

Estudo comparativo de equilíbrio de oxigênio no sangue de 40 gêneros de peixes da Amazônia (*)

Dennis A. Powers (1); Hans J. Fyhn (2); Unni E. H. Fyhn (2); Joseph P. Martin (3); Robert L. Garlick (4); Stephen C. Wood (5)

Resumo

Examinamos a afinidade pelo oxigênio do sangue total e intacto de representantes de 40 gêneros de peixes da Amazônia. Foram considerados todos os peixes de respiração aérea e branquial e nenhuma diferenciação na afinidade pelo oxigênio pode ser distinguível, embora nos dois casos de espécies próximas i. e. *Osteoglossum* de respiração branquial versus *Arapaima* de respiração aérea e *Hoplias* de respiração branquial versus *Hoplerethrinus* de respiração aérea; os de respiração aérea têm o sangue com mais afinidade pelo oxigênio do que os de respiração branquial. Significativas diferenças na afinidade pelo oxigênio foram encontradas quando foram considerados o habitat dos peixes: as afinidades pelo oxigênio foram em geral correlacionadas com o oxigênio disponível no meio ambiente e as demandas relativas de oxigênio dos peixes.

INTRODUÇÃO

Desde que há profundas diferenças entre o modo de vida aquática e terrestre, considerável atenção tem sido concentrada nos processos evolucionários envolvidos na transição da forma aquática aos meios ambientes terrestres. De particular interesse tem sido a evolução dos órgãos de respiração aérea, incluindo pulmões, sistema circulatório e sangue ou afinidade de hemoglobina pelo oxigênio.

Em 1937, McCutcheon & Hall encontraram uma diminuição da afinidade pelo oxigênio nas espécies que são consideradas importantes formas de transição na evolução do meio ambiente aquático ao terrestre. Estas e outras teorias têm sido interpretadas como uma alta e constante adaptação evolucionária às variações de oxigênio nos meios ambientes aéreos.

Um particular e interessante exemplo tem sido proporcionado por Lenfant & Johansen (1967). Eles examinaram três espécies de anfíbios (*Necturus*, *Amphiuma*, *Rana*) tentando estudar as mudanças na afinidade pelo oxigênio em relação à transição entre a respiração aquática e aérea. *Necturus*, cujos pulmões são essencialmente inoperantes, foi considerado o mais dependente de respiração aquática. Ao outro extremo foi a rã, *Rana*, a qual como adulto depende principalmente da respiração aérea. *Amphiuma* foi considerada intermediária entre *Necturus* e *Rana*. Os pesquisadores observaram no sangue uma diminuição da afinidade pelo oxigênio visto que se torna uma pronunciada dependência da respiração aérea. Como a respiração aérea verdadeiramente tem ocorrido em peixes anteriores à evolução de anfíbios, a morfologia e fisiologia comparada das ramificações em peixes tem sido estudadas pormenorizadamente (ver revisão de Thompson, 1969; Johansen, 1970). Johansen & Lenfant (1972) compararam as curvas de equilíbrio de oxigênio em três zonas temperadas, peixes com respiração branquial com vários de respiração aérea (na maioria tropicais) e conclui que: "uma clara tendência é evidente, na forma de respiração aérea, ter uma hemoglobina de baixa afinidade pelo oxigênio". Esta descoberta apresenta ser consistente com o exemplo de anfíbio descrito anteriormente. No entanto, os peixes de diferentes regiões do mundo (i.e. temperadas e tropicais) e visto que os peixes, em geral, estão ocupando uma grande variedade de nichos, é concebível que as afinidades pelo oxigênio observadas por Johansen e outros são adaptações evolu-

- (*) — Versão original inglesa publicada em *Comp. Biochem. Physiol.* vol. 62A (1). 1979.
(1) — Department of Biology, Johns Hopkins University Baltimore, Maryland, 21218.
(2) — Institute of Zoophysiology, University of Oslo, Blindern, Oslo 3. Norway.
(3) — Department of Zoology, Duke University Marine Laboratory, Beaufort, N. C. 28516
(4) — Department of Zoology, University of Texas, Austin, Texas 78712.
(5) — Department of Physiology, University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico 87106.

cionárias a nichos ecológicos específicos mais do que um reflexo de um desenvolvimento evolucionário no sentido da respiração aérea. Temos examinado o equilíbrio de oxigênio do sangue de vários peixes da Amazônia, que vivem, em geral, na mesma região tropical, mas cujos nichos ecológicos e modos de respiração variam. Respiração aérea obrigatória, respiração aérea facultativa e respiração branquial obrigatória, têm sido examinadas na esperança de que nosso conhecimento sobre a ecologia fisiológica destes peixes possa ser desenvolvido.

MATERIAIS E MÉTODOS

Os peixes foram sangrados de acordo com o método traçado por Fyhn *et al.* (1978).

As curvas de oxigenação do sangue total foram determinadas com um analisador de dissociação de oxigênio, "Aminco Hem-O-Scan",

expondo as amostras de sangue a variadas pressões de oxigênio e medida a porcentagem de oxi — hemoglobina.

O elétrodo de oxigênio foi calibrado, deixando o compartimento da amostra (Fig. 1) saturado com gás humidificado à temperatura constante. O elétrodo foi calibrado de acordo com a pressão barométrica existente. Mais tarde, o comportamento da amostra foi completamente desoxigenado com nitrogênio ou argon de altíssima pureza (99,999%). O uso do zero desoxigenado em vez de um zero eletrônico elimina diversas correntes eletrônicas não específicas. Este procedimento de zero aperfeiçoa a precisão das medidas de baixos pO_2 , especialmente quando o regulador de resistência foi usado para expandir o sinal do elétrodo de oxigênio.

Uma vez que o aparelho foi calibrado, sangue humana e/ou hemoglobina Hb A humana (2.7 mM Hb A em 0,1 M Tris-HCl, pH 7.4 com

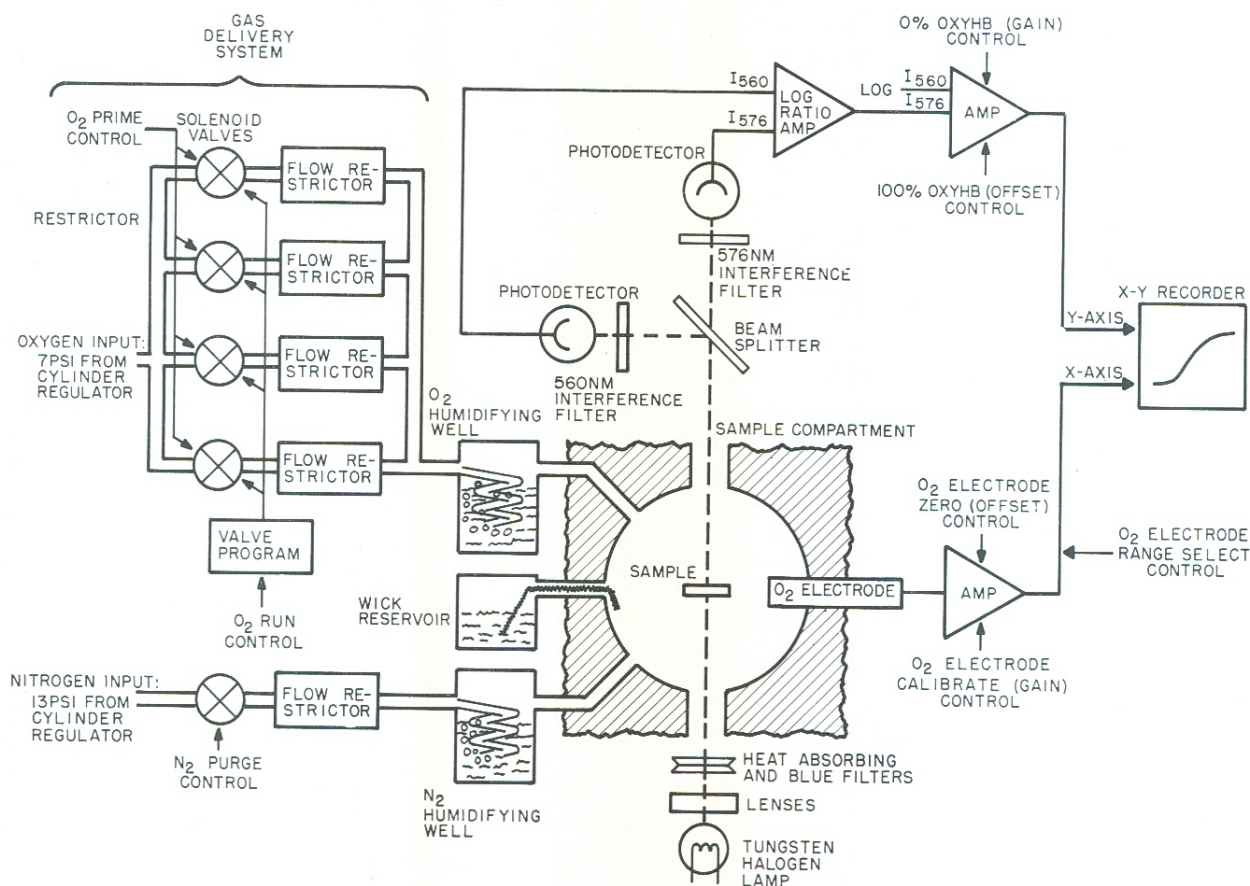


Fig. 1 — Diagrama funcional do analisador de dissociação de oxigênio (com autorização de American Instruments Company, Silver Spring, Maryland).

0.1 M NaCl) foi analisado como teste de funcionamento do aparelho. Aliquota de 3 μ l de sangue ou solução de hemoglobina foi adicionada numa lamínula de vidro esférica nº 2, de 18 mm de espessura, sendo a solução coberta por um pedaço de membrana circular de um copolímero de sílica. Todas as bolhas de ar debaixo da membrana foram eliminadas. A amostra foi pressionada com o conjunto "Aminco" de preparação de amostra. A amostra preparada foi colocada no espaço do conjunto e introduzida na câmara do compartimento da amostra. A desoxigenação foi acompanhada por expulsão do compartimento da amostra com nitrogênio ou argon de altíssima pureza (99,999%). A curva de equilíbrio de oxigênio foi gerada por exposição da amostra a incrementos graduais de pressões parciais de oxigênio, as quais alcançam uma velocidade de 5 mm Hg por minuto e medida a porcentagem de oxigênio espectrofotometricamente, enquanto que a tensão de oxigênio foi avaliada com um eletrodo de oxigênio¹. As duas variáveis foram registradas por X e Y dando um gráfico de porcentagem de hemoglobina em função do pO₂.

Os cilindros de gases foram emparelhados com 21% ou 25% de oxigênio no cilindro de ar, e 99,999% de nitrogênio, no cilindro de nitrogênio (pode ser usado Argon)⁽¹⁾. Quando o CO₂ foi usado na mistura gasosa, foi adicionado, a cada um, o cilindro de gás apropriado. Por exemplo, o máximo de CO₂ empregado foi de 5,6%, no qual foram usados ambos os cilindros de ar e nitrogênio. Ademais, para cada série de gases a pCO₂ foi constante, para qualquer análise em particular. A uniformidade da pO₂ dentro da câmara teste foi mantida por um aparelho homogenizador.

A câmara de água do compartimento da amostra a humidificadores foram conectados a um circulador externo que foi empregado para controlar a temperatura. A humidade foi regulada por um bom acondicionamento do gás e da tomada de acesso do compartimento da amostra (Fig. 1). O acondicionamento produz

gás úmido à temperatura constante. O compartimento da amostra foi mantido essencialmente a 100% de saturação de água por uma tomada fornecedora.

A pO₂ do compartimento da amostra foi registrada pelo eletrodo de oxigênio de Clark. A sinal foi amplificada e registrada no eixo-X do registro X-Y. O resultado e compensação foram controlados por uma série de aparelhos de resistência calibrados e variáveis.

A fonte de luz emana de uma lâmpada de tungstênio de 12 volt, 20 watt philips $\pm$ 12452. A fig. 1 ilustra como um raio de luz passa através da amostra desintegrando o raio, e após dirigido para dois fotodetectores; cada um com diferente filtro de interferência (i.e. um transmite a 560 nm e outro a 576 nm). Os produtos dos fotodetectores foram processados por um amplificador que produz um sinal proporcional à diferença de absorbância a 560 nm e 576 nm. Embora estes filtros fossem usados em nossos experimentos, outros comprimentos de onda podem ser selecionadas por uma apropriada interferência de filtros (e.g. uma destas transmissões a 410 nm). O sinal resultante da diferença de comprimento de onda ($\log \frac{1560}{1576}$) foi canalizada através de outro amplificador cujo resultado e equivalência foram controlados por um "resistor" variável (i.e. controle de oxi-hemoglobina) na parte superior do aparelho. A saída final deste amplificador foi conectada com o eixo Y do registro X — Y.

Quando o valor de hemoglobina humana (Hb A) harmonizada com os valores padrões visados (P₅₀ = 5 mm Hg e 21,5°C, 0.1 M Tris-HCl, pH 7,4, 0,1 M NaCl com 1 mM EDTA) foram processadas as amostras de peixes. Quando o valor de Hb A não coincidia com os valores visados, o aparelho foi recalibrado com uma nova membrana no eletrodo de oxigênio e analisada uma amostra fresca de Hb A.

A maioria do sangue do peixe foi analisada na presença e ausência de CO₂. Na ausência de CO₂, o pH do sangue foi usualmente alto, o suficiente para que a correção do efeito Root fosse presumivelmente desnecessária. No en-

(1) — Para hemoglobina de alta afinidade, poderia ser usada uma velocidade de fluxo menos que 5 mm Hg. Isto é efetuado por medições, feitas com gases que contém 5% ou menos de oxigênio. No entanto, o máximo volume é obtido por um aparelho de fluxo variável que permite gerar qualquer mistura de gás desejado por meio de um fluorômetro e gases padrões definidos. Tais procedimentos têm sido recentemente usado por nós, melhorando significativamente a parte inferior da curva de união de oxigênio.

tanto, na presença de 5,6% de CO_2 , o efeito Root foi a miúdo significativo para as amostras de sangue de algumas espécies de peixes. Como cada amostra é individualmente calibrada a uma saturação aparente de 100%, calibração 100% pode estar com erro para estas espécies com pronunciado efeito Root. (i.e. quando o pH do sangue é baixo, especialmente na presença de CO_2).

O efeito Root foi detectado da seguinte maneira. A amostra foi calibrada na ausência de CO_2 onde o pH do sangue estava entre pH 7,6 e pH 8,2 e o efeito Root foi considerado ausente⁽²⁾. A fonte de gás foi então mudada de modo que o gás equilibrado tivesse 5,6% CO_2 e o sangue foi reequilibrado com o novo gás. Uma diminuição no nível de 100% de saturação (ΔY) foi tomada como índice de efeito Root na hemoglobina. Como a lisa das células, formação de meta hemoglobina e também diluição diminui o nível de saturação de 100%, a experiência reversa também foi executada, para determinar o incremento na porcentagem de saturação (ΔY) quando o CO_2 foi removido do equilíbrio de gases. Podemos presumivelmente, corrigir o efeito Root por:

$$Y_{\text{CO}_2}^{\text{corrigido}} = \frac{Y_{\text{CO}_2}^{\text{aparente}} (100 - \Delta Y)}{Y_{\text{ar}}}$$

Onde:

- (1) $Y_{\text{CO}_2}^{\text{corrigido}}$ = A porcentagem de saturação de hemoglobina por oxigênio após a correção de efeito Root.
- (2) $Y_{\text{CO}_2}^{\text{aparente}}$ = A porcentagem de saturação de oxigênio observada como medidas de "Hem-O-Scan", quando a amostra está a 100% na presença de CO_2 .
- (3) Y_{ar} = A porcentagem de saturação da hemoglobina pelo oxigênio na ausência de CO_2 ou de pH alto.

(2) — É possível que o sangue de alguns peixes possam ter efeito Root apesar de pH altos (pH > 7.6).

(4) ΔY

= A diminuição de saturação de hemoglobina pelo oxigênio devida ao efeito Root.

