

# FISIOLOGIA DE EXTREMOS: DIGESTÃO EM RÉPTEIS DE ALIMENTAÇÃO ESPORÁDICA

Paulo Roberto Custódio de Oliveira<sup>1</sup>  
 Maria Montserrat Diaz Pedrosa<sup>2</sup>

OLIVEIRA, P. R. C. de; PEDROSA, M. M. D. Fisiologia de extremos: digestão em répteis de alimentação esporádica. *Arq. Ciênc. Vet. Zool. UNIPAR*, Umuarama, v. 19, n. 3, p. 195-202, jul./set. 2016.

**RESUMO:** Entre as diversas adaptações que os seres vivos apresentam em resposta às variáveis do ambiente, estão as mudanças adaptativas morfológicas e funcionais a curto e longo prazo que acontecem no sistema digestório em resposta ao padrão de alimentação. Em alguns répteis, tais adaptações vêm ao encontro da maximização dos recursos energéticos, os quais correlacionam os hábitos alimentares ao rendimento energético por meio do processo de regulação de órgãos específicos. Considerável número de artigos discute o desempenho do trato gastrointestinal e a influência de outros sistemas no auxílio a esse comportamento do sistema digestório em répteis, especialmente em pítons. Este trabalho teve por objetivo destacar e discutir as ações fisiológicas envolvidas no processo digestório e em outros sistemas em répteis que se alimentam esporadicamente. A atrofia e reconstrução alternadas do trato gastrointestinal em animais de hábitos alimentares infrequentes garantem a esses uma economia de energia em períodos de jejum e uma alta captação dos nutrientes no período digestivo. Essas alterações são acompanhadas por variações funcionais ácido-básicas, respiratórias e hemodinâmicas, e consequentemente por grandes mudanças na taxa metabólica, quando os estados de jejum e pós-prandial são comparados.

**PALAVRAS-CHAVE:** Píton. Regulação visceral. Répteis. Respiração. Sistema digestório.

## EXTREME PHYSIOLOGY: DIGESTION IN INTERMITTENT-FEEDING REPTILES

**ABSTRACT:** Short- and long-term morphological and functional adaptive changes in the digestive system related to the feeding habits are among the many adaptations living beings have in response to environmental variables. In some reptiles, such adaptations aim at maximizing the energy resources, which correlate the feeding habits with the energy performance through the regulation of specific organs. A considerable number of articles address the performance of the digestive tract and the influence of other systems in helping this digestive system behavior in reptiles, especially pythons. This paper has the purpose of highlighting and discussing the physiological actions involved in the digestive process and in other systems in reptiles that feed sporadically. The alternate atrophy and reconstruction of the gastrointestinal system in infrequent-feeding animals allow them to save energy during fasting and a high uptake of nutrients during digestion. These changes are accompanied by acid-base, respiratory and hemodynamic alterations, and therefore, by large changes in the metabolic rate, when comparing fasting and the post-prandial periods.

**KEYWORDS:** Digestive system. Reptiles. Respiration. Visceral regulation.

## FISIOLOGÍA DE EXTREMOS: DIGESTIÓN EN REPTILES DE ALIMENTACIÓN ESPORÁDICA

**RESUMEN:** Entre las diversas adaptaciones que los seres vivos tienen, en respuesta a las variables ambientales, están los cambios adaptativos morfológicos y funcionales a corto y largo plazo que se producen en el sistema digestivo en respuesta al patrón de alimentación. En algunos reptiles, tales adaptaciones vienen a satisfacer la maximización de los recursos energéticos, que correlacionan los hábitos alimenticios con la eficiencia energética a través del proceso de regulación de órganos específicos. Números considerables de artículos analizan el rendimiento del tracto gastrointestinal y la influencia de otros sistemas para ayudar al sistema digestivo en los reptiles, especialmente las pitones. Este estudio tuvo como objetivo destacar y discutir las acciones fisiológicas que intervienen en el proceso digestivo y en otros sistemas en reptiles que se alimentan de forma esporádica. La atrofia y la reconstrucción alternadas del tracto gastrointestinal de animales de hábitos alimentarios infrecuentes, aseguran tales ahorros de energía durante los períodos de ayuno y una alta absorción de nutrientes en el período digestivo. Estos cambios van acompañados de variaciones funcionales ácido-básico, respiratorias y hemodinámicos y, consecuentemente por importantes cambios en la tasa metabólica, cuando se comparan los estados de ayuno y postprandial.

**PALABRAS CLAVE:** Pitón. Regulación visceral. Reptiles. Respiración. Sistema digestivo.

### Introdução

Os animais precisam de alimento para prover a energia necessária para permanecerem vivos e manterem os

processos físicos e celulares, o metabolismo, o crescimento e a reprodução. Destacam-se três aspectos determinantes no tema alimentação: captura de alimento (a obtenção de algum tipo de material vegetal ou animal, ou derivado desses), di-

DOI: <https://doi.org/10.25110/arqvet.v19i3.2016.6095>

<sup>1</sup>Especialista em Educação Especial, em Educação e Gestão Ambiental e em Fisiologia Humana, Docente do Instituto Federal do Paraná, Goioerê, Rodovia PR 480 SN – Goioerê-PR, paulo.oliveira@ifpr.edu.br.

<sup>2</sup>Doutora em Ciências Biológicas, Docente associada do Departamento de Ciências Fisiológicas, Universidade Estadual de Maringá, Av. Colombo, 5790 bloco H79 sala 113a, 87020-900 Maringá-PR, montserratfurlan@gmail.com

gestão (a fragmentação mecânica e/ou química do alimento e a absorção dos nutrientes resultantes para a corrente sanguínea) e nutrição (a obtenção de moléculas em qualidade e quantidade adequadas) (RANDALL; BURGGREN; FRENCH, 2000; SCHMIDT-NIELSEN, 2002). O sistema digestório tem por função processar os alimentos ingeridos, que entram nas vias digestórias em partículas grandes e que não são capazes de cruzar o epitélio intestinal, em formas moleculares menores que então são transferidas para o meio interno para serem distribuídas para as células pelo sistema circulatório (OLIVEIRA, 1971; SCHMIDT-NIELSEN, 2002; WIDMAIER; RAFF; STRANG, 2006).

