANTIN, F. T. The metabolic pattern changes of *Hoplias malabaricus* from normoxia to hypoxia conditions. **Rev. Brasil. Biol.**, v. 56, n. 2, p. 191-196, 1996.
- MORON, S. E.; MATTIAS, A. T.; FERNANDES, M. N. Structural and ultrastructural differentiation of the gills of two erythrinids species. In: International Symposium Physiology and Biochemistry of the Fishes of the Amazon. Manaus, **Abstracts...** Amazonas, 1994. p.66.
- MORON, S. E.; FERNANDES, M. N. Pavement cell ultrastructural differences on *Hoplias malabaricus* gill epithelia. **J. Fish Biol.**, v. 49, p. 357-362, 1996.
- MURAD, A.; HOUSTON, H.; SAMSON, L. Haematological response to reduced oxygen-carrying capacity, increased temperature and hypoxia in golffish, *Carassius auratus* L. **J. Fish Biol.**, v. 36, 289-305, 1990.
- MWANGANGI, D. M.; MUTUNGI, G. The effects of temperature acclimation on the oxygen consumption and enzyme activity of red and white muscle fibres isolated from the tropical freshwater fish *Oreochromis niloticus*. **J. Fish Biol.**, v. 44, p. 1033-1043, 1994.
- NOMURA, H. **Dicionário dos peixes do Brasil**. Editora Editorial Ltda., Brasília, 1984. 482 p.
- NONNOTTE, G.; KIRSCH, R. Cutaneous respiration in seven seawater teleost. **Respir. Physiol.**, v. 35, p. 111-118, 1978.
- OTT, R. G.; RICE, J. O. Swimming speeds of yellow perch (*Perca flavescens*) following an abrupt change in environmental temperature. **J. Fish. Res. Board Can.**, v. 31, n. 11, p. 1731-1734, 1974.
- OTT, M. E.; HEISLER, N.; ULTSCH, G. R. Re-evaluation of the relationship between temperature and the critical oxygen tension in freshwater fishes. **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 67A, p. 337-340, 1980.
- PAYNE, A. I. **The ecology of tropical lakes and rivers**. New York: John Wiley. 1986. 301 p.
- PELOUCH, V.; VORNANEN, M. Effects of thermal acclimation on ventricle size, protein composition, and contractile properties of crucian carp heart. **J. Therm. Biol.**, v. 21, n. 1, p. 1-9, 1996.

PERNA, S. A.; FERNADES, M. N. Gill morphometry of the facultative air-breathing loricariid fish, *Hypostomus plecostomus* (Walbaum) with special emphasis on aquatic respiration. **Fish Physiol. Biochem.**, v. 15, n. 3, p. 213-220, 1996.

PERRY, S. F.; WOOD, C. M. Control and coordination of gas transfer in fishes. **Can. J. Zool.**, v. 67, n. 11-12, p. 2961-2970, 1989.

PERRY, S. F.; LAURENT, P. Environmental effects on fish gill structure and function. In: RANKIN, J. C.; JENSEN, F. B. (eds.). **Fish Ecophysiology**. London: Chapman & Hall. 1993. p. 231-264.

PETTIT, M. J.; BEITINGER, T. L. Thermal responses of the South American lungfish, *Lepidosiren paradoxa*. **Copeia**, v. 1, p. 130-136, 1980.

POLEZ, V. L.; MONZANI, P. S.; MORAES, G. The urea cycle enzymes glutamine synthetase, carbamoyl phosphate synthetase and argininase from the freshwater teleost fish *Hoplerythrinus unitaeniatus*, *Hoplias malabaricus* and *Hoplias lacerdae*: comparison and enzyme compartmentalization. **J. Comp. Biol.**, v. 3, n. 2, p. 185-190, 1998.

PRECHT, H.; CHRISTOPHERSEN, J.; HENSEL, H.; LARCHER, W. **Temperature and life**. Springer-Verlag Berlin/Heidelberg, New York. 1973. 778 p.

PROSSER, C. L. Temperature. In: SAUNDERS, W. B. (ed.). **Comparative Animal Physiology**. Philadelphia. 1973, p. 362-428.