Várias fontes de erros existem em tais correções, de modo que se deveriam considerar as curvas cuidadosamente corrigidas. O recente desenvolvimento de uma célula de amostra com uma senda de comprimento constante para o "Scan-Hem-O —" poderia fazer futuramente desnecessárias as correções do efeito Root.

Relataremos valores P_{50} para o estudo de sangue na ausência de CO_2 , mas o P_{50} observado (P_{50} aparente) poderia ser usado para estudos que tenham 5,6% CO_2 no equilíbrio de gases. O P_{50}^{aparente} é a pressão parcial correspondente à metade da saturação de hemoglobina por oxigênio. Claramente, o $P_{50}^{\text{aparente}} \leq P_{50}$, e quando o efeito Root não está presente o $P_{50}^{\text{aparente}} = P_{50}$ (Tabela I).

Na maioria dos casos (Tabela I) o efeito Bohr foi determinado em amostras individuais, mas muitas foram obtidas pelo registro do log P_{50} versus pH do sangue numa série de pontos e calculando o efeito Bohr pela inclinação, $\Delta \log P_{50} / \Delta \text{pH}$. O P_{50} ao pH do sangue foi estimado, medindo-se o pH do sangue desoxi e o pH do sangue oxigenado e tomada a média dos dois valores. O pH do sangue foi medido por uma unidade de micro pH "Radiometer" BMS-2, de marca II, Copenhagen, Dinamarca. Pela técnica empregada, o P_{50} do sangue com um pronunciado efeito Root não pode ser exatamente medido na faixa de pH onde o efeito Root é operante. Por conseguinte, o efeito Bohr foi somente calculado em faixas de pH alto onde a contribuição de efeito Root é presumivelmente insignificante. Se um peixe tem o sangue com um pronunciado efeito Root, pode esperar-se o efeito Bohr ser substancialmente maior a baixos valores pH.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em continuação, usaremos uma série de termos ecológicos, cujas definições, a miúdo, tem ligeiras variações. O *habitat* de água doce pode dividir-se em duas regiões:

A primeira é a *lêntica*, *habitat* de água em repouso, incluindo, charcos, pântanos e lamaçal. O segundo é o *lótico* ou *habitat* de águas rápidas que inclui riachos, enseadas e rios. O oxigênio e o dióxido de carbono, a miúdo, são restritos em água doce embora não o sejam no meio ambiente marinho. Em geral, o *habitat lêntico* apresenta grandes variações de oxigênio dissolvido e o pO_2 pode alcançar valores abaixo de 5 mm Hg em regiões pantanosas (Tabela II, Willmer, 1934). Por outro lado, o meio ambiente *lótico* usualmente tem regiões com menor variações de oxigênio dissolvido. Os rios, normalmente, têm altas concentrações de oxigênio, maiores do que em igarapés e riachos (Tabela II) mas dentro de qualquer *sub-habitat*, o oxigênio dissolvido é relativamente constante. Este é um agudo contraste com o charco lêntico, onde o oxigênio dissolvido na superfície pode alcançar a saturação enquanto que as águas do fundo podem ser essencialmente faltas de oxigênio.

Os organismos podem ser classificados de acordo com seu *sub-habitat* ou zona de *habitat* geral. Por exemplo, em charcos lênticos, há três zonas; *zona litoral*, *zona limnótica* e *zona profunda*. Destas três zonas, só duas formas nos interessam. A zona litoral de águas pouco profundas, região pantanosa onde a luz penetra até o fundo. A *zona limnótica* é uma área de água aberta de uma profundidade de efetiva penetração. No *habitat lótico*, há dois *sub-habitats* ou zonas:

(1) A *zona de correnteza* onde a velocidade da água é muito grande a ponto de exigir que o peixe seja um forte nadador (2) e as *zonas lentas* onde a velocidade da água é lenta e os peixes não são obrigados a ser péritos nadadores. Outro tipo de classificação de *habitat* está baseado no modo de vida que segue o organismo. Estamos interessados com os *habitats* *bênticos*, *epibênticos*, *pelágicos* e *neustônico*. Os peixes *bênticos* vivem no sedimento do fundo enquanto que *epibênticos* vivem no fundo ou acima do fundo. Os peixes *pelágicos* nadam livremente e percorrem o meio ambiente aquático dos arredores, enquanto que os peixes *neustônicos* nadam na superfície da água.

Na Tabela I, usamos a categoria específica de *habitat*, a qual se refere à área dentro do *habitat* geral. Neste assunto, devemos intro-

duzir uma nota de aviso referente à categoria ecológica destes peixes. O pouco conhecimento disponível da sistemática sem mencionar a ecologia destes peixes. Com isto em mente, tivemos que recorrer à literatura, à experiência pessoal e aos consultores de experiência (ver Tabela I).

O sangue de representantes de 40 gêneros de peixes da Amazônia foi examinado e seus resultados são resumidos na tabela I, e na figura 2-38. O equilíbrio de oxigênio foi determinado a 30°C, o qual inclui a temperatura de seu ambiente natural (28°C — 33°C, Reiss, 1977). Em alguns casos, (Tabela I) a curva de equilíbrio de oxigênio também foi determinada a 20°C.

Três espécies cartilaginosas de peixes foram examinadas. Todas foram arraia do gênero *Potamotrygon*. A figura 2 ilustra uma curva de dissociação de oxigênio para uma espécie, ambas na presença e ausência de 5.6%. Na ausência de CO_2 , as três espécies têm sangue com afinidade pelo oxigênio similar (P_{50} próximo a 12 mm Hg a um pH do sangue de 7,6) e na presença de 5,6% de CO_2 , as curvas de equilíbrio de oxigênio foram modificadas levemente para a direita (Tabela I). Não foi observado efeito Root no sangue total de *Potamotrygon*. O efeito Bohr foi pequeno (ver tabela I), e similar no eritrócito e hemoglobina de arraia marinha medindo a 10°C — 11°C (Maxwell, 1958).

O sangue do peixe pulmonado da América do Sul, *Lepidosiren paradoxa*, foi estudado nas duas temperaturas (20°C e 30°C); ambas na presença e ausência de 5.6% CO_2 . A Tabela I mostra que a temperatura atinge principalmente o equilíbrio de oxigênio do sangue. Além disso, o sangue na presença e ausência de CO_2 , apresenta alta afinidade de oxigênio relativa aos outros peixes testados. A Figura 3 ilustra a curva de equilíbrio de oxigênio para estas espécies (30°C). Como o peixe pulmonado é de respiração aérea abrigatória, este resultado é inconsistente com a noção de que os de respiração aérea devem ter P_{50} maiores que os de respiração aquática. (Johansen & Lenfant, 1972). Não houve efeito Root detectável e o efeito Bohr relativamente pequeno (-0,33). Nossos dados são similares aos de Johansen & Lenfant (1967), que encontraram:

TABELA 1 — Parâmetros de sangue e classificação ecológica de peixes amazônicos

Posição sistemática	C°	N+	P ₅₀ (mm Hg) CO ₂ = 0	P ₅₀ aparente (mm Hg) CO ₂ = 5.6%	Efeito Root	Fator Bohr++	Habitat geral	Zona habitat	Habitat Específico	Habitat vida	Nível atividade	Oxigênio dissolvido	Modo respiração
Classe Chondrichthyes													
Subclasse Elasmobranchii													
Ordem Rajiformes													
Família Potamotrygonidae													
Potamotrygon sp. 1	2	30	12.7±0.3	19.7±0.6		-0.26			Bordas de riachos e lagos	Bêntico	Lento	Modo-rado	Água
Potamotrygon sp. 2	1	30	11.8	16.6	Não	-0.24	Lático	Lenta					
Potamotrygon sp. 3	1	30	12.0	17.0		-0.19							
Classe Osteichthyes													
Subclasse Sarcopterygii													
Ordem Diptheriformes													
Família Lepidosirenidae													
Lepidosiren paradoxa	3	20	3.8±0.1	5.9±0.3	Não	-0.33	Lêntico	Litoral	Charcos e pântano	Bêntico	Lento	Muito baixa	Ar
Subclasse Actinopterygii													
Superclasse Osteoglossomorpha													
Ordem Osteoglossiformes													
Família Osteoglossidae													
Osteoglossum bicirrhosum	6	30	9.4±0.5	25.0±0.7	Pronunciado	-0.60	Lótico	Lento	Bordas, riachos e lagos	Neustômico	Lento	Variável	Água Camada superficial
Arapaima gigas													
	2	20	7.2±0.3	13.6±0.5	Não	-0.57	Lótico e lêntico	Lento e litoral	Pântanos e bordas de riachos	Pelágico			Ar
	2	20	14.8±0.2	37.3±0.2									
Superordem Ostariophysi													
Ordem Cypriniformes													
Subordem Characoidei													
Família Characidae													
Mylossoma sp.	3	30	12.0±0.8	22.0±1.2	Pronunciado	-0.39			Borda de riachos	Pelágico		Modo-rado	
Serrasalmus sp.	8	30	10.4±0.5	20.1±0.9	Modo-rado	-0.38	Lótico e lêntico	Água de fluxo moderado	Borda de riachos	Pelágico		Modo-rado e alto	Água
Triportheus sp.	2		9.9±0.6	18.8±0.2	Pronunciado	-0.33	Lótico		Centro riacho	Neustômico	Ativo		
	1	30	12.0	25.5		-0.41							

TABELA I — Continuação

Posição sistemática	C°	N +	P _{sp} (mm Hg) CO ₂ = 0	P _{so} aparente (mm Hg) CO ₂ = 5.6%	Efeito Root	Fator Bohr + +	Habitat geral	Zona habitat	Habitat Especí- fico	Habitat vida	Nível ativi- dade	Oxigênic dissol- vido	Modo respi- ração
Família Erythrinidae Hoplias malabaricus	4	30	4.8 ± 0.3	16.4 ± 0.2		-0.48	Lótico e	Lento e	Bordas	Epibên- tico e	Mode- rado	Mode- rada- mente lento	Água Bimodal
Hoplerethrinus untaenlatus	4 1	20 30	3.4 ± 0.4 11.4	27.1 ± 4.9 36.2	Mode- rado	-0.63 -0.75	lêntico	litoral	Charcos	Pelágico			
Família Cynodontidae Rhaphiodon vulpinus	2	30	10.7 ± 0.9	38.1 ± 1.1	Pronun- ciado	-0.69	Lótico	Rápido	Centros riachos	Pelágico Neustô- nico	Ativo	Modera- damente alto	Água
Família Prochilodontidae Prochilodus sp.	2 1	30	4.7 ± 0.3 4.2	12.5 - 1.0 17.9	Pronun- ciado	-0.79	Lótico	Lento	Variado	Epibên- tico	Ativo	Modera- damente lento	Água
Família Curimatidae Curimatus sp.	1	30	6.0	10.6	Pequeno	-0.35	Lótico	Lento	Variado	Epibên- tico	Ativo	Modera- damente lento	Água
Família Anostomidae Schizodon sp.	3 1	30	16.2 ± 1.2 15.4	30.0 ± 2.1 38.0	Mode- rado	-0.49	Lótico	Rápido	Centros riachos	Pelágico	Muito ativos nada- dores	Modera- damente alto	Água
Família Hemiodontidae Hemiodus sp.	1	30	22.5		Mode- rado		Lótico	Rápido	Centros riachos	Pelá- gico	Muito ativos nada- dores	Modera- damente alto	Água
Subordem Gymnoidei Família Rhamphichthyidae Sterroptygus macrurus	2	30	6.5 ± 0.5	15.5 ± 0.5	Mode- rado	-0.55	Lótico	Lento	Margens de rios e riachos	Epibên- tico	Ativo	Mode- rado	Água

TABELA I — Continuação

Posição sistêmica	N+	C°	P ₅₀ (mm Hg) CO ₂ = 0	P ₅₀ aparente (mm Hg) CO ₂ = 5.6%	Efeito Root	Efeito Bohr ++	Habitat geral	Zona habitat	Habitat Especí- fico	Habitat vida	Nível ativi- dade	Oxigênio dissol- vido	Modo respi- ração
Subordem Sikuroidei Família Doradidae <i>Anadoras</i> sp. <i>Hassar</i> sp. <i>Pseudodoras</i> sp.	1 2 1	30 30 30	7.0 9.7±0.3 11.6	10.4 30.0±1.0 13.5	Não	-0.24 -0.21 -0.10	Lótico	Lento	Margens e centros de rios e riachos	Bêntico e Epi- bêntico	Ativo	Mode- rado	Água
Família Auchenipteridae <i>Auchenipterus</i> sp.	1	30	10.1	30.0	Mode- rado	-0.60	Lótico	Rápido	Centros e mar- gens de riachos	Pelágico	Ativo	Modera- damente Alto	Água
Família Pimelodidae <i>Brachyplatystoma</i> sp. <i>Pimelodella</i> sp. <i>Pimelodus</i> sp. <i>Pseudoplatystoma</i> sp. <i>Rhamdia</i> sp.	1 1 1 1 2 1	30 30 30 30 30 30	10.7 11.8 9.9 10.6 10.8±1.0 11.2	25.1 18.5 25.0 25.2 16.6±0.5 16.2	Não	-0.59 -0.28 -0.57 -0.53 -0.27 -0.25	Lótico	Variada	Centro e mar- gens de riachos	Pelágico e Epi- bêntico	Ativo c/ natação mode- rada	Mode- rada- mente alto	Água
Família Ageneiosidae <i>Ageneiosus</i> sp.	2	30	10.0±0.2	16.8±0.6	Não	-0.30	Lótico	Rápida	Margens rios	Pelágico	Ativo	Modera- damente alto	Água
Família Hypophthalmidae <i>Hypophthalmus</i> sp.	1	30	10.8	18.5	Não	-0.31	Lótico	Rápida	Margens rios	Pelágico	Ativo	Modera- damente alto	Água
Família Callichthyidae <i>Hoplosternum littorale</i>	3	30	9.5±0.9	17.8±0.2	Não	-0.33	Lótico	Lenta e litoral	Lagos peque- nos e pântanos	Bêntico	Movi- mento acima da terra	Modera- damente baixo	Ar

TABELA 1 — Continuação

Posição sistemática	N +	C°	P ₅₀ (mm Hg) CO ₂ = 0	P ₅₀ oporiente (mm Hg) CO ₂ = 5.6%	Efeito Root	Fator Bohr ++	Habitat geral	Zona habitat	Habitat Especí- fico	Habitat vida	Nível ativi- dade	Oxigênio dissol- vido	Modo respi- ração
Família Loricariidae													
<i>Ancistrus</i> sp.	3	30	9.6±0.2	13.2±0.2		-0.18	Lótico e Lêntico	Lento	Margens riachos	Bêntico e Epi- bêntico	Nada- dores lentos	Moder- amente baixo	Alguns bimo- dais
<i>Ancestrinae</i> , unidentified sp.	1	30	14.3	—	Não	-0.30							
<i>Loricaria</i> sp.	1	30	9.8	17.0		-0.13							
<i>Parahemiodon</i> sp.	1	30	7.5	9.5		-0.16							
<i>Hypostomus</i> sp.	3	30	18.±1.3	24.1±2.1		—							
	4	20	2.4±0.1	9.7±0.2		—							
<i>Pterygoplichthys</i> sp.	4	30	10.8±0.3	13.5±0.1		-0.12							
Superordem Atherinomorpha													
Ordem Atheriniformes													
Família Belontiidae													
<i>Potamorhaphis</i> sp.	1	20	—	22.0	—	—	Lótico	Rápido	Riachos e cen- tros de rios	Pelágico e neus- tônico	Nadador muito ativo	Alta	Água
	2	30	—	49.0±3.0									
Superordem Acanthopterygi													
Ordem Synbranchiformes													
Família Synbranchidae													
<i>Synbranchus marmoratus</i>	6	20	2.7±0.2	6.2±0.5	Não	-0.45	Lêntico	Litoral	Charcos e pân- tanos	Bêntico	Lentos e algumas vezes es- tivado	Muito baixo a modera- damente baixo	Bimodial
	6	30	9.4±0.6	11.3±0.1		-0.31							
Ordem Perciformes													
Subordem Percoidae													
Família Cichlidae													
<i>Acaronia nassa</i>	2	30	5.7±0.2	13.0±0.9									
<i>Astronotus ocellatus</i>	1	30	9.8	13.7									
<i>Chaetobranchopsis orbicu-</i>	2	30	4.2±0.1	13.0±0.5	Mode-	Mode-	Lêntico	Litoral	Lagos peque- nos e	Pelágico e Epi- bêntico	Nadado- res len- tos so- bre su- strato	Mode- rado a lento	Água
<i>laris</i>	2	30	7.5±0.1	15.0±2.0	rado	rado	Lótico						
<i>Cichlasoma severum</i>	2	30	5.0±0.4	18.5±0.7									
<i>Geophagus surinamensis</i>	2	30											

+ Número de indivíduos.