Ao longo da evolução, surgiram mecanismos e adaptações relacionados ao processo digestório que possibilitaram a cada organismo processar adequadamente seus itens alimentares, resultando em grande variabilidade estrutural e funcional do sistema digestório. Apesar disso, os vertebrados possuem um trato gastrointestinal que pode ser genericamente dividido em partes: cefálica, proximal, média e distal (RANDALL; BURGGREN; FRENCH, 2000; FURLAN; GAZOLA, 2007). A parte cefálica é constituída pela cavidade bucal, língua e faringe, cujas principais funções são capturar, engolir e preparar o alimento para a digestão. O trato gastrointestinal proximal é constituído pelo esôfago, estômago e algumas vezes um papo ou uma moela. O esôfago tem por função movimentar o alimento para o estômago, este por sua vez, armazena o alimento ingerido, inicia a digestão de proteínas e fragmenta o alimento por uma combinação dos efeitos digestivos das enzimas com os efeitos musculares e dos ácidos. O papo é um derivado do esôfago, e a moela uma câmara acessória ao estômago. Eles servem, respectivamente, para armazenamento e trituração mecânica. O trato gastrointestinal médio e distal dos vertebrados consiste do primeiro e segundo segmentos do intestino, respectivamente. No primeiro, correspondente ao intestino delgado, ocorre grande parte da digestão e absorção de proteínas, carboidratos e lipídeos, além de água, eletrólitos e micronutrientes, enquanto o segundo, correspondente ao intestino grosso, além de armazenar os resíduos para a defecação, completa a absorção da água e dos minerais antes de os resíduos serem eliminados. O pâncreas e o sistema biliar associado ao fígado secretam, respectivamente, enzimas digestórias e bile, uma secreção auxiliar para a digestão intestinal de lipídeos, para dentro do trato gastrointestinal médio (RANDALL; BURGGREN; FRENCH, 2000; WIDMAIER; RAFF; STRANG, 2006; FURLAN; GAZOLA, 2007; HILL; WYSE; ANDERSON, 2012).

As adaptações estruturais e funcionais presentes no sistema digestório dos vertebrados são resultado de um processo evolutivo; um exemplo que se aplica a essa afirmativa é o contraste existente no tamanho do trato gastrointestinal de carnívoros e herbívoros: devido às características alimentares, os animais carnívoros possuem um trato gastrointestinal mais curto e com maior capacidade para hidrólise de proteínas e absorção de aminoácidos do que os herbívoros, os quais, por sua vez, têm trato gastrointestinal mais longo para permitir a melhor digestão e absorção do material vegetal (COX; SECOR, 2010; ROMÃO et al., 2011). Outras adaptações estão relacionadas ao hábito alimentar, frequente ou infrequente, e permitem ao organismo regular o desempenho gastrointestinal (CHRISTEL; DeNARDO; SECOR,

2007). Uma espécie de hábito alimentar frequente ou regular alimenta-se suficientemente durante sua época de atividade normal, vivenciando alguma fase da digestão na maior parte do tempo. Por outro lado, um animal de hábito alimentar infrequente, ou esporádico, é aquele que normalmente experimenta longos períodos de quiescência digestiva (às vezes mais longos do que um mês) durante períodos de estivação ou mesmo durante épocas de atividade (SECOR, 2001).

Há uma relação entre os hábitos alimentares frequentes ou infrequentes e a magnitude em que o desempenho digestivo é regulado: hábitos alimentares frequentes estão associados a mudanças morfofisiológicas de menor magnitude, enquanto hábitos infrequentes relacionam-se a intensas mudanças (SECOR, 2001; COX; SECOR, 2010). Além disso, o tamanho da refeição é um fator que também regula as respostas pós-prandiais do sistema digestório (SECOR; DIAMOND, 1997; GAVIRA; ANDRADE, 2013). O intuito é conservar a energia, durante os períodos interdigestivos, para outros processos funcionais (SECOR, 2005a; SECOR, 2005b; SECOR; TAYLOR; GROSELL, 2012).

Mudanças de grande magnitude na funcionalidade gastrointestinal são acompanhadas por adaptações em outros sistemas corporais. Em especial, há mudanças significativas na fisiologia respiratória, causadas direta e indiretamente pela grande demanda da digestão (OVERGAARD et al., 1999a; BUSK et al., 2000; WANG; BUSK; OVERGAARD, 2001; OVERGAARD; WANG, 2002; GAVIRA; ANDRADE, 2013).

Muitos trabalhos descrevem os eventos morfológicos e funcionais e buscam maior compreensão dos mecanismos celulares e evolutivos relacionados ao desempenho digestório em animais de alimentação esporádica, particularmente répteis (SECOR, 2005 a,b; OTT; SECOR, 2007; COX; SECOR, 2008). O exemplo mais estudado é a serpente píton, *Python molurus* (Linnaeus, 1758). A píton é um modelo adequado para investigar respostas fisiológicas em jejum e estado alimentado, pois sua resposta regulatória é proposta como uma adaptação a longos períodos de jejum, permitindo que a energia seja conservada durante períodos prolongados de quiescência digestiva. Este organismo também vem sendo muito estudado devido à fácil adaptação às condições laboratoriais necessárias aos estudos (COX; SECOR, 2008).

A píton é uma serpente da família Pythonidae. Os membros dessa família são fossoriais, terrestres ou arborícolas, de tamanho médio (um metro) a muito grande (nove metros), são ovíparas, comuns em climas tropicais e temperados (ORR, 1986). Essa espécie tem por estratégia aguardar as presas passarem por perto para obter o alimento. Esses répteis desconstroem seus sistemas gastrointestinais entre uma alimentação e outra, ou seja, uma vez terminada a digestão e a absorção de uma presa, ocorre uma extensa atrofia de seu sistema digestório, mas quando alimentados, esses organismos rapidamente reconstroem o trato gastrointestinal: a massa do intestino delgado é duplicada principalmente pela hipertrofia das células do epitélio intestinal; paralelamente ocorre uma intensa síntese de proteínas transportadoras epiteliais - o número de transportadores de glicose e aminoácidos pode aumentar em até 20 vezes ou mais; e a taxa metabólica pode aumentar 40 vezes após a ingestão de uma presa (HILL; WYSE; ANDERSON, 2012).

Este trabalho compilou dados de artigos científicos

que exploram as modificações morfofisiológicas do sistema digestório de répteis de alimentação esporádica. O objetivo foi ressaltar as características peculiares desses processos em comparação com aqueles que ocorrem em organismos mais “convencionais”, ou seja, de alimentação frequente. Além disso, são apresentadas as modificações fisiológicas em outros sistemas corporais que acompanham os períodos de alimentação/digestão e de não alimentação/jejum.