RALL, J. A.; WOLEDGE, R. C. Influence of temperature on mechanics and energetics of muscles contraction. **Am. J. Physiol.**, v. 259, p. R197-R203, 1990.

RANDALL, D. J. Gas exchange in fish. In: HOAR, W. S.; RANDALL, D. J. (eds.). **Fish Physiology**. New York: Academic Press, v. 4, 1970. p. 253-291.

RANDALL, D. J. The control of respiration and circulation in fish during exercise and hypoxia. **J. Exp. Biol.**, v. 100, p. 275-288, 1982.

RANDALL, D. J.; FARRELL, A. P.; HASWELL, M. S. Carbon dioxide excretion in the jeju, *Hoplerythrinus unitaeniatus*, a facultative air-breathing teleost. **Can. J. Zool.**, v. 56, p. 970-973, 1978.

RANTIN, F. T. **Temperaturas letais, aclimação e tolerância térmica de acará, *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824). Represa do Broa, Represa da UFSCar, Estado de São Paulo**. 1978, 181 f. Dissertação. Instituto de Biociências – USP/SP.

RANTIN, F. T. Effects of environment oxygen changes on cardio-respiratory function in fish. In: BICUDO, J. E. P. W. (ed.). **The vertebrate gas transport cascade: Adaptations to environment and mode life**. CRC press, Inc., Boca Raton: Florida. 1993. 376 p.

RANTIN, F. T.; MARINS, M. A. Como os teleósteos respondem à hipóxia ambiental - Uma revisão. **An. Simp. Bras. Aquicul.**, v. 3, p. 673-692, 1984.

RANTIN, F. T.; JOHANSEN, K. Responses of the teleost *Hoplias malabaricus* to hypoxia. **Env. Biol. Fish.**, v. 11, n. 3, p. 221-228, 1984.

RANTIN, F. T. et al. Thermal acclimation in the teleost *Hoplias malabaricus* (Pisces-Erythrinidae). **Bol. Fisiol. Anim. Univ. S. Paulo**, v. 9, p. 103-109, 1985.

RANTIN, F. T. et al. Respiratory responses to hypoxia in relation to mode of life of two erythrinid species (*Hoplias malabaricus* and *Hoplias lacerdae*). **J. Fish. Biol.**, v. 141, p. 805-812, 1992.

RANTIN, F. T. et al. Cardio-respiratory responses in two ecologically distinct erythrinids (*Hoplias malabaricus* and *Hoplias lacerdae*) exposed to gradual environmental hypoxia. **Env. Biol. Fish.**, v. 36, p. 93-97, 1993.

RANTIN, F. T. et al. The influence of aquatic surface respiration (ASR) on cardio-respiratory function of the serrasalmid fish *Piaractus mesopotamicus*. **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 119(A), p. 991-997, 1998.

RIGGS, A. et al. Estudo das propriedades funcionais da hemoglobina de *Hoplias malabaricus* e *Hoplerythrinus unitaeniatus*. **Acta Amazonica**, v. 8, n. 4, p. 251-257, 1978.

ROME, L. C.; LOUGHNA, P. T.; GOLDSPINK, G. Temperature acclimation: improved sustained swimming performance in carp at low temperature. **Science**, v. 228, p. 194-196, 1985.

ROSAS, C. et al. Respuestas metabólicas de *Sarotherodon mossambicus* medidas experimentalmente en un gradiente térmico (Pisces, Cichlidae). **An. Inst. Cienc. Del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México**, v. 13, n. 1, p. 243-250, 1986.

ROSS, B.; ROSS, L. G. The oxygen requirements of *Oreochromis niloticus* under adverse conditions. In: **Proc 1st. Inst. Symp. Tilapia in Aquaculture**. Nazareth, Israel. 1983. p. 134-143.

ROY, R.; MUNSHI, J. S. D. Morphometrics of the respiratory organs of freshwater major carp, *Cirrhinus mrigala* in relation to body weight, Japan. **J. Ichthyol.**, v. 33, p. 269-279, 1986.

RUS, A. S. et al. Description of a facility for studying energy metabolism in fish: application to aquaculture. **Aquacultural Engineering**, v. 21, p. 169-180, 2000.

SAINT-PAUL, U.; BERNARDINO, G. Behavioural and ecomorphological responses of the neotropical pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Teleostei, Serrasalminidae) to oxygen-deficient waters. **Exp. Biol.**, v. 48, p.19-26, 1988.