++ O sangue de indivíduos pequenos foi reunido para determinar o pH.

(1) $P_{50} = 10,8$ mm Hg a pH 7,6, (2) $\Delta \log P_{50} / \Delta \text{pH} = -0,234$ e (3) sem efeito Root a 23°C. Ademais, a análise do hemolisado e da hemoglobina fracionada de *Lepidosiren* são dados por Phelps et al. (1978).

Duas espécies de peixes de língua óssea foram estudadas, o *Osteoglossum bicirrhosum* de respiração aquática e *Arapaima gigas* de respiração aérea obrigatória (Fig. 4 e 5). O sangue de *Osteoglossum* tem uma afinidade de oxigênio aparente (P_{50} Aparente) maior que o *Arapaima* a 30°C ambos na ausência e presença de 5,6% CO_2 (Tabela I).

O sangue de *Arapaima* aparentemente não tem efeito Root, enquanto que o *Osteoglossum* tem sólido efeito Root quando o pH do sangue < 6,8. Este par de peixes de respiração aquática *Osteoglossum* e de respiração aérea *Arapaima* ilustra dados consistentes com a hipótese de Johansen & Lenfant (1972), de que os sangues de respiração aérea têm mais baixa afinidade que os de respiração branquial. No entanto, quando o oxigênio começa a diminuir na massa de água o *Osteoglossum* utiliza a camada de água da superfície mais oxigenada. Ambos os sangues de *Osteoglossum* e de *Arapaima*, são similares e um efeito Bohr relativamente pronunciado ($-0,60$ e $-0,57$ respectivamente) o qual não é coerente com a noção de que o efeito Bohr diminui para os de respiração aquática (Carter, 1957).

TABELA II — Quantidade de oxigênio dissolvido e dióxido de carbono para três habitat específico de acordo ao trabalho de Carter de Willmer (1934)

Habitat Geral	Zona Habitat	Habitat Específico	Oxigênio Dissolvido mm Hg	CO_2 Dissolvido mm Hg
Lótico	Rápido	Rios *	120-135	2-5
	Lento	Riachos	69-45	6-22
Lêntico	Litoral	Pantanos	5-55	16-32

(*) CO_2 pode alcançar 18 mm Hg durante a época de chuva.

(3) — Como estes animais não são analisados a 5,6% de CO_2 ambiental, somente dados obtidos na ausência de CO_2 são usados para interpretar estudos comparativos, tais dados poderiam refletir mais aproximadamente a união de oxigênio dos organismos na interfase do meio ambiente (guelra e outros órgãos de respiração).

O sangue de três caracídeos (família Characidae) foram estudados: *Mylossoma*, *Serrasalmus* e *Triportheus*. As três espécies têm valores de P_{50} similares quando está ausente o

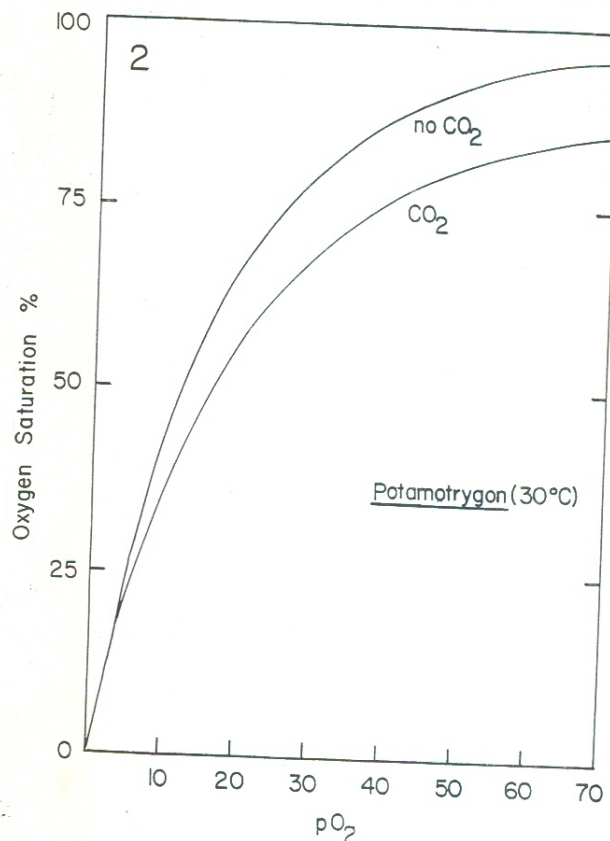


Fig. 2-38 — Curva de equilíbrio de oxigênio de sangue total de representantes individuais de vários peixes da Amazônia sob diferentes condições experimentais. Descreve-se nas ordenadas a porcentagem de saturação de hemoglobina pelo oxigênio (ou onde corresponde a porcentagem de saturação aparente) enquanto que a abscissa indica a pressão parcial de oxigênio ($p\text{O}_2$) em mm Hg. Quando o CO_2 não está no equilíbrio de gases as curvas são marcadas "não CO_2 ". Se o CO_2 estava presente no equilíbrio de gases o efeito Root não foi detectável é empregado o símbolo " CO_2 ". Quando o CO_2 estava presente e o efeito Root foi detectado. Então o símbolo " $\text{CO}_2 +$ " foi usado e a porcentagem de saturação de oxigênio poderia, por conseguinte, ser uma oxigenação aparente. As curvas tem sido corrigidas no sentido de efeito Root (ver método) e estão representadas pelo símbolo " CO_2 ". As temperaturas e espécies são indicadas oportunamente nas figuras apropriadas.

CO₂ no equilíbrio de gases (com o pH do sangue > 7,6). O sangue de *Mylossoma* e *Serrasalmus* têm afinidade pelo oxigênio similar (P_{50} Aparente) quando 5,6% CO₂ estão presentes no gás. Embora ambos os sangues revelem um substancial efeito Root na presença de CO₂ (pH 6,6), que o *Mylossoma* que tem um pronunciado efeito (ver Fig. 6 e 7). Ante valores de pH mais altos, (pH 7,0 e 8,0) o sangue de *Mylossoma* e *Serrasalmus* tem similar efeito Bohr aparente (— 0,39 e — 0,38 respectivamente). O efeito dado para *Triportheus* é o resultado de um único experimento. As curvas de equilíbrio de oxigênio do sangue de cada um dos três caracídeos são similares em ambas na forma e efeito do CO₂ (Figs. 6 e 8) (4).

Dos peixes caracóides da família Erythrinidae foram estudados, o *Hoplias malabaricus* de respiração aquática e o *Hoplerethrinus unitaeniatus* de respiração aérea facultativa. A 30°C, o valor de P_{50} do sangue é 11,4 mm Hg, enquanto que o P_{50} do *Hoplias* é 4,8 mm Hg. Isto é consistente com a hipótese de que há uma mais alta afinidade pelo oxigênio nos de respiração aquática comparados com os de respiração aérea (Johansen e Lenfant, 1972); na presença de 5,6% CO₂, o pH do sangue de *Hoplias* foi mais baixo que 6,7. Na faixa deste pH, o sangue apresenta efeito Root.

Este parecer é compatível com o de Willmer (1934) que também encontrou efeito Root para *Hoplias* na presença do CO₂. Em faixa de pH, altos, não há efeito Root e é evidente o fator Bohr; para o sangue de *Hoplias* foi — 0,48. O sangue de *Hoplerethrinus* tem uma diferença leve de efeito Bohr nas duas temperaturas estudadas. A 30°C, o fator Bohr para o sangue de *Hoplias* foi — 0,75, enquanto que a 20°C este foi — 0,63. A figura 10 ilustra a curva de equilíbrio de sangue de *Hoplerethrinus* a ambas as temperaturas 20°C e 30°C, na presença e ausência de CO₂. A afinidade de oxigênio do sangue de *Hoplerethrinus* tem uma significativa sensibilidade térmica. Ademais, a análise do hemolisado destes peixes são dados por Riggs *et al.* (1978).

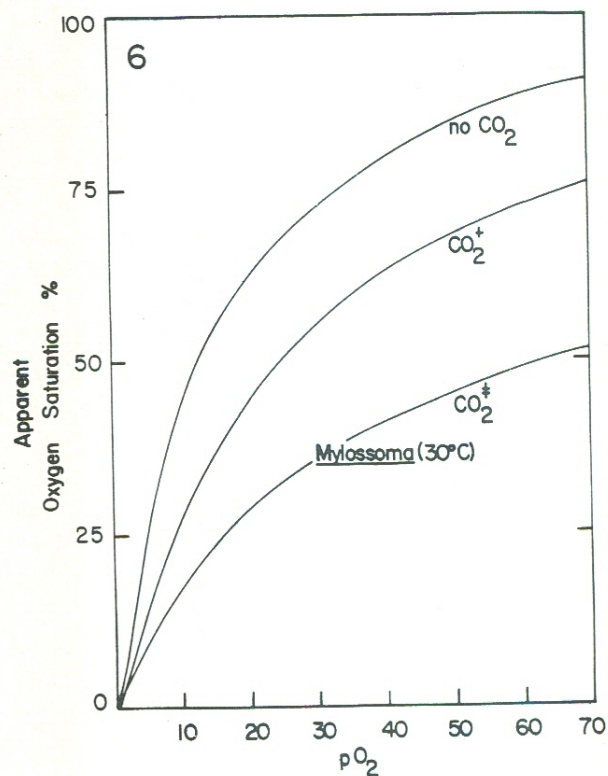
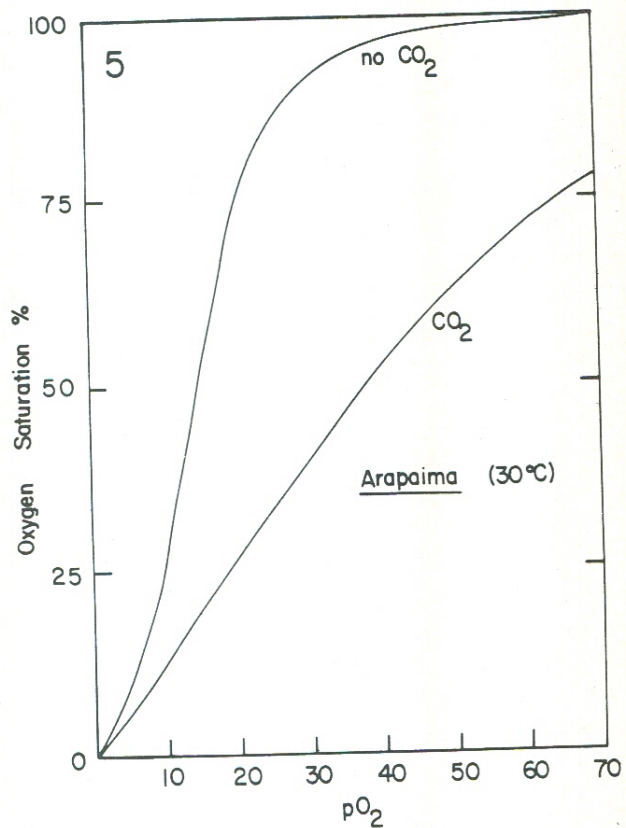
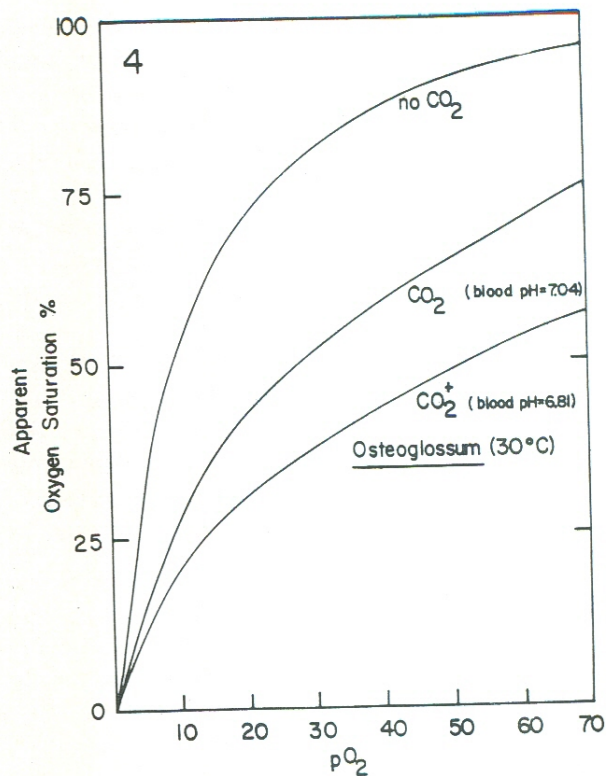
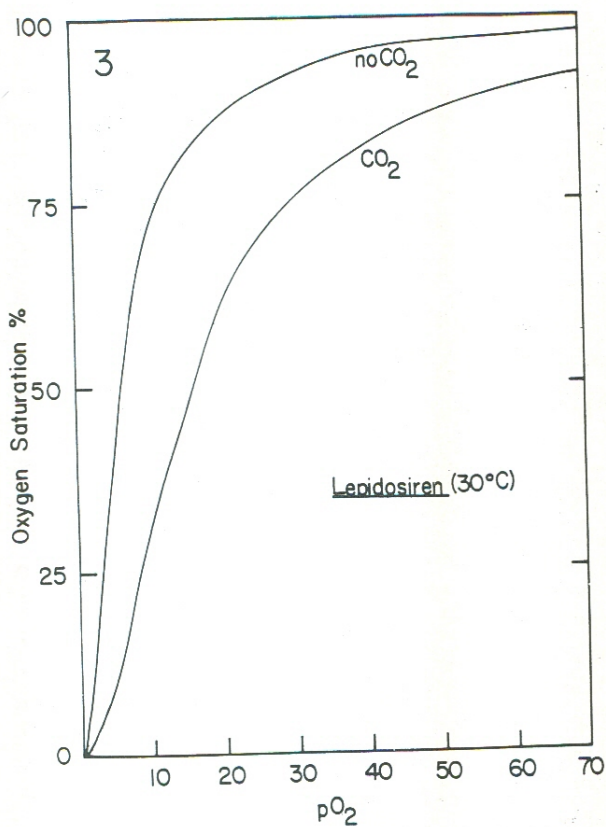
Rhaphiodon vulpinus, (família Cynodontidae) é um hábil nadador e encontra-se em águas de correnteza. Quando o CO₂ não está presente no equilíbrio de gases o P_{50} (10,7 mm Hg, 30°C) destas espécies é similar ao dos peixes que vivem em águas moderadamente oxigenadas. Na presença de 5,6% CO₂ o P_{50} Aparente incrementa a 38,1 mm Hg (4). A Figura 11 ilustra a curva de equilíbrio de oxigênio de ambos na presença e ausência de CO₂. O sangue de *Rhaphiodon* apresenta um pronunciado efeito Root quando o CO₂ está presente no gás (4).