## Desenvolvimento

Pítons e víboras são répteis de alimentação esporádica, que empregam a tática de caça “sentar e esperar” (HOLMBERG et al., 2003; GAVIRA; ANDRADE, 2013). Esta técnica promove baixos custos de forrageamento com taxas modestas de consumo de energia, já que essas serpentes repetidamente levam semanas e eventualmente meses entre refeições (SECOR, 2008). Pítons, entre outros répteis de hábitos alimentares esporádicos, como o lagarto *Heloderma suspectum*, o monstro do gila (Cope, 1869) e a serpente *Bothrops alternatus* (Wagler, 1824), durante o jejum apresentam o trato gastrointestinal em níveis basais: seu estômago não produz ácidos, as secreções do pâncreas e da vesícula biliar estão interrompidas; a atividade das enzimas e dos transportadores de nutrientes do intestino está baixa; o epitélio intestinal está atrofiado e as vilosidades e microvilosidades estão muito curtas (HOLMBERG et al., 2003). Estudos com o monstro do Gila indicam que a interrelação adaptativa entre a ecologia alimentar e sua fisiologia digestiva refletem um conjunto intermediário de pressões seletivas que resultou em uma regulação mais modesta do desempenho digestório (CHRISTEL; DeNARDO; SECOR, 2007).

Estudos com a píton relatam que esse organismo coordena as respostas durante o jejum e o estado alimentado em todos os órgãos e tecidos, promovendo mudanças coletivas de sua massa e função. No estado alimentado, o pâncreas dobra de massa e apresenta significativo aumento nas atividades enzimáticas, e a vesícula biliar diminui em volume enquanto a bile é secretada diretamente no intestino delgado. O fígado e os rins podem dobrar em massa após a alimentação, sugerindo neste caso o aumento combinado do desempenho renal e hepático em resposta ao estado alimentado. As mudanças mais marcantes, contudo, são observadas no trato gastrointestinal (SECOR; DIAMOND, 1995; STARCK; BEESE, 2001; COX; SECOR, 2008). Durante o período de reconstrução gastrointestinal, há um significativo investimento metabólico e interações coordenadas com outros tecidos. Mesmo assim, a energia necessária para o aumento de produção é menor do que a necessária para manter o trato gastrointestinal em estado funcional durante os períodos longos de jejum, resultando em uma teia de conservação de energia (CHRISTEL; DENARDO; SECOR, 2007; SECOR, 2008).

A regulação das funções e da morfologia gastrointestinal não é uma exclusividade das pítons, mas sim um fenômeno praticado por todos os vertebrados. O que faz alguns répteis de hábitos alimentares esporádicos serem diferenciados é a magnitude dessas respostas regulatórias. Qualquer organismo que se alimenta infrequentemente devido ao seu hábito alimentar ou devido à escassez sazonal de alimentos, se beneficia da escolha por uma taxa reduzida de gastos da energia basal. De todos os tecidos do corpo, as vísceras são

metabolicamente caras de manter, em parte devido aos custos da produção de ácidos, secreções pancreáticas e intestinais, transportadores de nutrientes, homeostase iônica e renovação epitelial. Portanto, a seleção natural pode ter favorecido a depressão da atividade gastrointestinal durante os longos períodos de jejum (SECOR, 2008).

## Fisiologia Gástrica

Grande parte das atividades digestórias e absorptivas do trato gastrointestinal acontecem no estômago e no intestino delgado (FURLAN; GAZOLA, 2007). O estômago é um órgão localizado entre o esôfago e o intestino delgado, que tem como funções armazenar, dissolver e digerir parcialmente as macromoléculas dos alimentos e regular a velocidade com que o conteúdo do estômago é esvaziado no intestino delgado (WIDMAIER; RAFF; STRANG, 2006). Na parede do estômago dos mamíferos, onde o processo de digestão é bem descrito, existem grupos de células denominadas células parietais que tem por função secretar ácido clorídrico (HCl), através da bomba de hidrogênio/potássio ( $H^+/K^+$ )-ATPase na membrana apical das células parietais, que bombeia íons hidrogênio ( $H^+$ ) para dentro da luz do estômago e íons potássio ( $K^+$ ) para dentro da célula. Simultaneamente, na membrana basolateral, íons bicarbonato ( $HCO_3^-$ ) são secretados para o sangue, na troca por íons cloreto ( $Cl^-$ ). Outro grupo de células, as células principais, secreta um grupo de pró-enzimas digestivas chamadas de pepsinogênio, que é o precursor enzimático da pepsina responsável pela digestão de proteínas. Por outro lado, em não-mamíferos, um único tipo celular é responsável pela secreção do pepsinogênio e do HCl. As ações digestivas do estômago reduzem as partículas alimentares a uma solução conhecida como quimo (SECOR, 2003; WIDMAIER; RAFF; STRANG, 2006; SECOR; TAYLOR; GROSELL, 2012).

Ao estômago das serpentes cabe todo o trabalho de trituração mecânica do alimento, visto que é frequente o hábito de ingestão da presa inteira. Dessa maneira, a pressão que a presa exerce neste órgão e na porção inferior do esôfago atinge os pulmões e a vascularização, interferindo na ventilação e no fluxo sanguíneo. Portanto, é necessário que a digestão ocorra o mais rapidamente possível. O estômago da píton em jejum não tem níveis detectáveis de HCl, mas, em estado alimentado, devido à presença da refeição intacta no estômago dessa serpente, sinais endócrinos e neurais estimulam a produção de HCl e pepsinogênio e induzem a hipertrofia e a motilidade gástrica. A intensa produção de HCl reduz o pH do estômago de sete para dois em 24 horas, fazendo com que os tecidos moles e o esqueleto da presa comecem a se dissolver. Em outros répteis como tartarugas, lagartos, crocodilos e outras espécies de serpentes, o pH gástrico dos indivíduos em jejum alcança entre sete e oito e cai para 1,5-4 durante a digestão (SECOR, 2003).

Para as pítons, valores consideráveis de energia celular via metabolismo aeróbico são gastas para gerar a grande quantidade de HCl necessária para digerir suas grandes refeições intactas. Analisando as células parietais desses répteis, em estado alimentado, observa-se que tais células apresentam 40-50% de seu volume composto de mitocôndrias, servindo de apoio para o funcionamento da bomba de  $H^+/K^+$ -ATPase (SECOR, 2003; SECOR, 2008).