SANTOS, E. **Peixes da Água Doce – Zoologia Brasileira**. Ed. Itatiaia Ltda, v. 2, 1981, p. 562.

SAUNDERS, R. L. The irrigation of the gills in fishes. 2. Efficiency of oxygen uptake in relation to the respiratory flow activity and concentrations of oxygen and carbon dioxide. **Can. J. Zool.**, v. 40, p. 817-862, 1962.

SCHURMANN, H.; STEFFENSEN, J. F. Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Godus morhua* L. **J. Fish. Biol.**, v. 41, p. 927-934, 1992.

SCHWARTZ, E. Luftatmung bei *Pantodon buchholzi* und ihre Beziehung zur Kiemenatmung. **Z. Vergl. Physiol.**, v. 65, p. 324-330, 1969.

SEVERI, W. **Ecologia do icteoplâncton no Pantanal de Barão de Melgaço, bacia do Rio Cuiabá, Mato Grosso, Brasil**. 1997. 264 f. Tese. Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos/SP.

SHAKLEE et al. Molecular aspects of temperature adaptations in fish: contributions of changes in enzyme activities and isozyme patterns to metabolic reorganization in the green sunfish. **J. Exp. Biol.**, v. 201, p. 1-20, 1977.

SMATRESK, N. J.; CAMERON, J. N. Respiration and acid-base physiology of the spotted gar, a bimodal breather. I. Normal values, and the response to hypoxia. **J. Exp. Biol.**, v. 96, p. 263-280, 1982.

SMITH, N. J. H. **A pesca no rio Amazonas**. INPA, Manaus, 1979. 154 p.

SMITH, F. M.; GANNON, B. J. Selective control of branchial arch perfusion in an air-breathing Amazonian fish *Hoplerythrinus unitaeniatus*. **Can. J. Zool.**, v. 56, p. 959-964, 1978.

SMITH, F. M.; JONES, D. R. The effects of changes in blood oxygen carrying capacity on ventilation volume in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). **J. Exp. Biol.**, v. 97, p. 325-335, 1982.

SOIVIO, A.; TUURALA, H. Structural and circulatory responses to hypoxia in the secondary lamellae of *Salmo gairdneri* gills at two temperatures. **J. Comp. Physiol.**, v. 145, p. 37-43, 1981.

SOUZA, R. H. S. **Respostas cárdio-respiratórias e metabólicas de dourado, *Salminus maxillosus* (Valenciennes, 1849) (Teleostei, Characidae) submetido à hipóxia ambiental.** 1999, 160 f. Tese. Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos/SP.

SOUZA, R. H. S. et al. Ventilation, gill perfusion and blood gases in dourado, *Salminus maxillosus* Valenciennes (Teleostei, Characidae), exposed to graded hypoxia. **J. Comp. Physiol.**, v. 171B, p. 483-489, 2001.

SPITZER, K. W.; MARVIN, D. E.; HEATH, A. G. The effect of temperature on the respiratory and cardiac responses of bluegill sunfish to hypoxia. **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 30, p. 83-90, 1969.

STEFFENSEN, J. F.; LOMHOLT, J. P.; JOHANSEN, R. Gill ventilation and O₂ extraction during grade hypoxia in two ecologically distinct species of flatfish, the flounder (*Platichthys flesus*) and the plaice (*Pleuronectes platessa*). **En. Biol. Fish.**, v. 7, p. 157-163, 1982.

STEVENS, E. D.; HOLETON, G. F. The partitioning of oxygen uptake from air and from water by erythrinids. **Can. J. Zool.**, v. 56, p. 965-969, 1978.

SUNDIN, L. I.; REID, S. G.; KALININ, A. L.; RANTIN, F. T. Cardiovascular and respiratory reflexes: the tropical fish, traíra (*Hoplias malabaricus*) O₂ chemoresponses. **Resp. Physiol.**, v. 116, p. 181-199, 1999.

SUNDIN, L. I.; REID, S. G.; RANTIN, F. T.; MILSOM, W. K. Branchial receptors and cardiorespiratory reflexes in a Neotropical fish, the tambaqui (*Colossoma macropomum*). **J. Exp. Biol.**, v. 203, p. 1235-1239, 2000.