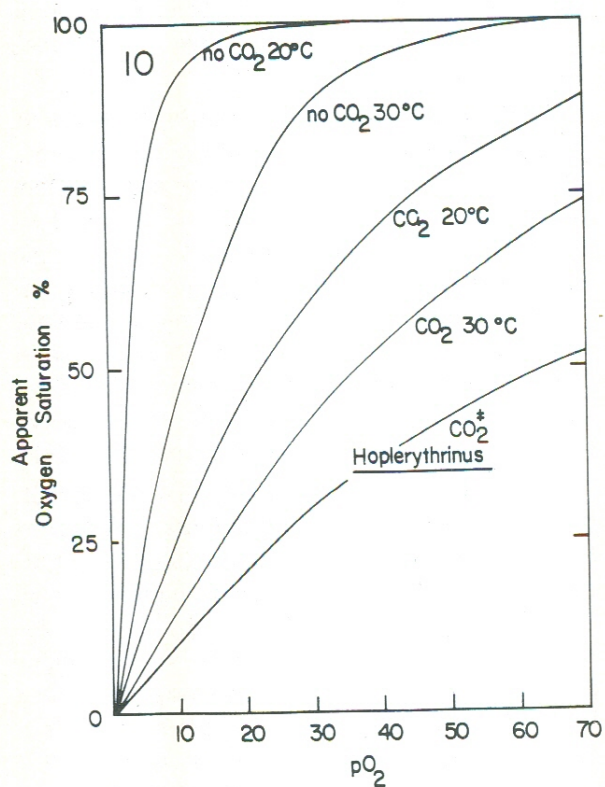
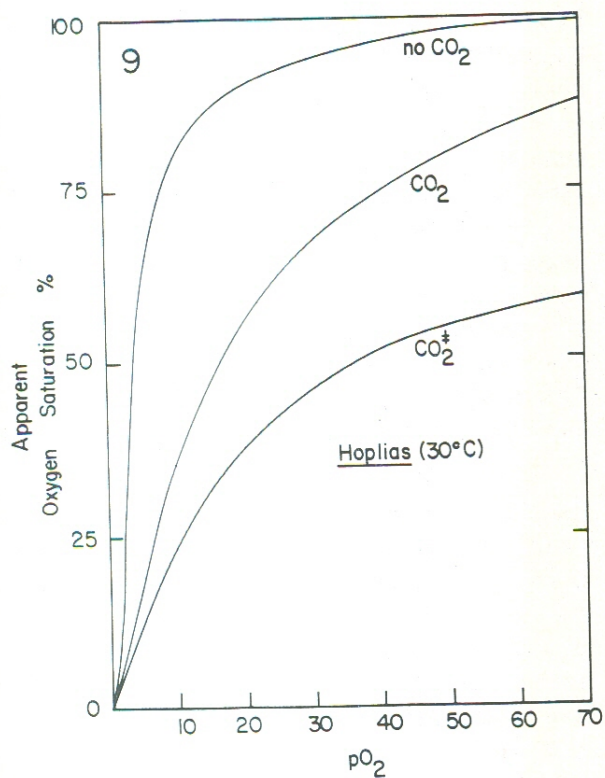
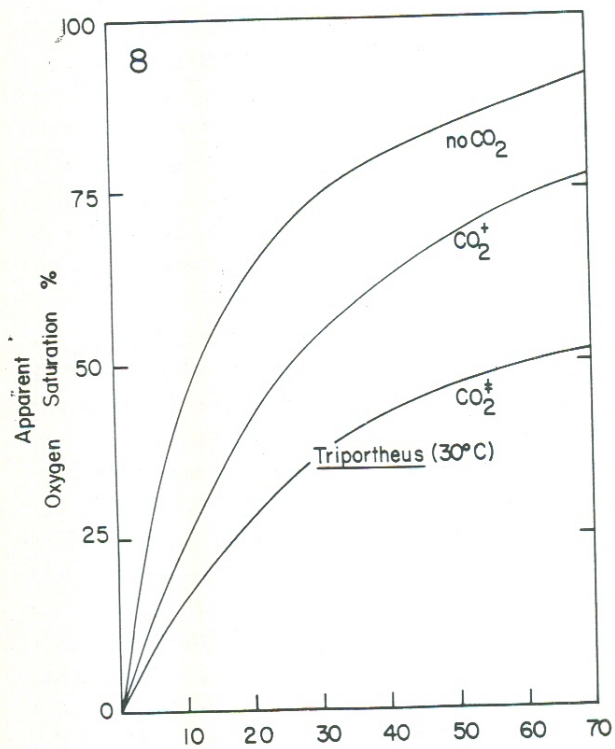
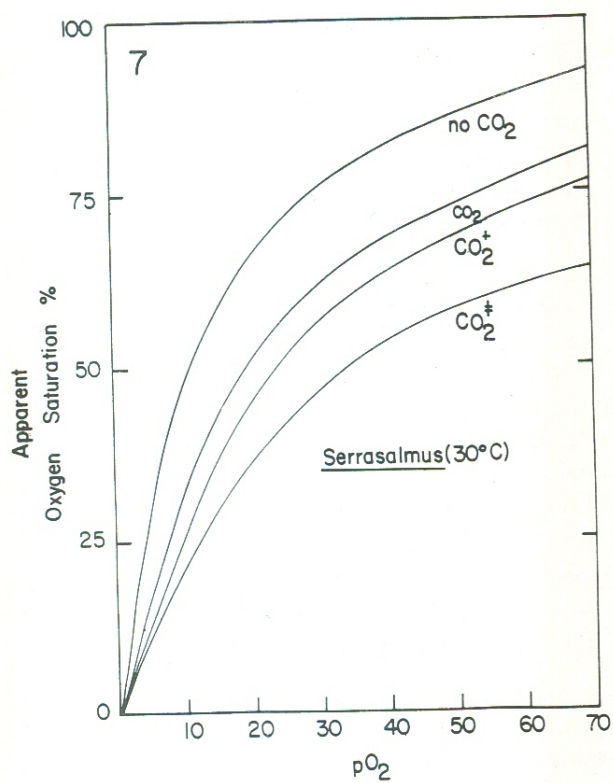
O sangue de *Prochilodus* (família Prochilodontidae) tem uma alta afinidade pelo oxigênio na ausência de CO₂ (Tabela I). Esta alta afinidade pelo oxigênio é compatível com sua existência epibêntica e extensa distribuição. Quando 5,6% de CO₂ estão presentes no equilíbrio de gases, o P_{50} Aparente, aumenta sensivelmente. Ademais, só um pequeno efeito Root foi detectado no sangue a pH 7,1, um pronunciado efeito Root foi evidente a pH baixo (pH 6,6). A Figura 12 apresenta a curva de equilíbrio para o sangue de *Prochilodus* com 5,6% e sem CO₂. Esta figura demonstra que quando o CO₂ não está presente, 90% do sangue está oxigenado a $pO_2 = 22$ mm Hg. Esta espécie parece a mais condicionada a sobreviver em águas com hipoxia relativa. Não é de surpreender que *Prochilodus* possa ser encontrada numa ampla variedade de *habitat* (Fink & Fink, 1978).

Curimatus tem sangue com alta afinidade ($P_{50} = 6,0$ mm Hg) e moderado efeito Bohr (— 0,35) e pequeno e moderado efeito Root. As curvas de equilíbrio de oxigênio são apresentadas na Fig. 13.

O sangue de *Schizodon* (família Anostomidae) apresenta baixa afinidade pelo oxigênio na ausência de CO₂ (Fig. 14) e, além disso, uma redução quando 5,6% CO₂ estão presentes no equilíbrio de gases (Tabela I) (4). Esta diminuição de afinidade de oxigênio sugere que *Schizodon* não pode sobreviver em águas de baixo conteúdo de oxigênio. De fato, a presença de CO₂ nas águas de baixo índice de oxige-

(4) — O sangue de peixes com pronunciado efeito Root (Tabela I) poderia provavelmente ter um elevado P_{50} e efeito Bohr a pH mais baixos do que os exemplificados por nossos dados de afinidade de oxigênio observada (P_{50} Aparente) e efeito Bohr aparente (Tabela I).





nação nos trópicos (ver Tabela II) poderia provavelmente limitar estas espécies e, em parte, reduzir moderadamente a oxigenação das águas. Não é de surpreender que o *Schizodon* é encontrado no centro da correnteza dos rios altamente oxigenados (Tabela I); na presença de 5,6% de CO₂ o sangue de *Schizodon* demonstrou um relativo e pronunciado efeito Root a pH baixo⁽⁴⁾.

Um espécime de *Hemiodus* (família Hemiodontidae) foi estudado. A curva de equilíbrio de oxigênio foi determinada só na ausência de CO₂ (Fig. 15) e não é sabido se este sangue apresenta efeito Root e/ou efeito Bohr. No hemolisado de *Hemiodus*. No entanto, Farmer *et al.* (1978) encontraram um forte efeito Root. Na ausência de CO₂, o sangue de *Hemiodus* tem mais baixa afinidade que o *Schizodon* e a curva é mais sigmoidal. A baixa afinidade pelo oxigênio consistente com a alta oxigenação do meio ambiente frequentado por *Hemiodus* e *Schizodon* (Fink & Fink, 1978). *Hemiodus* é um hábil nadador que usa uma natação veloz e movimento de saltos para escapar do predador. Este é encontrado no centro dos igarapés e rios (Tabela I).

Sternopygus macrurus (família Rhamphichthyidae) foi examinado como um representante da subordem Gymnotoidei. Esta espécie tem sangue com pequeno e moderado efeito Bohr e Root. O P₅₀ na ausência de O₂ indica uma relativa e alta afinidade como poderíamos esperar em peixes epibênticos, especialmente em meios ambientes sombrios onde, o material em suspensão está acompanhado de diminuição de oxigênio dissolvido. Uma curva representativa está apresentada na (Fig. 16).

Representantes de três gêneros de Doradidae foram examinados: *Anadoras*, *Hassar* e *Pseudodoras* (Fig. 17-19). Estes doradides têm sangue sem efeito Root e com pequeno efeito Bohr (fator Bohr, — 0,24, — 0,21, — 0,40, respectivamente). Similarmente, os hemolisados de doradides são desprovidos de efeito Root (Farmer *et al.*, 1978 em emissão). Esta falta de efeito Root pode estar correlacionada com o *habitat* epibêntico de doradides (Fink &

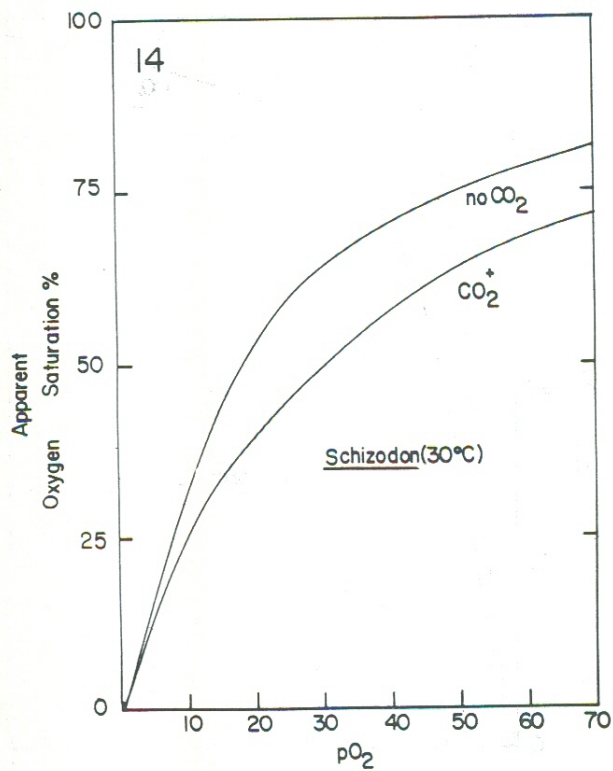
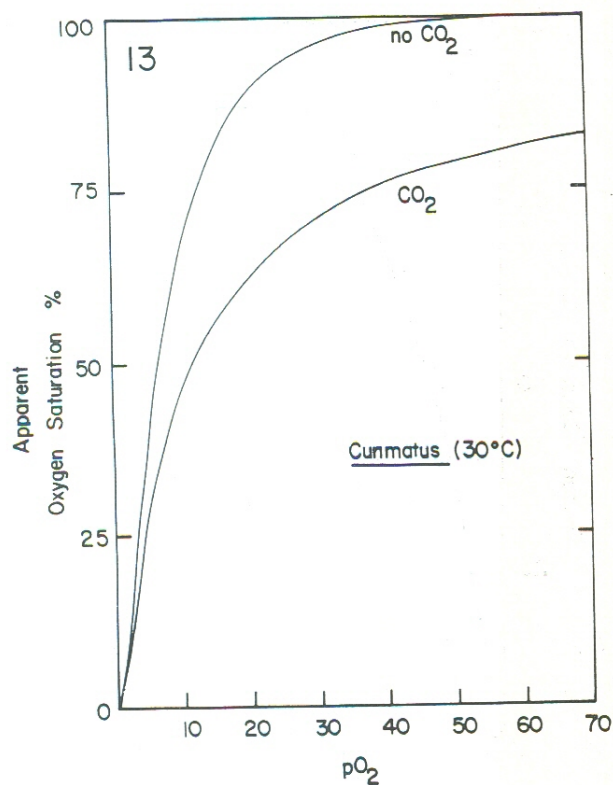
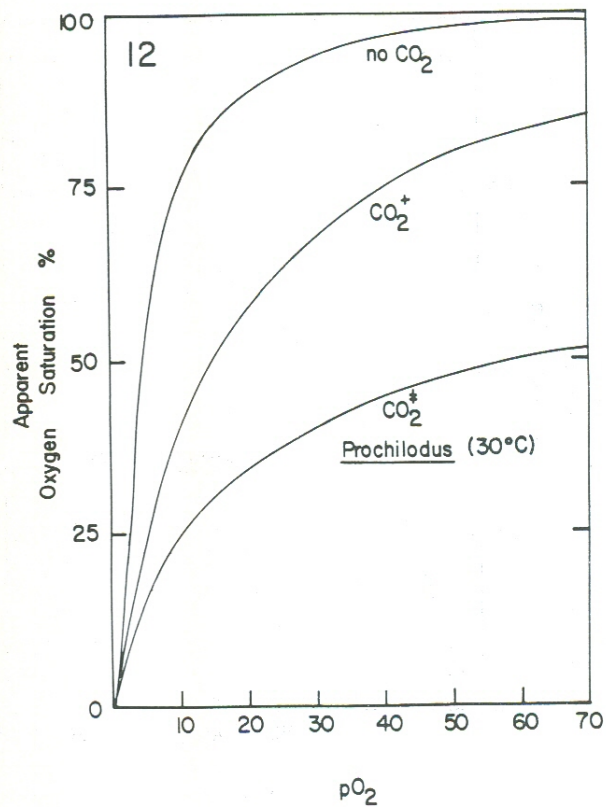
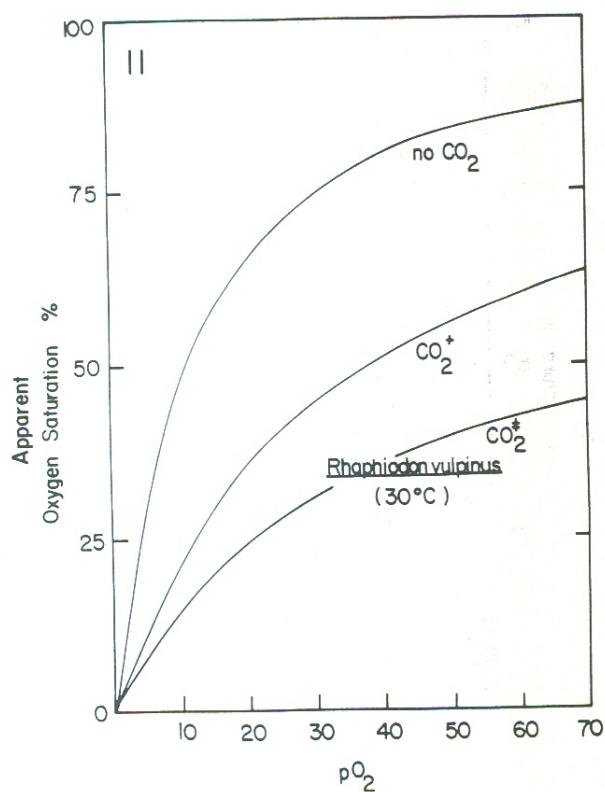
Fink, 1978, em preparação) e, em geral, pela redução de bexiga natatória entre silurídeos (Alexander, 1965). As curvas de equilíbrio de oxigênio foram completamente diferentes no sangue destas espécies (Fig. 17-19) de alguns resultados obtidos no sangue de outros peixes sistematicamente próximos.