Nas pítons, após seis dias, a refeição no estômago

é formada apenas por pelos da presa, a partir daí esse órgão, juntamente com o intestino delgado, começa a diminuir suas atividades. Por volta do décimo dia, o pH do estômago retorna para aproximadamente 6 (SECOR, 2008).

O estômago do monstro do Gila, um réptil que costuma ingerir alimento em quantidades mais moderadas do que a píton, requer um dia para aumentar a produção de ácido para efetivamente começar a degradação da refeição; como alternativa, a taxa inicial baixa de esvaziamento serve para adicionar o tempo necessário para a quebra da pele e do pelo da presa. Dada a velocidade de passagem da refeição por volta do terceiro dia, acredita-se que o estômago esteja “limpo” nas próximas 24-48 horas, ou seja, quatro ou cinco dias após a ingestão (CHRISTEL; DENARDO; SECOR, 2007).

Os mamíferos, diferentemente dos répteis, mantêm um ambiente altamente ácido dentro de seus estômagos entre os turnos de digestão, ocorrendo após a alimentação um aumento no pH luminal do estômago (entre três e seis), provavelmente pela ação de tamponamento do ácido gástrico provocado pelo alimento. Porém, dentro de poucas horas após as refeições, o pH intragástrico dos mamíferos cai devido ao aumento de até 20 vezes na produção de ácido, dessa maneira suprimindo a capacidade de tamponamento do alimento (SECOR, 2003).

### Fisiologia Intestinal

Nos vertebrados, o caminho do quimo gástrico para o intestino delgado é realizado através de contrações e relaxamentos alternados do esfíncter pilórico. Nas pítons, ao chegar no intestino delgado, o quimo tem sua acidez rapidamente neutralizada, pela secreção pancreática e biliar de  $\text{HCO}_3^-$ , fazendo com que seu pH aumente de 2,5 para 6,5. Nesse estágio se junta ao quimo: a bile proveniente da vesícula biliar, a amilase, lipase e muitas enzimas ainda inativas que são lançadas pelo pâncreas (SECOR, 2008; SECOR; TAYLOR; GROSELL, 2012).

Em vertebrados, o intestino delgado é o principal local para a digestão química de proteínas, gorduras e carboidratos. Uma vez digerido o quimo aos seus componentes moleculares, as moléculas movem-se do lúmen gastrointestinal através de uma camada de células epiteliais para a corrente sanguínea em um processo denominado absorção. O sistema digestório absorve a maior quantidade possível de qualquer substância específica que for ingerida. Material ingerido que não é digerido ou absorvido compõe as fezes e deixa o sistema no final das vias gastrointestinais (RANDALL; BURGGREN; FRENCH, 2000; WIDMAIER; RAFF; STRANG, 2006; FURLAN; GAZOLA, 2007).

Em se tratando do intestino delgado em répteis, os crocodilianos apresentam este órgão (com espessura três vezes menor do que o intestino grosso) dividido em três segmentos: o duodeno (região proximal), o jejuno (região mediana) e o íleo (região distal), que são contínuos e sem delimitação macroscópica. A parede do intestino delgado é visivelmente mais grossa no duodeno, apresentando várias vilosidades na sua anatomia interna, consequentemente apresentando grande capacidade absorptiva (ROMÃO et al., 2011). A parte proximal do intestino delgado pesa mais, possuindo maiores taxas de atividade de transportadores de nutrientes do que a parte distal do intestino delgado.

Para a absorção de glicose no monstro do Gila per-

cebe-se um aumento de duas vezes na região proximal até 24 horas após a refeição, e um aumento de cinco vezes por volta do terceiro dia de digestão na região mediana, mesmo assim nota-se maior taxa de absorção na região proximal do que na região distal (CHRISTEL; DeNARDO; SECOR, 2007). Esses gradientes posicionais na função intestinal são similares aos observados para outros vertebrados, mostrando um decaimento distal nos transportadores de nutrientes relacionado ao declínio progressivo de nutrientes luminiais ao longo do intestino. Ocorre também que as vilosidades diminuem progressivamente ao longo da porção distal do íleo, sendo mais proeminentes durante a absorção e diminuindo depois da digestão completa (SECOR, 2005b; CHRISTEL; DeNARDO; SECOR, 2007; COX; SECOR, 2008).

Nas pítons, antes da entrada do quimo no intestino delgado, esse tecido, até então dormente e atrofiado, já aumenta suas atividades; seis horas após a refeição, com a presa ainda intacta no estômago, o intestino delgado já responde duplicando o comprimento das microvilosidades das células epiteliais intestinais, a capacidade de absorção de aminoácidos e a atividade da enzima aminopeptidase, responsável pela degradação de peptídeos (OTT; SECCOR, 2007). Um dia após a refeição, 17-27% da presa entrou no intestino delgado, que tem a sua massa aumentada em 70%, as microvilosidades aumentam seu comprimento em quatro vezes e a absorção de nutrientes e a atividade das hidrolases aumentam de três a 10 vezes. Já no segundo e terceiro dia após a ingestão, picos na forma e na função do intestino podem ser observados, nesse estágio, cerca de 75% da presa já deixou o estômago. Na digestão e absorção de proteínas e carboidratos as enzimas tripsina e amilase, provenientes do pâncreas, e a capacidade dos transportadores têm um pico, porém nota-se uma ênfase maior na digestão e absorção de proteínas em relação aos carboidratos, refletindo a ocorrência adaptativa da composição da refeição e do desempenho intestinal: como carnívora, a dieta da píton é rica em proteínas e pobre em carboidratos (estimado em 60% e 5% de massa seca, respectivamente), por isso a ênfase na digestão de proteínas e absorção de aminoácidos (OTT; SECOR, 2007; COX; SECOR, 2008).

O epitélio da mucosa intestinal é formado por uma camada única de enterócitos. Em jejum as pítons mostram um epitélio intestinal pseudoestratificado. A largura da mucosa intestinal aumenta significativamente nesta espécie após 24 horas no estado alimentado, sofrendo um pico (entre 48-72 horas após alimentadas) em média de 300% em relação ao estado de jejum. Durante a digestão apresentam um grande espaço intercelular entre os enterócitos, criando grandes canais para o transporte paracelular; as membranas dos enterócitos se desdobram em um epitélio unicelular (STARCK; BEESE, 2001; HOLMBERG et al., 2003).