TAKASUSUKI, J.; FERNANDES, M. N.; SEVERI, W. The occurrence of aerial respiration in *Rhinelepis strigosa* during progressive hypoxia. **J. Fish Biol.**, v. 52, p. 369-379, 1998.

TALLING, J. L. Environmental regulation in African Shallow lakes and wetlands. **Ver. Hydrobiol. Trop.**, v. 25, n. 2, p. 87-144, 1992.

TALLQVIST, M.; SANDBERG-KILPI, E.; BONSDORFF, E. Juvenile flounder, *Platichthys flesus* (L.), under hypoxic: effects on tolerance, ventilation rate and predation efficiency. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 242, p. 75-93, 1999.

THILLART, G.; VAN DEN. Adaptations of fish energy metabolism to hypoxia and anoxia. **Mol. Physiol.**, v. 2, p. 49-61, 1982.

TORT, L.; FLOS, R.; HUGHES, G. M. Métodos para el estudio de los efectos de la contaminación en la fisiología cariorrespiratoria de los peces. **Inf. Técn. Inst. Inv. Pesq.**, v. 131, p. 3-32, 1986.

TSUKUDA, H. Temperature difference of the frequency and amplitude of beat of the isolated heart from thermally acclimated goldfish. **J. Therm. Biol.**, v. 15, p. 171-175, 1990.

TSUKUDA, H.; LIU, B.; FUJII, K. Pulsation rate and oxygen consumption of isolated heart of the goldfish, *Carassius auratus*, acclimated to different temperatures. **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 82A, n. 2, p. 281-283, 1985.

ULTSCH, G. R.; OTT, M. E.; HEISLER, N. Standard metabolic rate, critical tension, and aerobic scope for spontaneous activity of trout (*Salmo gairdneri*) and carp (*Cyprinus carpio*) in acidified water. **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 67A, p. 329-335, 1980.

VAL, A. L. Adaptations of fishes to extreme conditions in fresh waters. In: BICUDO, J. E. P. W. (ed.). **The vertebrate gas transport cascade: adaptations to environmental and mode of life**. Boca Raton: CRC Press, 1993, p. 43-53.

VAL, A. L. Surviving low oxygen levels: lessons from fishes of the Amazon. In: ALMEIDA-VAL, A. L.; VAL, V. M. F.; RANDALL, D. J. (eds.). **Physiology and Biochemistry of Fishes of the Amazon**. INPA, Manaus. 1996. p. 59-73.

VAL, A. L.; ALMEIDA-VAL, V. M. F. **Fishes of the Amazon and Their Environment**. Berlin: Springer-Verlag. 1995. 224 p.

VAZZOLER, A. E. A. M. Reprodução de peixes. In: AGOSTINHO, A. A.; BENEDITO-CECILIO, E. (eds.). **Situação atual e perspectivas da ictiologia no Brasil**. Maringá, UEM/NUPELIA. 1992. p. 1-13.

YU, K. L.; WOO, N. Y. S. Effects of ambient oxygen tension and temperature on the bimodal respiration of an air-breathing teleost, *Channa maculata*. **Physiol. Zool.**, v. 58, n. 2, p. 181-189, 1985.

WEIBEZAHN, F. H. Estudios sobre la respiracion aerea en *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix) (Cypriniformes, Characidae). **Bull. Soc. Venezolana Ciencias Naturales**, v. 27, p. 178-188, 1967.

WETZEL, R. G. Oxygen. In: **Limnology**. Philadelphia: Saunders Company. 1975. p. 123-141.

WILLMER, M. A. Some observations on the respiratory of certain tropical fresh-water fishes. **J. Exp. Biol.**, v. 2, p. 283-306, 1934.

WILSON, M. T.; BONAVENTURA, J.; BRUNORI, M. Conteúdo citocrômico mitocondrial e atividade da oxidase citocrômica em alguns peixes amazônicos. **Supl. Acta Amazônica**, v. 8, n. 4, p. 331-336, 1978.

WOOD. S. C. Adaptation of red blood cell function to hypoxia and temperature in ectothermic vertebrates. **Am. Zool.**, v. 20, n. 1, p. 163-172, 1980.