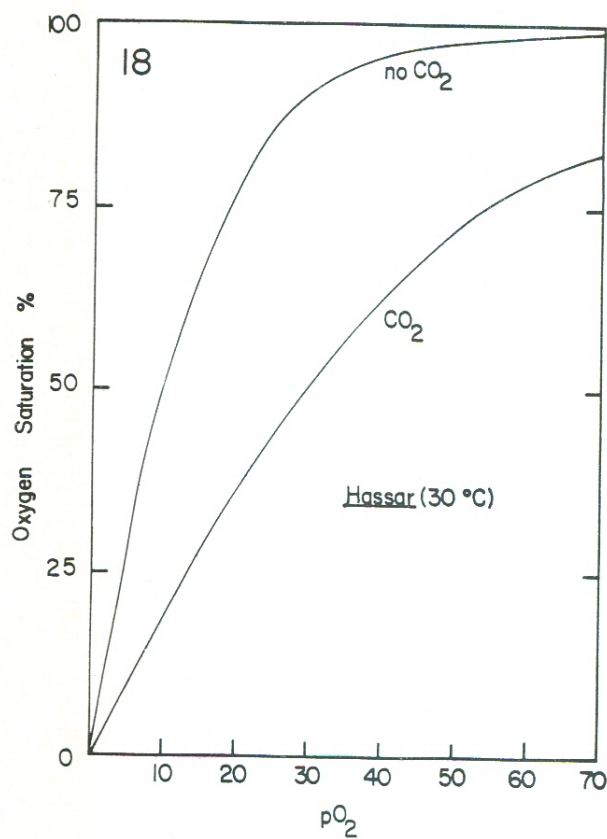
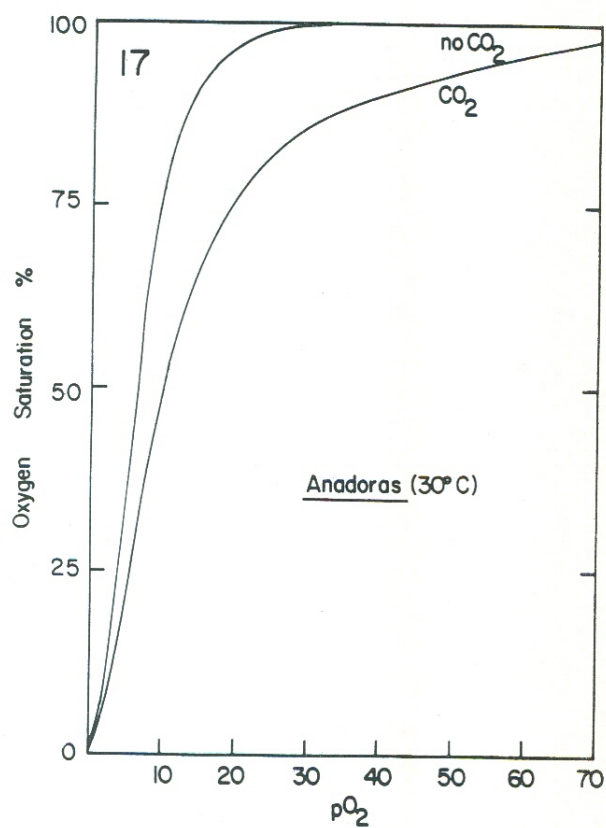
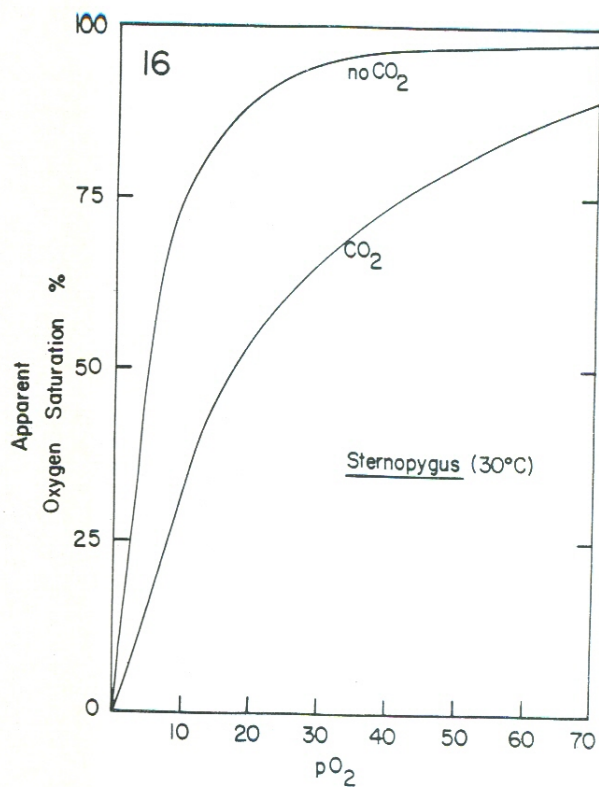
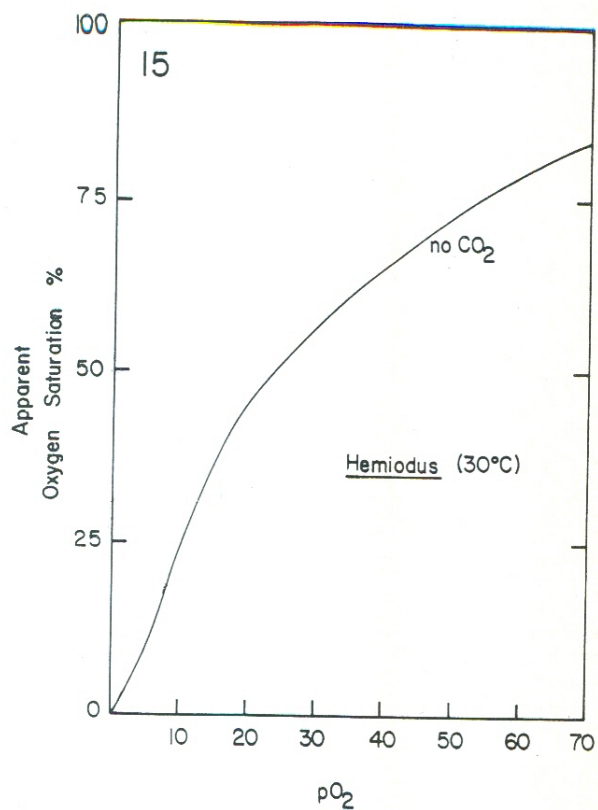
Ao contrário do doradide, *Auchenipterus* da família *Auchenipteridae*, é um peixe pelágico e o seu sangue tem um efeito Bohr relativamente alto (Fator Bohr = — 0,60) e um moderado efeito Root. A curva de equilíbrio de oxigênio sem CO₂ e com 5,6% CO₂ é apresentada na Fig. 20. O efeito Bohr do sangue total é provavelmente influenciado pelos fosfatos orgânicos como são também pelo pH intraeritrócitos; Bunn e Riggs (1978) notaram que, nas hemoglobinas destas espécies, o efeito Bohr está ausente até no ponto isoelétrico.

Representantes de cinco gêneros da família *Pimelodidae* foram analisados em nossos estudos: *Brachyplatystoma*, *Pimelodella*, *Pimelodus* e *Rhamdia* e *Pseudoplatystoma*, (Fig. 21-24). Estes pimelodides têm sangue com P₅₀ similar quando o CO₂ está ausente do equilíbrio de gases (Tabela I), e estes valores ocorreram nos limites previstos para os animais que vivem em águas moderadamente oxigenadas. Quando 5,6% CO₂ foram introduzidos no gás, os valores de P₅₀ aumentaram significativamente e, a miúdo, foram decisivamente diversos um do outro. O sangue de pimelodides não apresenta efeito Root. O efeito Bohr foi relativamente grande para *Brachyplatystoma*, *Pimelodella* e *Pimelodus* e moderado para *Rhamdia* e *Pseudoplatystoma* (Tabela I).

Vários indivíduos do gênero *Ageneiosus* (família Ageneiosidae) foram estudados. Houve pequena variação nos valores de P₅₀ entre os indivíduos (ver Tabela I). Uma série de curvas de equilíbrio de oxigênio é apresentada na Fig. 25. O sangue não apresentou efeito Root e o efeito Bohr foi moderado. O efeito Bohr e afinidade pelo oxigênio apresentaram-se iguais aos de outras espécies de meio ambiente moderadamente oxigenado.

(4) — O sangue de peixes com pronunciado efeito Root (Tabela I) poderia provavelmente ter um elevado P₅₀ e efeito Bohr a pH mais baixos do que os exemplificados por nossos dados de afinidade de oxigênio observada (P₅₀ Aparente) e efeito Bohr aparente (Tabela I).





A curva de equilíbrio de oxigênio de sangue de *Hypophthalmus* (família Hypophthalmidae) produziu resultados similares aos descritos acima sobre o gênero *Ageneiosus*. Não houve um efeito Root aparente e o efeito Bohr foi moderado (Factor Bohr = $-0,31$).

Hoplosternum littorale é uma espécie de respiração aérea obrigatória da família Callichthyidae, o equilíbrio de oxigênio do sangue e não se apresenta com características particulares, embora estudos associados (Garlick *et al.*, 1978; Bunn & Riggs, 1978) usando hemoglobina, indiquem uma compensação molecular. Por exemplo, encontramos um efeito Bohr moderado ($-0,33$) para o sangue. Este efeito Bohr, no entanto, é o resultado do efeito de 2 componentes de hemoglobina com diferente efeito Bohr (ver Garlick *et al.* 1978). Não detectamos efeito Root no sangue, porém estudos feitos em componentes isolados indiram um componente que tem efeito Root, enquanto que os outros não o têm (Garlick *et al.* 1978). Nossos dados no *Hoplosternum* são similares aos de Willmer (1934) exceto o fato de que os valores do pH do sangue medidos por nós, foram substancialmente mais altos que os referidos por Willmer.

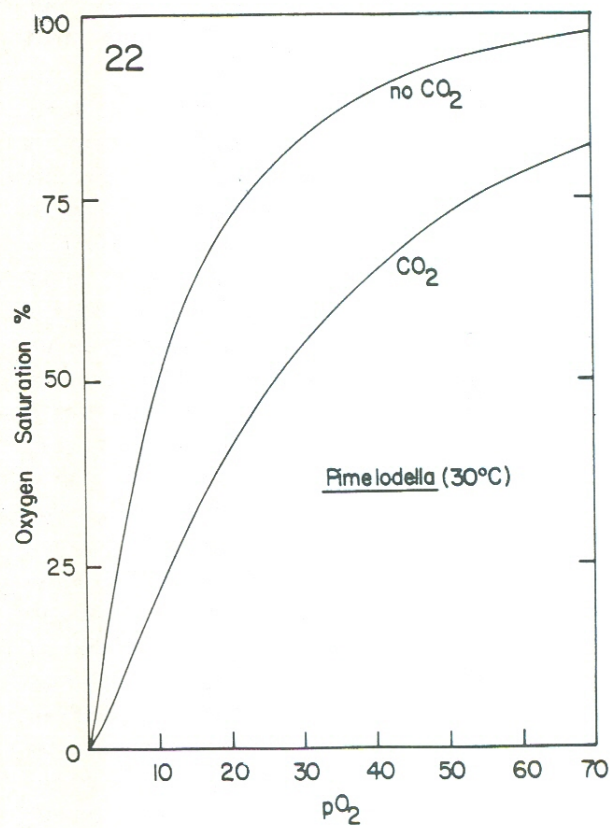
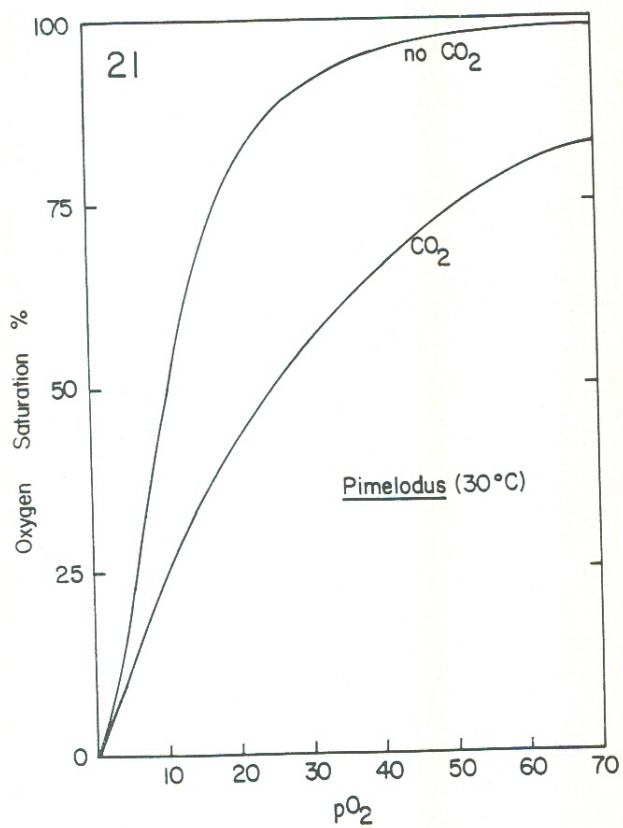
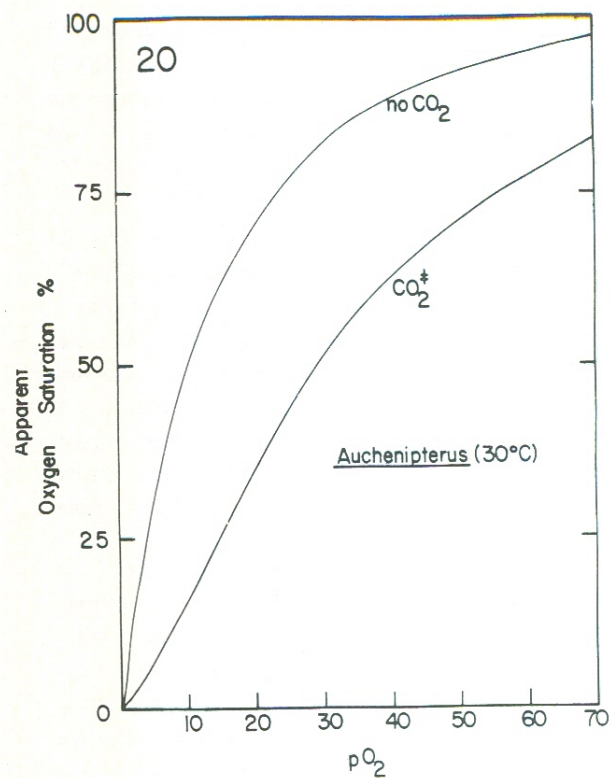
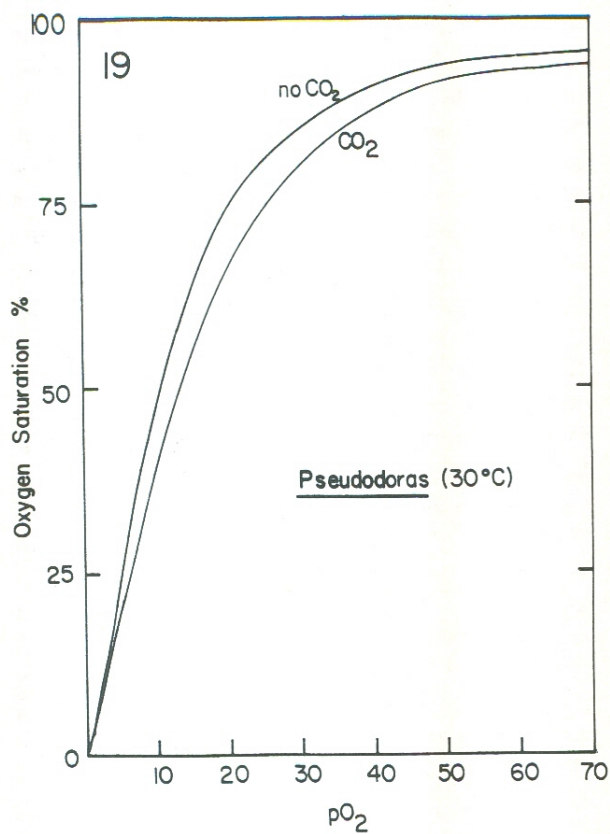
O sangue de seis representantes da família Loricariidae foram estudados: *Ancistrus* uma espécie não identificada da subfamília Ancestrinae, *Loricaria*, *Parahemiodon*, *Hypostomus* e *Pterygoplichthys* (Tabela I). Os loricarídes são "catfish" preferentemente sugador, através de aparelho usado para extrair algas etc. de rochas e outras superfícies do leito de igarapés, tanques e charcos (Fink & Fink, 1978). Em muitos aspectos, os loricarídes estão ecologicamente correlacionados com as espécies *Catostomid* dos Estados Unidos. No entanto, o sangue *Catostomid* difere, mostrando efeito Root (Powers, D.A. não publicado) enquanto o sangue de loricaríde não mostrou este efeito. Na ausência de CO_2 , o sangue destes loricarídes apresentou uma moderada e baixa afinidade pelo oxigênio (Fig. 28-31). Estas afinidades podem estar relacionadas com a habilidade de um acessório de respiração aérea o qual parece difundido entre loricarídes. *Ancistrus* e *Hypostomus* são conhecidos como de respiração aérea facultativa (Kramer e Graham, 1976) e notamos que a