O rápido alongamento das microvilosidades intestinais é um ponto marcante da reconstrução gastrointestinal durante o período de digestão na píton. Acredita-se que os elementos necessários para o alongamento estejam disponíveis no citosol, sendo rapidamente mobilizados para as extremidades das microvilosidades pré-existentes por agentes sinalizadores ativados pela refeição (SECOR, 2008).

O aumento observado na massa do intestino delgado se deve primeiramente à hipertrofia dos enterócitos e logo em seguida à hiperplasia dessas células (CHRISTEL;

DeNARDO; SECOR, 2007; OTT; SECCOR, 2007).

O epitélio da mucosa sofre mudanças consideráveis no arranjo celular e no tamanho da célula dependendo do estado nutricional, porém, durante a alta regulação do tamanho do órgão, no período digestivo, o nível de proliferação celular não aumenta. Em contraste, aumenta durante a baixa regulação subsequente do tamanho do órgão, no jejum, atuando na reposição de enterócitos desgastados (STARCK; BEESE, 2001; STARCK; BEESE, 2002; HOLMBERG et al., 2003).

Os enterócitos aumentam em 40% a largura após a alimentação, resultando no alongamento das vilosidades e no espessamento da mucosa. Para os enterócitos que ocupam as pontas e as bordas das vilosidades no intestino delgado, seu aumento em largura se deve à absorção e acúmulo dos lipídeos originários da refeição (HOLMBERG et al., 2003; SECOR, 2005b; SECOR, 2008). Durante a digestão, encontram-se grandes espaços linfáticos e vasos sanguíneos no núcleo do tecido conjuntivo da vilosidade intestinal, em associação ao aumento do fluxo sanguíneo para o intestino delgado após a alimentação. Sugere-se que uma simples bomba de pressão de fluidos, infla a vilosidade intestinal ao seu comprimento funcional em resposta à alimentação (STARCK; BEESE, 2001; STARCK; BEESE, 2002; HOLMBERG et al., 2003).

Os enterócitos das pítons se replicam durante o jejum e as taxas de replicação após a alimentação aumentam várias vezes, porém os enterócitos geralmente reduzem sua largura, resultando em encurtamento da vilosidade e diminuição na massa da mucosa no estado em jejum (HOLMBERG et al., 2003; SECOR, 2005b; SECOR, 2008).

Para a serpente forrageadora *Nerodia rhombifer* (Hallowell, 1852) que se alimenta com frequência, a massa da mucosa do intestino delgado aumenta significativamente (114%) em estado alimentado nos segmentos proximal e distal. Portanto, a espessura da mucosa do intestino delgado varia significativamente, mas não há mudanças pós-prandiais significativas no comprimento, largura, ou área de superfície de suas microvilosidades intestinais. A alimentação não induz nenhuma mudança significativa nas taxas de absorção de leucina, prolina, ou glicose para cada uma das três regiões do intestino delgado da serpente. Do estado em jejum para o estado alimentado, portanto, *N. rhombifer* não experimenta mudanças significativas na capacidade de absorção intestinal de nutrientes e no comprimento das microvilosidades. O aumento pós-prandial na taxa metabólica, na massa intestinal, ou na capacidade de absorção intestinal é modesto comparado às mudanças exibidas em serpentes de hábitos alimentares infrequentes (COX; SECOR, 2008).

Na píton, há um aparente aumento pós-prandial na massa pancreática (85%), refletindo um aumento da capacidade funcional do pâncreas, especificamente por elevar a produção de proteases, lipases, amilases e soluções de bicarbonato de sódio ( $\text{NaHCO}_3$ ) para neutralizar o quimo ácido vindo do estômago (COX; SECOR, 2008, 2010). Outros órgãos da píton exibem aumento na massa, especialmente fígado (93%) e rins (18%) (SECOR; TAYLOR; GROSELL, 2012).

Animais de hábitos alimentares frequentes elevam a capacidade de absorção de leucina, prolina e glicose por fatores de 1,8, 1,7 e 2,2, respectivamente. Em contraste, serpentes de hábitos alimentares infrequentes elevam a capacidade de absorção intestinal de leucina, prolina e glicose pelos

seguintes fatores: 8,4; 6,8 e 14,0 respectivamente. Anfíbios e répteis que apresentam hábitos alimentares frequentes experimentam uma duplicação do desempenho intestinal em estado alimentado, ao passo que espécies de hábitos alimentares infrequentes aumentam o desempenho de absorção de nutrientes em 10 vezes (SECOR, 2001).

Embora haja consideráveis mudanças nas dimensões das vísceras e propriedades absorptivas depois da alimentação, o músculo liso gastrointestinal e seu controle aparentemente são pouco afetados, não havendo diferenças maiores nos padrões de inervação ou de densidade em partes específicas do intestino entre serpentes alimentadas e em jejum. A motilidade básica e os efeitos dos diferentes peptídeos não mudam significativamente com o estado digestivo. Em comparação, em ratos que hibernam, e que, portanto também alimentam-se esporadicamente durante esse período, foi encontrada uma regulação seletiva de certos neurotransmissores no plexo mioentérico do intestino (HOLMBERG et al., 2003).

Analisando quais seriam os mecanismos de regulação gastrointestinal de répteis de alimentação esporádica, encontra-se que a ação hormonal e luminal aparecem para sinalizar a regulação da morfologia e atividade gastrointestinal nas pítons. Evidências para o papel dos hormônios podem ser vistas por meio do rápido aumento pós-prandial na concentração de vários peptídeos gastrointestinais no plasma, incluem-se aqui colecistocinina, neurotensina, glucagon, insulina e peptídeo insulínico dependente de glicose. Ao mesmo tempo em que essas concentrações aumentam no plasma, há uma queda na concentração desses peptídeos nos seus tecidos de origem. Outra evidência desse controle hormonal é a observação de que segmentos de intestino isolados do contato com nutrientes luminiais, mas ainda mantendo um fornecimento vascular, podem com o tempo aumentar suas funções após a refeição (SECOR et al., 2001; SECOR, 2005b; SECOR, 2008).