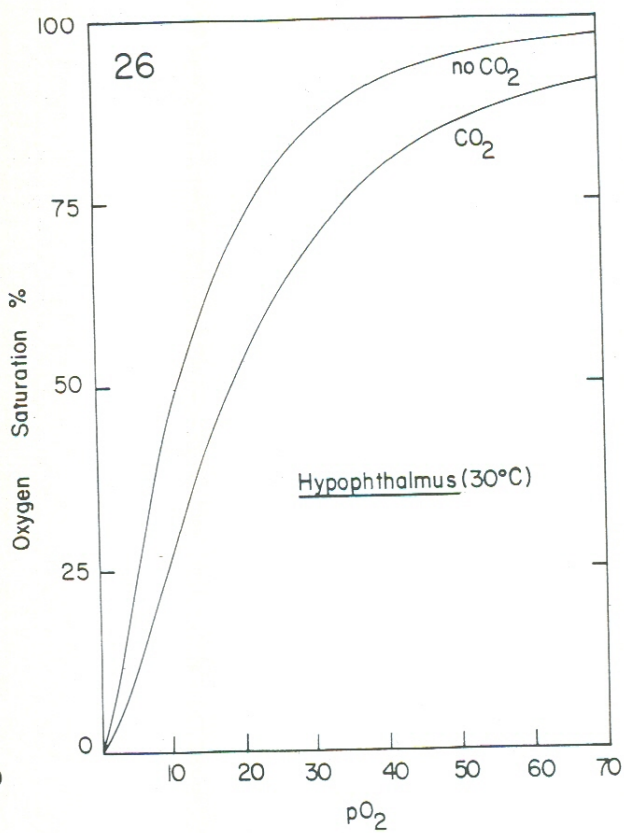
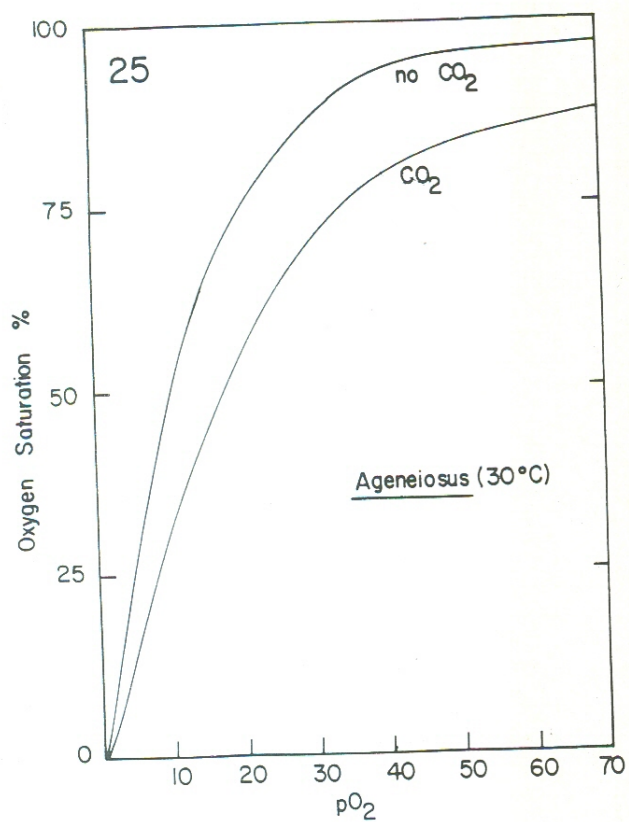
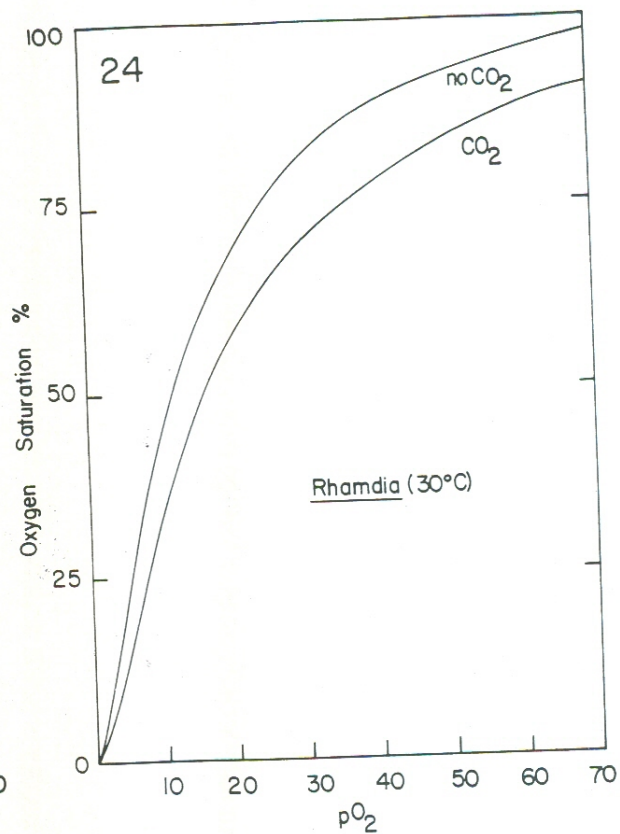
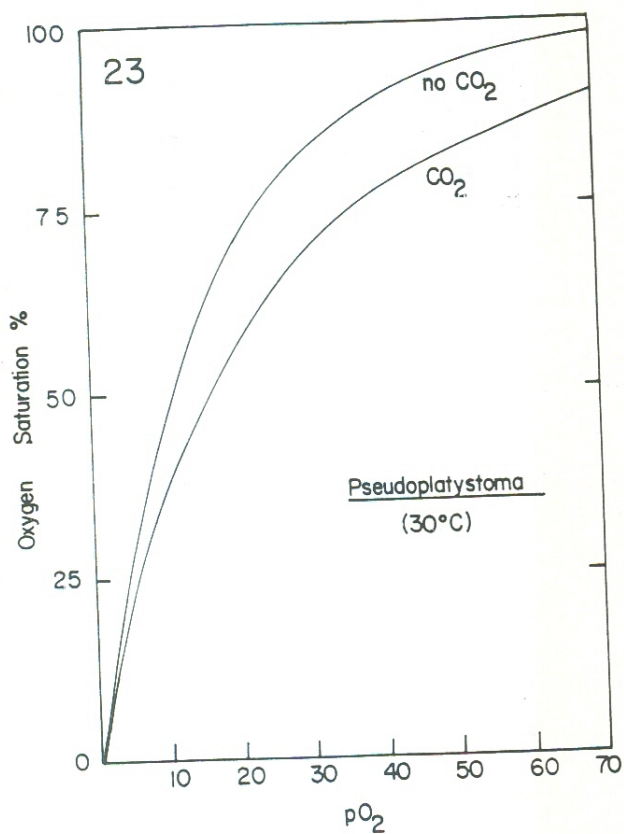
loricaria e *Pterygoplichthys* não são atingidos desfavoravelmente por uma emersão de várias horas (observação pessoal). Possivelmente, outros loricarídes usam acessórios de respiração aérea sob condições hipóxicas. A afinidade pelo oxigênio relativamente baixa e a baixa sensibilidade de loricarídes ao CO_2 coincidem com uma respiração bimodal destes peixes.

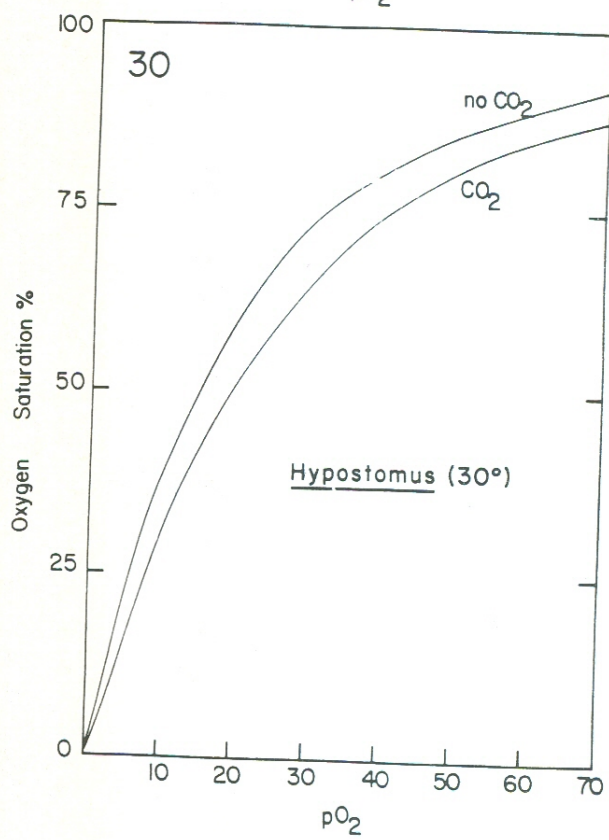
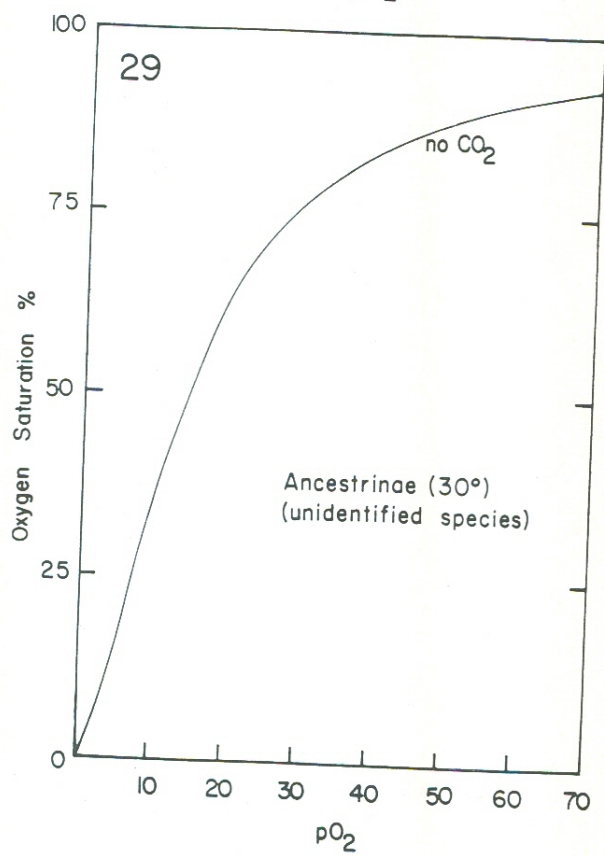
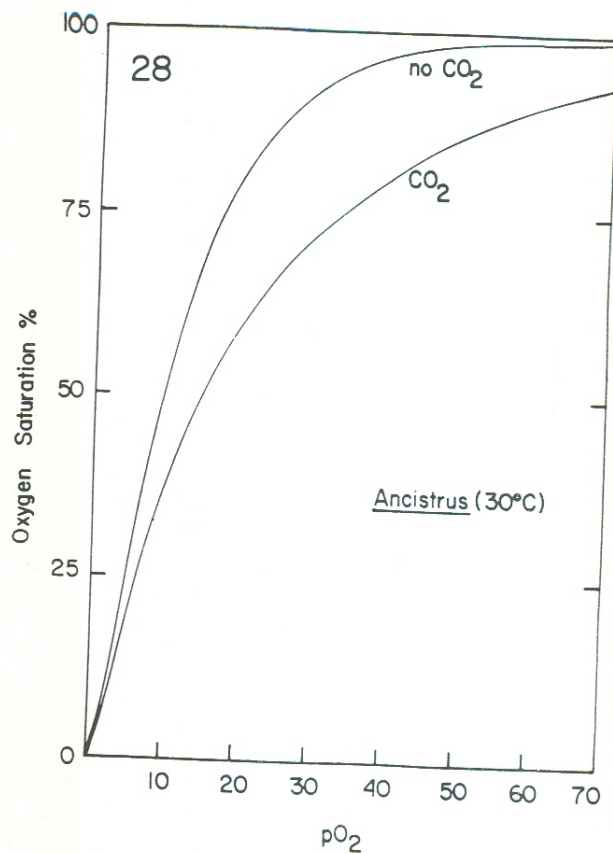
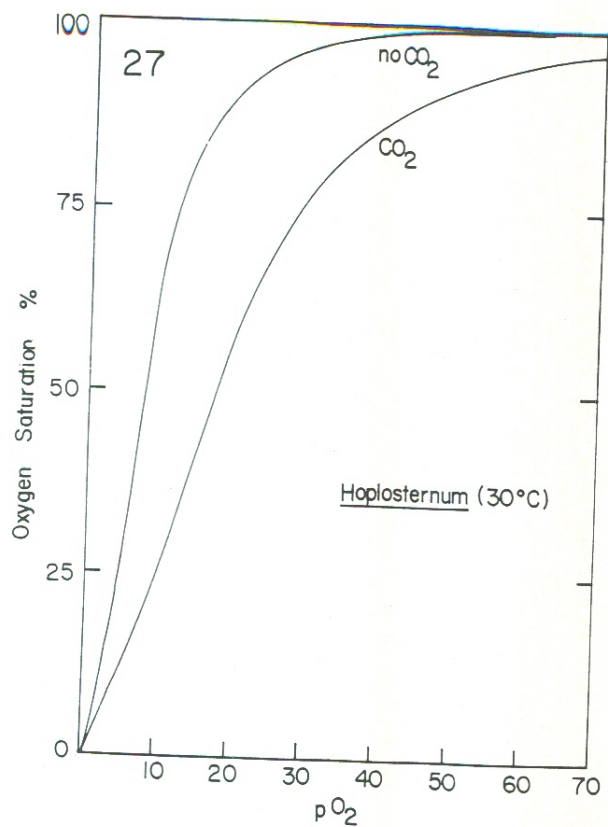
O sangue de *Potamorhaphis* (família Belontiidae) foi estudado em duas temperaturas (20°C e 30°C) na presença de 5,6% CO_2 . A curva de equilíbrio de oxigênio (Fig. 32) demonstrou um significativo efeito de temperatura. No hemolisado de *Potamorhaphis*, tem sido demonstrado um pronunciado efeito Root (Farmer *et al.*, 1978, em publicação) e se isto também se aplicasse ao sangue total, o P_{50} quando o CO_2 não está presente não poderia ser estimado por nossos dados. No entanto, um P_{50} Aparente de 49 mm Hg e 30°C , na presença de 5,6% CO_2 indica que o sangue destas espécies tem uma baixa afinidade pelo oxigênio.

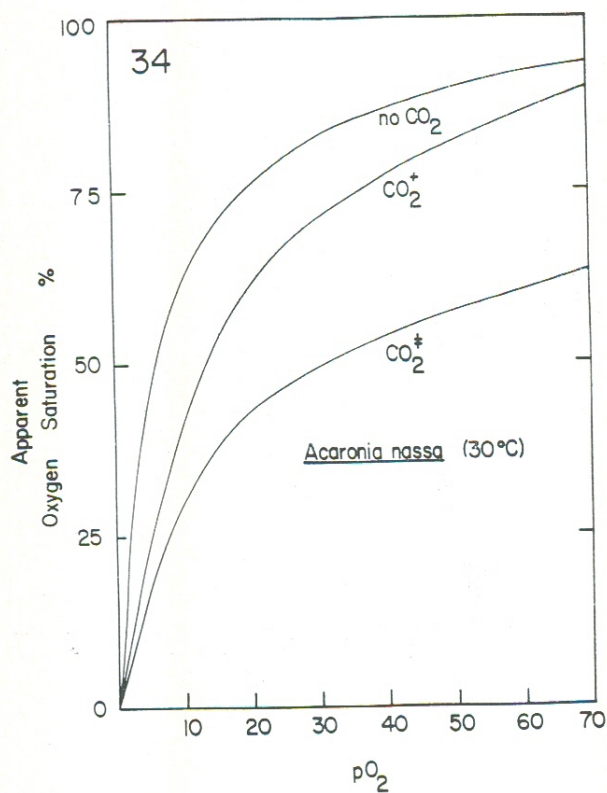
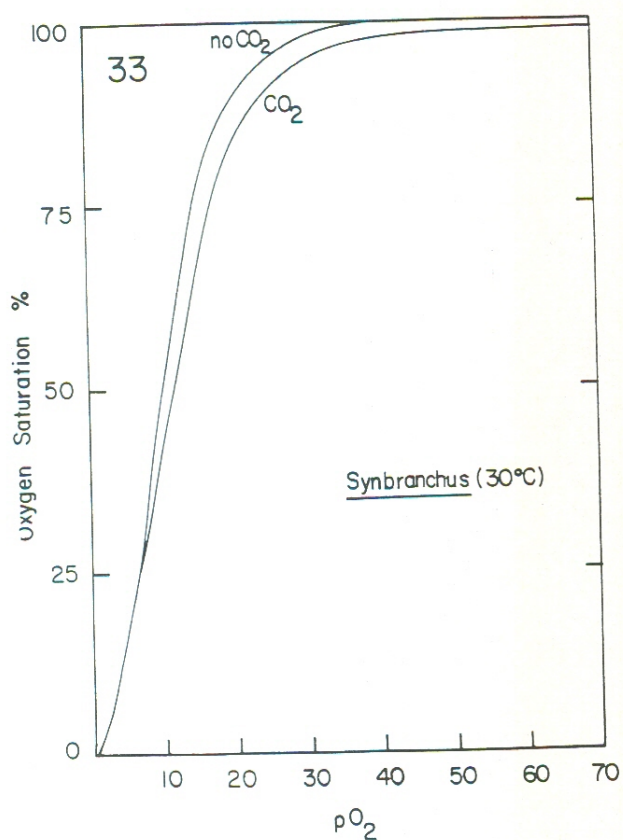
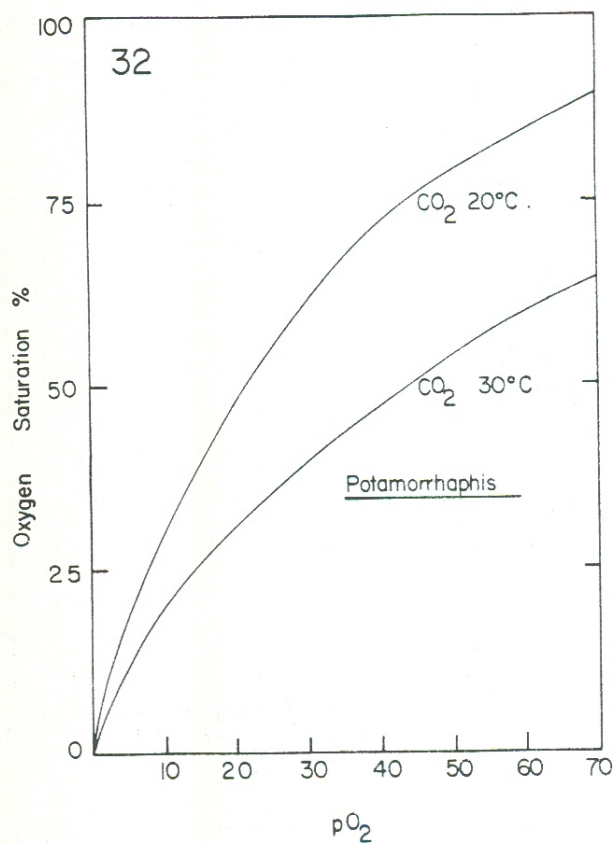
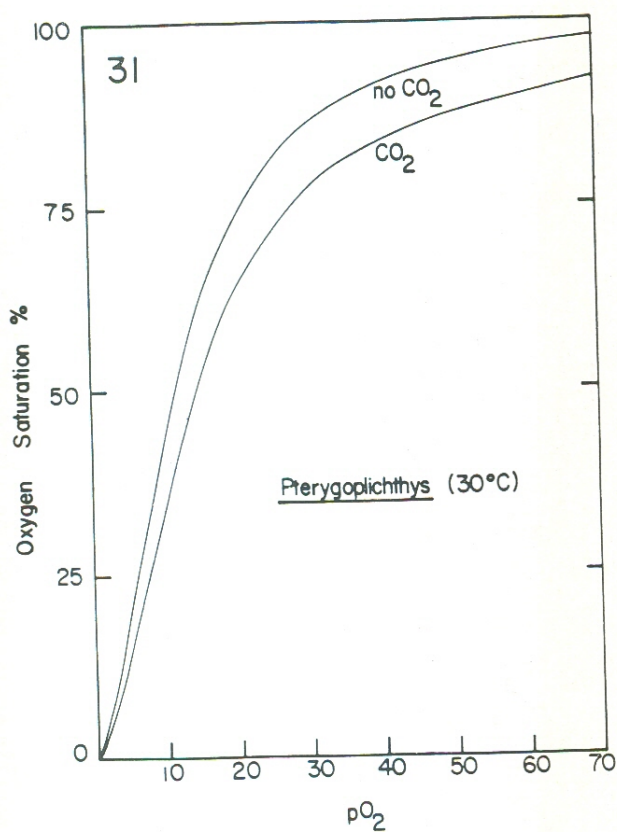
Synbranchus marmoratus (família Synbranchidae, da ordem Synbranchiformes) é capaz de ambas as respirações aérea e branquial (Taylor, 1913; Johansen, 1966, 1970) e libera a respiração aérea em água em hipoxia (Johansen, 1970). Encontramos a pH 7,7, 30°C um P_{50} 9,4 mm Hg $\pm 0,6$ (Figura 33) o qual é consistente com um P_{50} de 7,2 mm Hg a pH 7,6, 25°C , conforme relato de Johansen (1970). Ademais, o efeito Bohr encontrado por nós (factor Bohr de $-0,31$) foi essencialmente o mesmo, de acordo com Johansen (1970). Finalmente, de acordo com Johansen (1970), encontramos um evidente efeito Root, para este sangue. O efeito Root não parece estar presente no hemolisado de ambos os *Synbranchus* (Phelps *et al.* 1978, Farmer *et al.* 1978). Os dados do equilíbrio do oxigênio do sangue a 20°C e 30°C (Tabela I) junto aos dados de Johansen (1970) indicam um efeito substancial da temperatura na afinidade de oxigênio do sangue de *Synbranchus*.

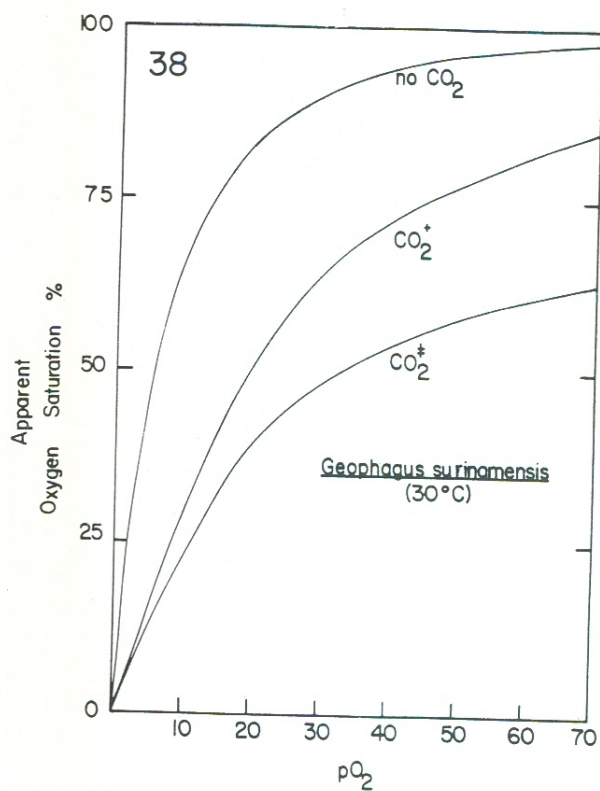
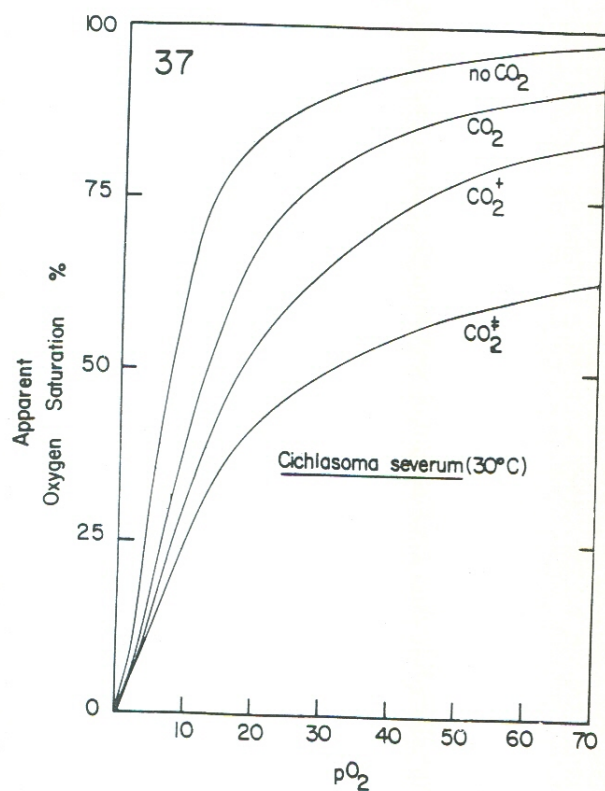
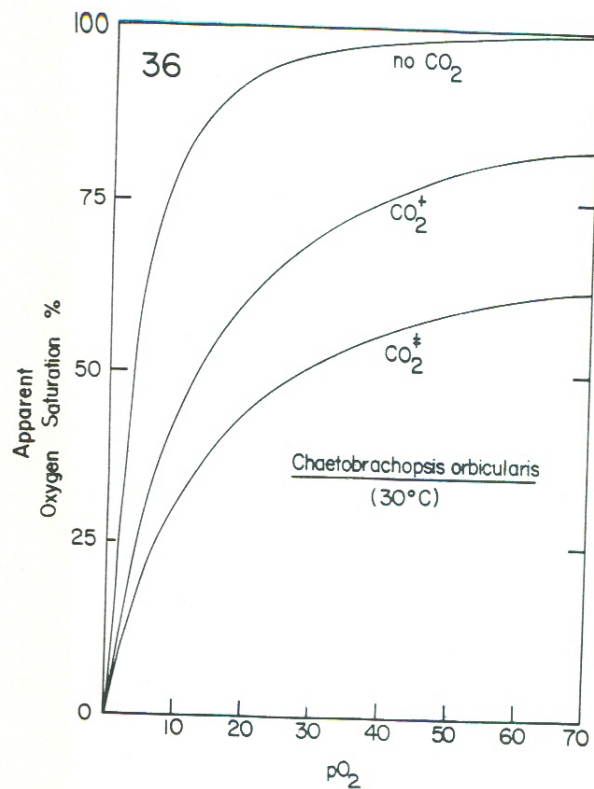
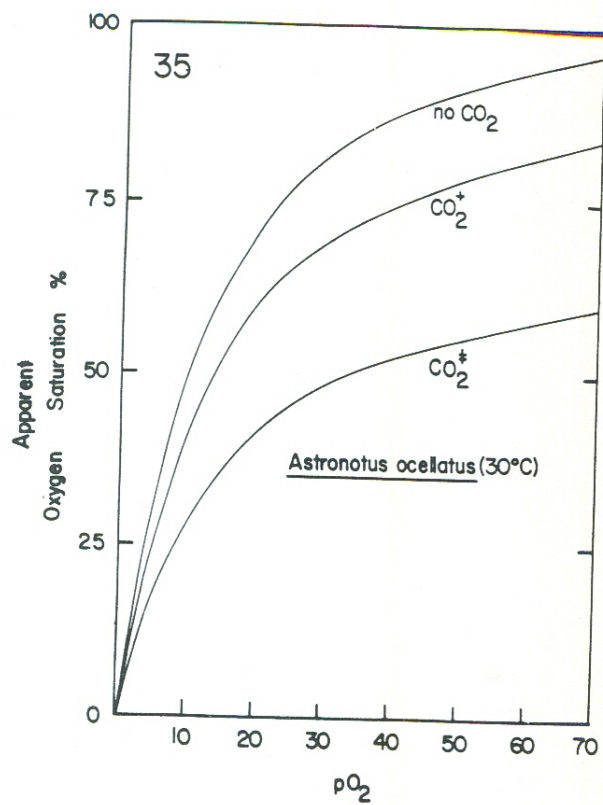
Cinco espécies de ciclides (Cichlidae da ordem Perciformes) foram estudados (Figs. 34-38). Das cinco espécies, duas têm o sangue com uma moderada e baixa afinidade pelo oxigênio ($P_{50} = 7,5$ mm Hg e 9,8 mm Hg) na ausência de CO_2 , enquanto que as outras três











espécies têm o sangue com relativamente alta afinidade pelo oxigênio $P_{50} = 4,2, 5,0$ e $5,7$ mm Hg). Como alguns ciclídeos são epibênticos e outros são pelágicos, suspeitamos que os que têm alta afinidade pelo oxigênio sejam para beneficiar-se das regiões bênticas de charcos e lagos em repouso. Todos os cinco ciclídeos mostraram efeitos tanto Root quanto Bohr moderado (Tabela I).

PH DO SANGUE DE PEIXES DA AMAZÔNIA

O pH do sangue de peixes quando o CO_2 não está presente no equilíbrio de gases numa faixa de 7,6 e 8,2 foi bastante alto tanto que o efeito Root foi presumivelmente inoperante⁽²⁾. Neste aspecto, nossos resultados diferem dos de Willmer (1934) que notou que o pH do sangue era o mesmo e similar aos dos peixes de águas tropicais das Guianas Britânicas, sendo que os valores determinados por nós tem uma a duas unidades de pH mais baixa. Isto não está confirmando o resultado de Mangum *et al.* (1977) e apoia nosso parecer que o pH do sangue de peixes da Amazônia é maior que o dado por Willmer (1934). Outros trabalhos em publicação (Wood *et al.* 1978a e 1978b) tratam do problema da capacidade tampão do sangue das espécies determinadas.

DISCUSSÃO GERAL

Quando Johansen & Lenfant (1972) compararam as curvas de equilíbrio de três peixes de respiração branquial de águas temperadas (carpa, "catfish" e cavala) com os de respiração aérea selecionados, concluíram que a afinidade do sangue dos de respiração aérea tem mais baixa afinidade do que os de respiração branquial. Se uma comparação similar é feita para uma grande extensão de amostra representada por nossos dados sob condições uniformes ($T=30^\circ\text{C}$, $p\text{CO}_2 \approx 0$) tais diferenças não existem. Os peixes de respiração aérea facultativa e obrigatória (ver Tabela I) tem o sangue com uma curva de dissociação de oxigênio que está dentro da faixa ocupada pelos dados obtidos do sangue das espécies de respiração branquial. Estes re-

sultados estão resumidos na Fig. 39. Em geral, a hipótese de que os de respiração aérea tem mais baixa afinidade que os de respiração branquial e como tal refletem uma adaptação evolucionária a um estilo de vida, não parece estar apoiada por estes dados. Talvez, a hipótese seja correta para anfíbios, porém o argumento, para uma grande variedade de espécies de peixes é pelo menos forçado. No entanto, uma razão prevaleceria de que o sangue dos de respiração aérea retém mais CO_2 e ademais sob o pH do sangue o qual resulta *in vivo* uma baixa afinidade pelo oxigênio. Este raciocínio é fraco visto que na presença de 5.6% CO_2 não é significativamente característica a afinidade pelo oxigênio nos de respiração aérea e os de respiração branquial (Tabela I e Figs 2-38). Os dados em um par de espécie sistematicamente próximas *Osteoglossum* e *Arapaima* e *Hoplias* e *Hoplerethrinus* estão de acordo com a hipótese mas esses dados são insuficientes para uma generalização.