### Fisiologia Respiratória

Quando se analisam as ações ocorridas durante a regulação gastrointestinal de répteis de alimentação esporádica, deve-se levar em consideração uma regulação integrada com outros sistemas do organismo, ou seja, os acontecimentos do trato gastrointestinal se refletem em outros aspectos. Por exemplo, quanto mais ativo determinado tecido, maior sua concentração de  $\text{H}^+$ , sua pressão parcial de dióxido de carbono ( $\text{PCO}_2$ ) e sua temperatura. A presença do  $\text{CO}_2$  é fator decisivo por sua relação com o pH sanguíneo; o aumento deste gás no sangue promove a formação de ácido carbônico ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ), que se dissocia em bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) e  $\text{H}^+$ , reação esta mediada pela enzima anidrase carbônica ( $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$ ), promovendo aumento na concentração de  $\text{H}^+$ . Um aumento nessa concentração devido ao  $\text{CO}_2$  provoca um fenômeno chamado de acidose respiratória. Em contraste, a acidose metabólica ocorre devido ao acúmulo de outros ácidos que não o ácido carbônico (SCHMIDT-NIELSEN, 2002; WIDMAIER; RAFF; STRANG, 2006).

A acidose respiratória está relacionada a outro processo denominado ventilação, a troca de ar entre a atmosfera e os alvéolos. A ventilação influencia a pressão parcial dos gases respiratórios no organismo. Considera-se que um organismo está hipoventilando se a ventilação alveolar não

puder acompanhar a elevada produção de  $\text{CO}_2$ . O resultado é que a  $\text{PCO}_2$  alveolar e sanguínea aumentam acima do valor normal. Por sua vez, a hiperventilação ocorre quando há uma diminuição na relação entre a produção de  $\text{CO}_2$  e a ventilação alveolar, isto é, quando a ventilação alveolar na realidade é maior do que o volume de  $\text{CO}_2$  que está sendo produzido. O resultado é que a  $\text{PCO}_2$  alveolar e a sanguínea diminuem abaixo do valor normal (WIDMAIER; RAFF; STRANG, 2006).

Nos répteis de alimentação esporádica, o período pós-prandial caracteriza-se por um aumento na alcalinidade do sangue causado pela secreção de HCl para dentro do lúmen do estômago através das células parietais e simultânea transferência de  $\text{HCO}_3^-$  para o sangue (alcalose metabólica). Essa "maré alcalina" tem sido muito relatada em crocodilos, com aumento na concentração de  $\text{HCO}_3^-$  no plasma de 24,4  $\text{mmol.L}^{-1}$  para 36,9  $\text{mmol.L}^{-1}$  e elevação do pH em 0,4 unidades (BUSK et al., 2000).

A hipoventilação que ocorre associada aos períodos pós-prandiais tampona a variação do pH provocada pela maré alcalina (BUSK et al., 2000). Dessa forma observa-se que o aumento do pH do plasma promove uma compensação respiratória via elevação da  $\text{PCO}_2$  durante todo o período pós-prandial. Isso parece ocorrer devido a um papel inibitório do pH sanguíneo sobre os quimiorreceptores periféricos (WANG; BURGGREN; NOBREGA, 1995; OVERGAARD et al., 1999a; BUSK et al., 2000; ANDRADE et al., 2004). Para a píton, há um aumento na concentração plasmática de  $\text{HCO}_3^-$  de 19,3 em jejum para 25,8  $\text{mmol.L}^{-1}$  no estado alimentado, porém devido ao aumento da  $\text{PCO}_2$  arterial de 21,1 para 27,9 mmHg, não há mudanças significantes no pH arterial do valor em jejum, 7,52. Logo, a estabilidade relativa do pH resulta de uma combinação de alcalose metabólica (aumento na concentração do  $\text{HCO}_3^-$ ) e acidose respiratória (elevação da  $\text{PCO}_2$ ) que se desenvolve após a ingestão (OVERGAARD et al., 1999a; BUSK et al., 2000; WANG; BUSK; OVERGAARD, 2001). Em comparação, na jiboia, serpente de hábito alimentar infrequente, o pH arterial em jejum é de 7,52 e aumenta significativamente a um valor máximo de 7,64 24 horas após a ingestão. O aumento na pressão parcial arterial do  $\text{CO}_2$  é de 16,3 para 26,4 mmHg 12 horas após a alimentação (ANDRADE et al., 2004).

Além do  $\text{CO}_2$ , o oxigênio ( $\text{O}_2$ ) também sofre variações durante os estados de jejum e alimentado (OVERGAARD; WANG, 2002). Esse gás pode ser encontrado no sangue em pequena porção dissolvido no plasma e, a maior porção, combinado às moléculas de hemoglobina nas hemácias. A fração de hemoglobina ligada ao  $\text{O}_2$  em relação à quantidade de hemoglobina disponível recebe o nome de percentual de saturação da hemoglobina e é dependente da  $\text{PO}_2$ , pois quanto maior o nível de  $\text{O}_2$  no sangue, maior a ligação dessa molécula à hemoglobina (WIDMAIER; RAFF; STRANG, 2006). Na píton, a saturação da hemoglobina venosa de 58% e 14% em animais em jejum e alimentados, respectivamente, juntamente com os valores venosos da  $\text{PO}_2$  de 39 mmHg e 12 mmHg, mostram que a píton extrai o  $\text{O}_2$  de maneira extremamente eficiente durante a digestão (OVERGAARD; WANG, 2002).

A alcalinidade sanguínea, nos vertebrados em geral, tende a aumentar a afinidade da hemoglobina pelo  $\text{O}_2$ . Nos répteis de alimentação esporádica, com as elevadas taxas

metabólicas durante a digestão, isso poderia comprometer a liberação de  $\text{O}_2$  para os tecidos. A compensação respiratória da alcalose metabólica pode desempenhar um papel de salvaguarda na disponibilidade de  $\text{O}_2$ . A queda na  $\text{PO}_2$  pulmonar durante a hipoventilação pós-prandial não é suficiente para comprometer o transporte de  $\text{O}_2$  na circulação pulmonar. Em crocodilos, os níveis de  $\text{PO}_2$  arterial se mantêm inalterados após a alimentação; na verdade, estima-se que a saturação de  $\text{O}_2$  da hemoglobina arterial aumenta ligeiramente de 86% para 90% em um período de 24-48h após a refeição (BUSK et al., 2000; ANDRADE et al., 2004). A hemoglobina dos crocodilianos é única por sua oxigenação ser dependente da ligação do  $\text{HCO}_3^-$ , de modo que o aumento dos níveis de  $\text{HCO}_3^-$  reduz a afinidade do  $\text{O}_2$  sanguíneo, portanto, tem sido sugerido que esta característica neutraliza o aumento na afinidade do  $\text{O}_2$  no sangue associada com a maré alcalina (WANG; BUSK; OVERGAARD, 2001; OVERGAARD; WANG, 2002).

Medindo-se o fluxo sanguíneo sistêmico da píton, percebeu-se um aumento de 19  $\text{mL.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$  em estado de jejum para 85  $\text{mL.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$  durante a digestão, enquanto que o consumo de  $\text{O}_2$  aumentou de 0,8  $\text{mL.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$  para 7,2  $\text{mL.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$  (OVERGAARD; WANG, 2002). O aumento do fluxo sanguíneo gastrointestinal durante a digestão provavelmente é controlado por metabólitos locais e inervação do sistema nervoso central e do sistema nervoso entérico; os órgãos gastrointestinais de anfíbios e répteis são ricos em diferentes peptídeos regulatórios que apresentam efeito hemodinâmico (WANG; BUSK; OVERGAARD, 2001).

### Fisiologia Metabólica

O metabolismo está relacionado à utilização do alimento para o fornecimento de energia bioquímica (ATP) necessária para a realização das várias funções do corpo. A quantidade de  $\text{O}_2$  consumida pelos animais pode ser usada como medida do metabolismo energético aeróbico, pois os animais obtêm energia principalmente a partir da oxidação dos alimentos (SCHMIDT-NIELSEN, 2002; WIDMAIER; RAFF; STRANG, 2006).

O aumento na taxa de utilização de  $\text{O}_2$  ( $\text{VO}_2$ ) após a alimentação é geralmente referida como ação dinâmica específica do alimento (SDA). A SDA para as serpentes de hábitos alimentares frequentes é de 172  $\text{kJ.kg}^{-1}$ , menor do que nos animais de hábitos alimentares infrequentes: 361  $\text{kJ.kg}^{-1}$ , durante o período digestivo (SECOR, 2001). Para répteis de alimentação esporádica, a SDA pode exceder um  $\text{VO}_2$  de 20  $\text{mL.min}^{-1}.\text{kg}^{-1}$  por um estendido período de tempo (24 horas). Este valor supera o medido durante exercícios musculares em lagartos varanídeos correndo em esteira, embora se deva considerar que em répteis o exercício muscular é, em boa parte, sustentado anaerobicamente, enquanto que a SDA é essencialmente aeróbica (WANG; BUSK; OVERGAARD, 2001; GAVIRA; ANDRADE, 2013).

As espécies de serpentes que diminuem a produção de suas vísceras em períodos de jejum possuem taxas metabólicas padrões quase 50% abaixo das taxas de serpentes que se alimentam frequentemente e que regulam suas vísceras de maneira bem mais modesta (SECOR; DIAMOND, 2000; OTT; SECOR, 2007). Em pítons, o  $\text{VO}_2$  aumenta rapidamente após a alimentação, do valor de 2,6 para 8,5 vezes a taxa metabólica padrão respectivamente. O aumento fatorial no

VO<sub>2</sub> pós-prandial experimentado pelos animais de hábitos frequentes atinge a média de 3,6, o qual é menor do que em espécies de hábitos alimentares infrequentes, 11,7 (SECOR, 2001).

A magnitude da SDA pode ser diferente entre os organismos, devido aos efeitos individuais ou combinados do tamanho da refeição, composição da refeição, tamanho do organismo, temperatura do organismo e hábitos alimentares. Serpentes que comem refeição de 25% ou 65% da massa corpórea consomem respectivamente 5,6 ou 17 vezes mais O<sub>2</sub> do que serpentes que comem refeições de 5% da sua massa corpórea (OVERGAARD et al., 1999b; WANG; BUSK; OVERGAARD, 2001; OVERGAARD; WANG, 2002; SECOR, 2003). No monstro do Gila, refeições de 10% do peso do animal resultaram em SDA de 124 kJ.kg<sup>-1</sup> quando o alimento fornecido foi um roedor; já a digestão de um ovo de tamanho equivalente gerou uma menor SDA, 94 kJ.kg<sup>-1</sup> (CHRISTEL; DeNARDO; SECOR, 2007).

A SDA envolve a energia gasta na ingestão, digestão, absorção e assimilação da refeição e é, pelo menos em termos relativos, mais pronunciada em vertebrados ectotérmicos do que em aves e mamíferos. O custo da secreção do HCl e o desempenho gástrico geral, nesse caso podendo ser citados a motilidade, produção e secreção de enzimas gástricas e intestinais, servem como exemplos de componentes substanciais da SDA, representando mais de 55% de seu valor. Como muitas dessas demandas ocorrem antes que os nutrientes da refeição sejam efetivamente absorvidos, argumenta-se que a parte inicial da SDA é sustentada com recursos energéticos endógenos (OVERGAARD et al., 1999a; SCHMIDT-NIELSEN, 2002; SECOR, 2003; SECOR, 2008).

### Considerações Finais

De acordo com as características do ambiente, os animais devem encontrar soluções adequadas para adquirir os nutrientes necessários à sua sobrevivência. Entre répteis, a estratégia comportamental relacionada à captura de alimento encontrada pelas serpentes pítons é a tática “sentar e esperar”, em que esse organismo espera sua presa passar por perto para poder capturá-la. Esse comportamento faz com que passe muito tempo em estado de jejum, mas vale ressaltar que esse período em jejum é algo esperado para o animal.

As adaptações existentes em relação ao ambiente não se limitam apenas às táticas de captura de alimento, há adaptações fisiológicas que regulam de maneira adequada o organismo desses animais para que possam atender as suas demandas energéticas. É sabido que entre os vertebrados ocorrem mudanças fisiológicas entre o estado alimentado e em jejum, porém os processos fisiológicos que ocorrem nas pítons e em outros animais de hábitos esporádicos são de grande magnitude em relação a animais de alimentação mais regular.

Todas as mudanças ocorridas, morfológicas, fisiológicas e comportamentais, em animais de hábitos alimentares infrequentes tem por função a conservação de energia, tendo em vista o custo de manter os órgãos envolvidos na digestão e suas secreções durante os períodos prolongados de não alimentação. Portanto, com relação a animais de hábitos alimentares infrequentes, é de se pensar que a seleção natural possibilitou a sobrevivência somente daqueles que conseguiram

adaptar-se a essa característica, tanto de maneira anatômica quanto comportamental e fisiológica, principalmente no que tange à disponibilidade de energia em tempos de escassez de recursos a fim de manter a homeostase.