Como uma diferenciação geral entre os de respiração branquial e os de respiração aérea não está apoiada por nossos dados, surge uma inquirição se outros parâmetros ecológicos podem ser tão importantes contribuintes na fórmula evolucionária para manter a homeostasis fisiológica. Uma análise da informação da Tabela I e II e Fig. 2-38 indica que o equilíbrio de oxigênio está correlacionado com o *habitat*. Há uma correlação entre equilíbrio de oxigênio (quando o CO_2 não está presente no gás) e o nicho ecológico do peixe³. Por exemplo, os dois extremos de *habitat* lótico para os de respiração branquial que estão em *zonas lentas*, onde o oxigênio é reduzido e no centro do rio, *zona rápida* e a saturação de oxigênio é relativamente alta (Tabela I e II) as curvas de equilíbrio de oxigênio ($p\text{CO}_2=0$) das espécies de *habitat* lótico de *zona lenta* são elementos de outro grupo cujo alcance está dentro da linha delgada e sólida da figura 40. Peixes lóticos de *habitat* de *zonas rápidas* com um *habitat* específico de centro de igarapés e rios, têm o sangue com a curva de equilíbrio de oxigênio que são elementos de outro grupo cuja faixa está dentro da sólida e grossa linha da figura 40. Claramente, estes dois grupos de curvas estão discretamente acima de $p\text{O}_2=13$ mm Hg e só se sobrepõe parcialmente por baixo desta

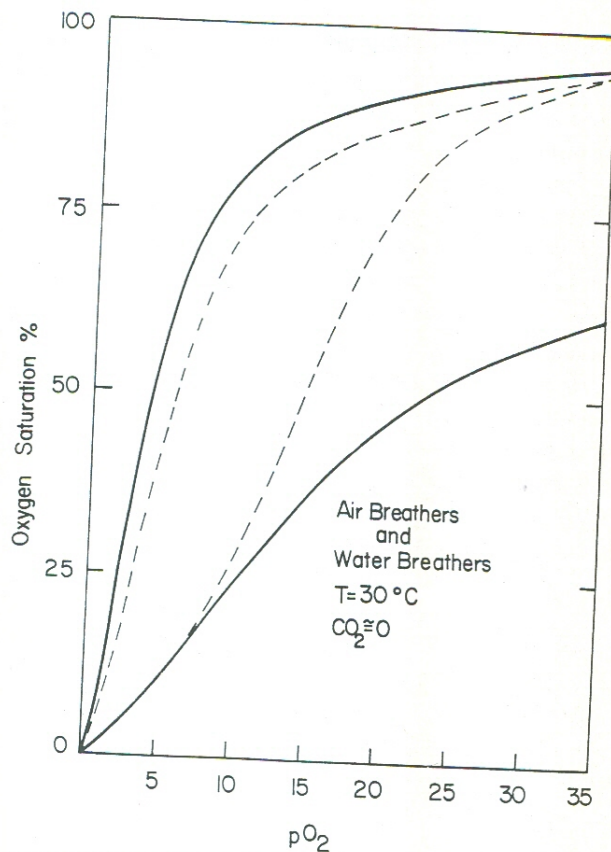


Fig. 39 — Uma comparação de afinidade de Hb-O₂ para peixes de respiração aérea e branquial. Todos os dados são determinados pela curva de equilíbrio sem CO₂ no gás e à temperatura de 30°C. A ordenada descreve a porcentagem de saturação de hemoglobina pelo oxigênio enquanto que a abscissa expressa o pO₂ em mm Hg. A curva de equilíbrio para os de respiração aérea cai totalmente entre a linha pontuada da figura. A curva de equilíbrio para os de respiração branquial cai entre a curva de linha sólida da figura. As curvas para a respiração aérea caem dentro da faixa de respiração branquial.

pO₂. Ademais, a figura 40 indica diferenças significativas, no alcance da curva de equilíbrio de oxigênio em peixes destes dois *habitat*. Espécies de zonas lenta têm mais alta afinidade pelo oxigênio e podem subseqüentemente viver em águas com baixo conteúdo de oxigênio do que as espécies de zonas rápidas de centros de rios e igarapés.

Espécies de zona rápida que vivem nas margens dos igarapés não têm natação rápida, como os peixes de centro de rio. O estilo de vida lento está associado com os níveis baixos de oxigênio na água do *habitat* e não é sur-

presa que peixes das margens dos igarapés tenham a afinidade pelo oxigênio mais alta do que peixes do centro do rio (Fig. 40). Além disso, as hemoglobinas de peixes das margens do rio estão saturadas com oxigênio a uma baixa pO₂ em comparação com aqueles peixes cujo *habitat* específico é o centro de rios de correnteza. Por outro lado, há uma pequena diferença entre afinidade pelo oxigênio nos peixes de *habitat* de zonas lenta e peixe de zona rápida, com *habitat* específico de margens e igarapés (Fig. 40).

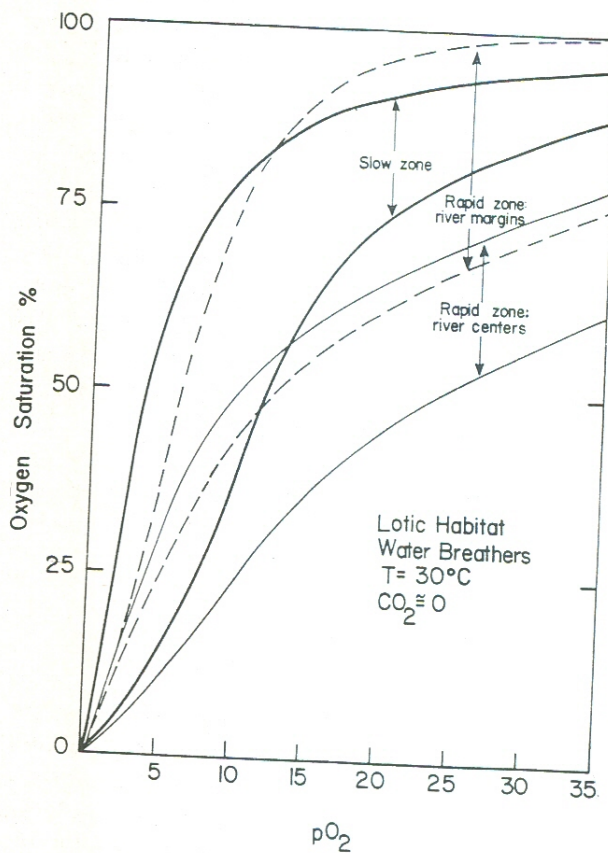


Fig. 40 — Uma comparação de afinidade de Hb-O₂ para respiração branquial de *habitat* lótico, mas de diferente *sub-habitat* e *habitat* específico. A linha cheia inclui a faixa da curva de equilíbrio para espécies de zonas lenta. A linha fina representa o limite da curva de equilíbrio das espécies de zonas rápidas de *habitat* específico de rios e médios de riachos. A linha quebrada representa o limite da curva para espécies de zona rápida que têm *habitat* específico de riachos e margens de rios. Todos os dados são para pCO₂ = 0, T = 30°C. A ordenada representa a porcentagem de saturação e abscissa a pO₂ em mm Hg.

Respiração branquial obrigatória de *habitat* lântico suporta uma variedade de níveis de oxigênio e seu sangue está caracterizado por um extenso espectro de curva de equilíbrio de oxigênio. Como os *habitats* lânticos são, de algum modo, ecologicamente similares ao meio ambiente *lótico* de águas lentas, pode não ser surpreendente que os limites das curvas de equilíbrio de oxigênio para as espécies destes dois meios ambientes apresentem uma notável sobreposição de faixas.

Não objetivamos indagar sobre a pCO_2 ambiental, o pH do sangue *in vivo* e a capacidade tamponante do sangue, os quais são constituintes importantes da ecologia fisiológica destes peixes. Nossos estudos têm mostrado que as propriedades dos peixes da Amazônia têm sido adaptadas a um eficiente intercâmbio de gases sob as condições predominantes de seu nicho ecológico. Espera-se que em futuros estudos em peixes de outras regiões geográficas possam elucidar se estas correlações com o *habitat* significam uma tendência evolucionária generalizada ou são condições ambientais características prevaletentes na bacia Amazônica.

AGRADECIMENTOS

A parte experimental deste trabalho foi completada a bordo do R/V "Alpha Helix" e patrocinado por a verba NSF (PCM 7506451) com apoio adicional da verba NSF, DEB 76-19877 (D.A.P.) e uma verba da The National Geographic Society (D.A.P.). Os participantes Noruegueses (H.J. e U. Fyhn) foram patrocinados por "Norwegian Research Council for Science and the Humanities".

Agradecemos ao capitão e tripulação da R/V "Alpha Helix" por sua ajuda e paciência. A comunicação relativa à ecologia de peixes e sua classificação sistemática e ecológica foi nenerosamente elaborada pelo Dr. William Fink ("Museum of Comparative Zoology, Harvard University") e Dr. Sally Woodin ("Johns Hopkins, University").

Agradecemos em particular a ajuda do Dr. Austen Riggs, sem a qual esta pesquisa não teria sido possível. Suas críticas a este manuscrito foram muito valiosas.

SUMMARY

We have examined the oxygen-affinity of the fresh, whole blood from representatives of 40 genera of Amazonian fishes. When all the air breathing fishes and all the water breathing fishes were considered, no differentiation in oxygen affinity could be distinguished, although in two cases of closely related species i.e. *Osteoglossum*, a water breather, versus *Arapaima*, an air breather, and *Hoplias*, a water breather, versus *Hoplerethrinus*, an air breather; the air breathers have bloods with lower oxygen affinity than do the water breathers. Significant differences in the oxygen affinity were found when fishes were considered by habitat: the oxygen affinities were in general correlated with available environmental oxygen and relative oxygen demand of the fishes.

BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, R. MCN.
1965 — Structure and function in the catfish. *J. Zool.* 148, 88-152.
- BUNN, H.F. & RIGGS, A.
1978 — A medida do efeito Bohr em hemoglobinas de peixe por focalização elétrica de Gel. *Acta Amazonica* 8(4): Suplemento. (Este volume).
- CARTER, G. S.
1957 — Air Breathing. In *The Physiology of Fishes* (ed. Brown, M.E.) vol. 1, pp 65-79 Academic Press Inc. New York.
- CARTER, G.S. & BEADLE, L.C.
1931 — The fauna of the swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. — II. Respiratory adaptations in the fishes. *Linn. J. Zool.* 37, 327-368. 23 plates.
- FINK, W.L. & FINK, S.V.
1978 — A Amazônia Central e seus peixes. *Acta Amazonica* 8(4): Suplemento. (Este volume).
- FYHN, U.E.H.; FYHN, H.J.; DAVIS, B.J.; POWERS, D.A.; FINK, W.L. & GARLICK, R.L.
1978 — Heterogeneidade de hemoglobina nos peixes da Amazônia. *Acta Amazonica* 8(4): Suplemento. (Este volume).
- GARLICK, R.L.; BUNN, H.F.; FYHN, H.J.; FYHN, U.E.H.; MARTIN, J.P.; NOBLE, R.W. & POWERS, D.A.
1978 — Estudos funcionais na hemoglobina de componentes separados de um bagre de respiração aérea *Hoplosternum littorale* (Hancock). *Acta Amazonica* 8(4): Suplemento. (Este volume).
- JOHANSEN, K.
1966 — Air breathing in the teleost *Synbranchus marmoratus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 18: 387-395.

JOHANSEN, K.

- 1970 — Air breathing in Fishes, In Fish Physiology, (eds Hoar, W.S. and Randall, D.J.) vol. 4 pp. 361-411. Academic Press.

JOHANSEN, K. & LENFANT, C.

- 1972 — A Comparative Approach to the Adaptability of O₂-Hb Affinity of Hemoglobin and Red Cell Acid Base Status (eds. Astrup, P. and Rorth, M.) Academic Press, Munksgaard, Copenhagen, Denmark, pp. 752-783.

JOHANSEN, K. & LENFANT, C.

- 1967 — Respiratory function in the South American lungfish, *Lepidosiren paradoxa*. *J. Exptl. Biol.* 46, 205-218.

KRAMER, D.L. & GRAHAM, J.B.

- 1976 — Synchronous air breathing, a social component of respiration in fishes. *Copeia* 1976, 669-697.

LENFANT, C. & JOHANSEN, K.

- 1967 — Respiratory adaptations in selected amphibians. *Resp. Physiol.* 2, 247-260.

MANWELL, C.

- 1958 — Ontogeny of hemoglobin in the skate *Raja binoculata*. *Science* 128, 419-420.

MANGUM, C.P.; HASWELL, M.S. & JOHANSEN, K.

- 1977 — Low Salt and high pH in the blood of Amazonian fishes. *J. Exp. Zool.* 200, 163-168.

MCCUTCHEON & HALL

- 1937 — Hemoglobin in the Amphibia. *J. Cell. Comp. Physiol.* 9, 191-197.

FARMER, M.; FYHN, H.J.; FYHN, U.E.H. & NOBLE, R.W.

- 1978 — Ocorrência de hemoglobinas de efeito Root em peixes amazônicos. *Acta Amazonica* 8(4) : Suplemento. (Este volume).

PHELPS, C.; FARMER, M.; FYHN, H.J.; FYHN, U.E.H.; GARLICK, R.L.; NOBLE, R.W. & POWERS, D.A.

- 1978a — Equilíbrio e cinética de união de oxigênio e monóxido de carbono à hemo-

globina do peixe pulmonado sul americano *Lepidosiren paradoxa*. *Acta Amazonica* 8(4) : Suplemento. (Este volume).

PHELPS, C.; GARLICK, R.L.; POWERS, D.A.; NOBLE, R.W. & MARTIN, J.P.

- 1978 — Equilíbrio e cinética de ligação de oxigênio e monóxido de carbono à hemoglobina de teleosteo *Synbranchus marmoratus*. *Acta Amazonica* 8(4) : Suplemento. (Este volume).

REISS, F.

- 1977 — Qualitative and quantitative investigations on the macrobenthic fauna of Central Amazon Lakes. I. Lago Tupe, a black water lake on the lower Rio Negro. *Amazoniana* 4, 203-235.

RIGGS, A.; FYHN, H.J.; FYHN, U.E.H. & NOBLE, R.W.

- 1978 — Estudos das propriedades funcionais da hemoglobina de *Hoplias malabaricus* e *Hoplerethrinus unitaeniatus*. *Acta Amazonica* 8(4) : Suplemento. (Este volume).

TAYLOR, M.

- 1913 — The development of *Synbranchus marmoratus*. *Quart. J. Microscop. Sci.* 59, 1-51.

THOMPSON, K.

- 1969 — The biology of the lobe-finned fishes. *Biol. Rev.* 44, 91.

WILLMER, E.N.

- 1934 — Some observations on the respiration of certain tropical fresh-water fish. *J. Exp. Biol.* 11, 283-306.

WOOD, S.; WEBER, R.E. & POWERS, D.A.

- 1978 — Propriedades respiratórias do sangue e soluções de hemoglobina da piranha. *Acta Amazonica* 8(4) : Suplemento. (Este volume).

WOOD, S.C.; WEBER, R.E. & DAVIS, B.J.

- 1978 — Efeitos da respiração aérea sob o balanço ácido-base no bagre cascudo *Hypostomus* sp. *Acta Amazonica* 8(4) : Suplemento. (Este volume).