Este trabalho possibilitou ainda perceber que as informações moleculares e mecanísticas sobre as acentuadas modificações gastrointestinais que ocorrem na transição do estado de jejum para o período pós-prandial em répteis de alimentação esporádica são ainda fragmentadas, incompletas, ou inexistentes. A expansão rápida das técnicas de pesquisa molecular deverá em breve traçar um panorama mais abrangente e detalhado sobre essas modificações, sua importância para a biologia dessas espécies, e seu significado evolutivo.

### Referências

- ANDRADE, D. V. et al. Ventilatory compensation of the alkaline tide during digestion in the snake *Boa constrictor*. **Journal of Experimental Biology**, v. 207, p. 1379-1385, 2004.
- BUSK, M. et al. Effects of feeding on arterial blood gases in the American alligator *alligator mississippiensis*. **Journal of Experimental Biology**, v. 203, p. 3117-3124, 2000.
- CHRISTEL, C. M.; DeNARDO, D. F.; SECOR, S. M. Metabolic and digestive response to food ingestion in a binge-feeding lizard, the Gila monster (*Heloderma suspectum*). **Journal of Experimental Biology**, v. 210, n. 19, p. 3430-3439, 2007.
- COX, C. L.; SECOR, S. M. Matched regulation of gastrointestinal performance for the Burmese python, *Python molurus*. **Journal of Experimental Biology**, v. 211, p. 1131-1140, 2008.
- COX, C. L.; SECOR, S. M. Integrated postprandial responses of the diamondback water snake, *Nerodia rhombifer*. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 83, n. 4, p. 618-631, 2010.
- FURLAN, M. M. D. P.; GAZOLA, V. A. F. G. **Sistemas digestórios de humanos e animais**. Maringá: Editora Eduem, 2007. 63 p.
- GAVIRA, R. S. B.; ANDRADE, D. V. Meal size effects on the postprandial metabolic response of *Bothrops alternatus* (Serpentes: Viperidae). **Zoologia**, v. 30, n. 3, p. 291-295, 2013.
- HILL, R. W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M. **Fisiologia animal**. Porto Alegre: Artmed, 2012. 920 p.
- HOLMBERG, A. et al. Effects of digestive status on the reptilian gut. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 133, p. 499-518, 2003.
- OLIVEIRA, J. A. A. **Anatomia fisiologia animal comparada**. Ribeirão Preto: Editora Universitária, 1971. 408p.

- ORR, R. T. **Biologia dos vertebrados**. São Paulo: Editora Roca, 1986. 508 p.
- OTT, B. D.; SECOR, S. M. Adaptive regulation of digestive performance in the genus *Python*. **Journal of Experimental Biology**, v. 210, p. 340-356, 2007.
- OVERGAARD, J. et al. Acid–base status and arterial oxygen transport following feeding in the snake *Python molurus*. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 124A, p. 361–367, 1999a.
- OVERGAARD, J. et al. Respiratory consequences of feeding in the snake *Python molurus*. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 124A, p. 359-365, 1999b.
- OVERGAARD, J.; WANG, T. Increased blood oxygen affinity during digestion in the snake *Python molurus*. **Journal of Experimental Biology**, v. 205, n. 21, p. 3327-3334, 2002.
- RANDALL, D.; BURGGREN, W.; FRENCH, K. **Eckert – fisiologia animal: mecanismos e adaptações**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2000. 729p.
- ROMÃO, M. F. et al. Anatomical and topographical description of the digestive system of *Caiman crocodilus* (Linnaeus 1758), *Melanosuchus niger* (Spix 1825) and *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier 1807). **International Journal of Morphology**, v. 29, n. 1, p. 94-99, 2011.
- SECOR, S. M. Regulation of digestive performance: a proposed adaptative response. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 128, n. 3, p. 565-577, 2001.
- SECOR, S. M. Gastric function and its contribution to the postprandial metabolic response of the Burmese python *Python molurus*. **Journal of Experimental Biology**, v. 206, p. 1621-1630, 2003.
- SECOR, S. M. Physiological responses to feeding, fasting, and estivation for anurans. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, p. 2595-2608, 2005a.
- SECOR, S. M. Evolutionary and cellular mechanisms regulating intestinal performance of amphibians and reptiles. **Integrative and Comparative Biology**, v. 45, p. 282-294, 2005b.
- SECOR S. M.; Digestive physiology of the Burmese python: broad regulation of integrated performance. **Journal of Experimental Biology**, v. 211, p. 3767-3774, 2008.
- SECOR, S. M.; DIAMOND, J. Adaptive responses to feeding in Burmese pythons: pay before pumping. **Journal of Experimental Biology**, v. 198, p. 1313–1325, 1995.
- SECOR, S. M.; DIAMOND, J. Effects of meal size on postprandial responses in juvenile Burmese pythons (*Python molurus*). **American Journal of Physiology**, v. 272, n. 3, pt. 2, p. 902-912, 1997.
- SECOR, S. M.; DIAMOND, J. Evolution of regulatory responses to feeding in snakes. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 73, p. 123-141, 2000.
- SECOR, S. M. et al. Responses of python gastrointestinal regulatory peptides to feeding. **Proceedings of the National Academy of Science of the USA**, v. 98, p. 13637-13642, 2001.
- SECOR, S. M.; TAYLOR, J. R.; GROSELL, M. Selected regulation of gastrointestinal acid–base secretion and tissue metabolism for the diamondback water snake and Burmese python. **Journal of Experimental Biology**, v. 215, p. 185-196, 2012.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal: adaptação e meio ambiente**. 5. ed. São Paulo: Editora Santos, 2002. 600p.
- STARCK, J. M.; BEESE, K. Structural flexibility of the intestine of Burmese python in response to feeding. **Journal of Experimental Biology**, v. 204, p. 325-335, 2001.
- STARCK, J. M.; BEESE, K. Structural flexibility of the small intestine and liver of garter snakes in response to feeding and fasting. **Journal of Experimental Biology**, v. 205, p. 1377-1388, 2002.
- WANG, T.; BURGGREN, W. W.; NOBREGA, E. Metabolic, ventilatory and acid–base responses associated with specific dynamic action in the toad, *Bufo marinus*. **Physiological Zoology**, v. 68, p.192-205, 1995.
- WANG, T.; BUSK, M.; OVERGAARD, J. The respiratory consequences of feeding in amphibians and reptiles. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 128, n. 3, p. 535-549, 2001.
- WIDMAIER, E. P.; RAFF, H.; STRANG, K. T. **Vander, Sherman e Luciano - fisiologia humana: os mecanismos das funções corporais**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2006. 795p.

Recebido em: 12.07.2016

Aceito em: 15.12.2016